

На правах рукописи

УДК 59 : 569 : 551.89 (470.53)

ФАДЕЕВА ТАТЬЯНА ВЛАДИМИРОВНА

**ФОРМИРОВАНИЕ МИКРОТЕРИОФАУНЫ
ПЕРМСКОГО ПРЕДУРАЛЯ
В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ**

03.00.08 – зоология



АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Пермь – 2003

Работа выполнена в лаборатории исторической экологии Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель -

член-корреспондент РАН, доктор биологических наук

Смирнов Николай Георгиевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Савинецкий Аркадий Борисович

кандидат биологических наук Яковлев Анатолий Германович

Ведущая организация - Пермский государственный университет

Защита диссертации состоится «25» III 2003 года в 13 час.

на заседании Диссертационного совета Д 004. 005. 01 при

Институте экологии растений и животных УрО РАН

по адресу: 620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

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

Автореферат разослан «25» III 2003 года.

Ученый секретарь Диссертационного совета

кандидат биологических наук

Нифонтова М.Г.



Актуальность. Детальные сведения об историческом развитии микротерииофаун отдельных территорий Палеарктики в позднем плейстоцене и голоцене являются одним из источников информации для понимания изменений природной обстановки на соответствующей территории. К настоящему времени исследованы многочисленные местонахождения четвертичных мелких млекопитающих на соседних к Пермскому Предуралью территориях (Кочев, 1986; Смирнов и др., 1990; Агаджанян, 1992; Смирнов, 1993, 1994, 1995, 1996; Яковлев, 1996; Маркова, 1998). Исследования ископаемой микротерииофауны Пермского Предуралья ранее имели эпизодичный характер, и целостной картины для понимания истории формирования современной фауны мелких млекопитающих региона не было. За последние годы накоплен сравнительно многочисленный ископаемый материал из карстовых полостей и подкальных отложений с территории Пермского Предуралья. Наличие представительной источниковой базы создает условия для подробного анализа особенностей развития микротерииофаун севера Среднего и юга Северного Предуралья.

Цель и задачи. Основной целью данной работы является исследование пространственно-временных преобразований микротерииофаун Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. В работе ставились и решались следующие задачи: 1. определение состава и структуры позднеплейстоценовых и голоценовых микротерииофаун Пермского Предуралья; 2. установление вероятной хронологической последовательности выявленных ископаемых микротерииофаун из территориально близкорасположенных местонахождений; 3. выделение основных этапов развития фаун мелких млекопитающих и их типологическая характеристика; 4. изучение пространственно-временных морфологических изменений первых нижнекоренных зубов *Microtus oesopotomus*.

Научная новизна. В научный оборот введены материалы из семи местонахождений (в т.ч. трех многослойных) Пермского Предуралья, ранее не изученных микротерииологически. Выделены основные этапы

позднеплейстоценовой и голоценовой истории развития фаун мелких млекопитающих для территории Александровско-Губахинского широтного подразделения Пермского Предуралья. Выявлены общие закономерности и специфические черты развития голоценовых микротериофаун на территориях трех широтных участков исследуемого региона. Разработана методика классификации первых нижнекоренных зубов полевки-экономки, исключая произвольность визуальных определений.

Практическая значимость. Результаты работы могут быть использованы в четвертичной геологии, археологии, палеогеографии для определения возраста отложений, вмещающих костные остатки, детализации биостратиграфических схем, реконструкции среды обитания древнего человека. Новая методика классификации жевательной поверхности первых нижнекоренных зубов полевок-экономок позволяет проводить объективную оценку морфотипической изменчивости вида во времени и пространстве.

Положения, выносимые на защиту.

1. Наиболее существенные изменения видовых и структурных характеристик микротериофаун Пермского Предуралья происходят в конце позднеледниковья - начале голоцена. Постепенное увеличение относительной численности и видового состава лесных и интразональных видов происходит на фоне уменьшения относительной численности и сокращения количества видов открытых пространств - степных и тундровых.

2. Современный таежный тип сообщества мелких млекопитающих Пермского Предуралья сформировался в конце позднего голоцена. С увеличением роли лесных формаций степные виды (узкочерепная полевка, степная пищуха) и тундровые виды (копытный лемминг, сибирский лемминг) исчезают из состава микротериофауны в среднем - позднем голоцене.

3. Позднеплейстоценовые, голоценовые и современные полевки-экономки Пермского Предуралья, в отличие от ископаемых и рецентных полевок-экономок юга Среднего Урала и Южного Урала, характеризуются

константностью доминирующих групп морфотипов первых нижнекоренных зубов.

Апробация работы и публикации. Основные результаты исследования докладывались на конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 1999, 2000, 2001, 2002), XV Уральском археологическом совещании (Оренбург, 2001), региональных научно-практических конференциях «Геология и полезные ископаемые Западного Урала» (Пермь, 2000, 2001), семинарах лаборатории исторической экологии ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 1999, 2000, 2001, 2002). По теме диссертации опубликовано 11 научных работ.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, выводов и приложений. Общий объем работы 263 страницы, из них 180 страниц машинописного текста. Приложение включает 50 рисунков и 38 таблиц. Список цитируемой литературы включает 153 работы.

Глава 1. История изучения ископаемых мелких млекопитающих на территории Пермского Предуралья и современное состояние проблемы

Из анализа публикаций по ископаемым микротерииофаунам Пермского Предуралья (до 1999 года включительно) выявлено, что детально охарактеризованы только микротерииофауны первой половины позднего плейстоцена и плейстоцен-голоценового рубежа - позднего голоцена из местонахождений с предгорной территории Чусовского широтного подразделения (Гуслицер, Павлов, 1987; Смирнов, 1993, 1995). Палеомикротерииологические материалы по основным хроносрезам других широтных подразделений территории Пермского Предуралья, которые позволили бы четко выделить характерные различия, обусловленные особенностями ландшафтно-климатических преобразований в позднем плейстоцене и голоцене и выявить историческую динамику разнообразия мелких млекопитающих, практически отсутствовали.

Глава 2. Материалы и методы

Экспедиционные работы и коллектирование ископаемого микробиологического материала проводились автором с июня 1999 года по октябрь 2001 года на территории Красновишерского (пещера Дыроватый Камень), Александровского (камень Козий, камень Лазурный, Камень Горелый, пещера Тайн), Кизеловского (грот Расик) районов Пермской области. В работе также обсуждаются материалы из пещеры Верхнегубахинская (раскопки 2000-2001 г.г., ГДТЮ г.Губаха) и из грота Расик (раскопки 1966, 1970 г.г., Е.П. Блинецов), которые были переданы автору для определения. В работе использовались результаты определений 76 352 щечных зубов мелких млекопитающих из местонахождений Пермского Предуралья, из которых 60 994 зубов (~ 80%) определено автором лично. Для сравнения ископаемых микробиофаун региона привлекались литературные материалы по местонахождениям ископаемых остатков мелких млекопитающих (более 20 000 зубов) с реки Чусовой (Гуслицер, Павлов, 1987; Смирнов, 1993, 1995). При сравнительном исследовании ископаемых микробиофаун из местонахождений был использован кластерный анализ. Степень близости реакции разных видов на изменение внешних условий выявлялась с помощью факторного анализа, что позволило с большей степенью вероятности относить виды к определенным экологическим группировкам. Выявленные ископаемые микробиофауны дифференцировались с помощью типологического метода. Критериями отнесения выборок щечных зубов мелких млекопитающих из условных горизонтов местонахождений к тому или иному типу микробиофаун были общность видов доминантов и субдоминантов (содоминантов), а также близкие соотношения долевого участия видов экологических группировок. Морфологически исследованы первые нижнекоренные зубы (m1) полевки-экономки. Общий объем ископаемого и рецентного исследованного материала из местонахождений Пермского Предуралья – 1 695 мl. Для сравнительно-морфологического анализа

исследованы ископаемые и рецентные выборки м1 полевки-экономки из местонахождений других территорий Урала – объем материала 1 778 м1. Для характеристики формы жевательной поверхности м1 полевок-экономок зубы распределялись на четыре группы по величине угла (α) (рис. 1) непарной петли, фиксирующей степень нависания наружной стороны передней непарной петли: I группа 0° - 10° ; II - 15° - 25° ; III - 30° - 40° ; IV - 45° и $>$. Кроме того, выделено две группы по величине угла (β), характеризующего глубину передне-внутренней выемки: группа А – с углом β от 0° до 20° , группа В - β от 25° и более. Каждая из этих групп подразделялась на две подгруппы по



Рис. 1. Схема промеров углов непарной передней петли параконидного отдела первого нижнекоренного зуба полевки-экономки

наличию продольной бороздки с четко выраженными краями на наружной стороне зуба (на жевательной поверхности зуба эта боковая бороздка создает углубление (γ)): “AC” - β от 0° до 20° , в сочетании с бороздкой и “A” с теми же значениями, но без бороздки; “BC” - β от 25° и более в сочетании с бороздкой и “B” с теми же значениями углов, но без бороздки. Сочетание всех выделенных признаков дает 16 групп морфотипов (рис. 2), каждая из которых имеет буквенно-цифровое обозначение. Под термином «группа морфотипов» (ГМ) подразумевается несколько вариаций формы жевательной поверхности в пределах границ группы. Для обобщенного анализа группы условно разделены

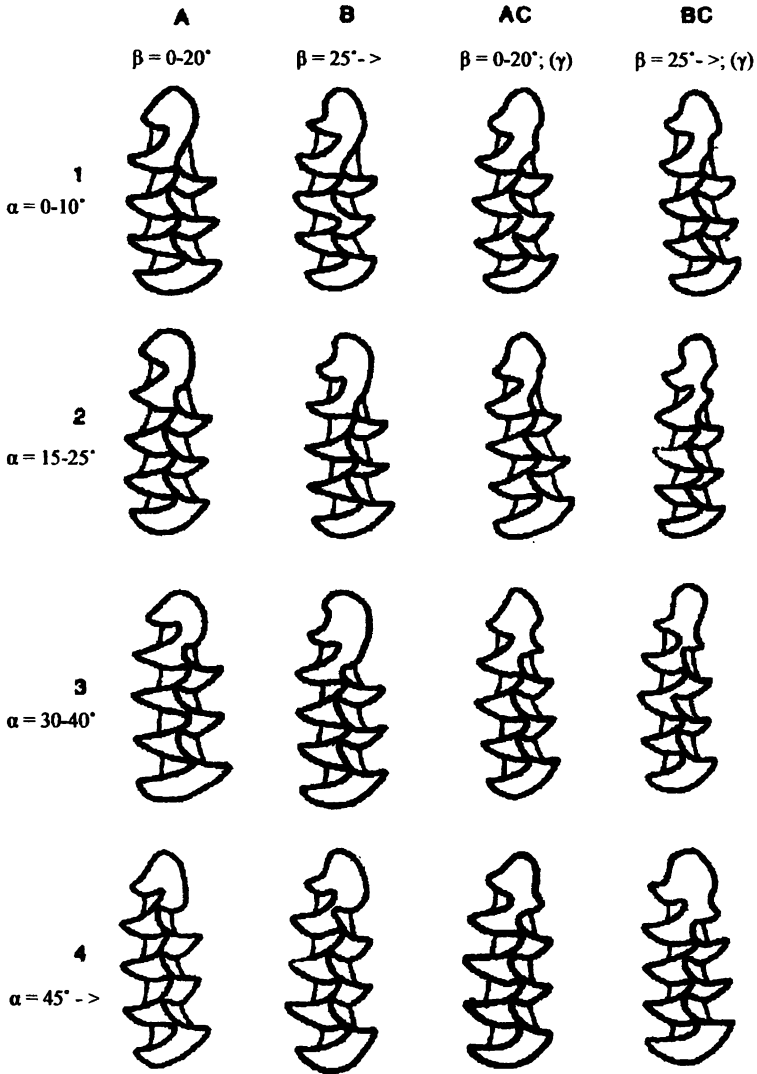


Рис. 2. Классификация вариантов строения жевательной поверхности первых нижнекоренных зубов полевки-экономки

на три части: в первую вошли группы морфотипов 1А, 2А – «простые», во вторую - 3А, 4А, 3В, 4В, 2В, 2АС, 2ВС, 1В, 1АС, 1ВС – «средние» и в третью – 3АС, 3ВС, 4АС, 4ВС – «сложные». Для исследования пространственно-временных морфометрических изменений длины первого нижнекоренного зуба полевки-экономки из местонахождений Пермского Предуралья и других территорий Урала применялся однофакторный дисперсионный анализ с последующей проверкой попарных значений методом Шеффе. Все виды статистических анализов были выполнены с помощью программы статистической обработки Statistica 6.0. В работе использовался бинокулярный микроскоп МБС – 10. Рисунки жевательной поверхности м1 серых полевок из исследуемых выборок сделаны автором с помощью рисовального аппарата РА-7.

Глава 3. Современная характеристика территорий местонахождений ископаемых костных остатков мелких млекопитающих

Неоднородность геоморфологических, гидрологических, климатических, ботанических и микротериологических характеристик территорий, на которых расположены исследованные местонахождения ископаемых мелких млекопитающих, определяет дифференцированный подход по территориальному принципу к исследованию этапов развития териофаун в позднем плейстоцене и голоцене. По территориально-широтному признаку исследованные местонахождения костных остатков территории Пермского Предуралья разделены на три условных подразделения (рис. 3): I. Вишерское (60°30' с.ш.); II. Александровско-Губахинское (58°50'- 59°20' с.ш.); III. Чусовское (~58°20' с.ш.). Как известно, в настоящее время на территории Пермского Предуралья по численности доминирует рыжая полевка (Демидов, Демидова, 1990). В добыче хищных птиц (полевого луны, канюка, пустельги, ушастой совы, болотной совы, филина) в целом с данной территории преобладает обыкновенная полевка (Шепель, 1992).

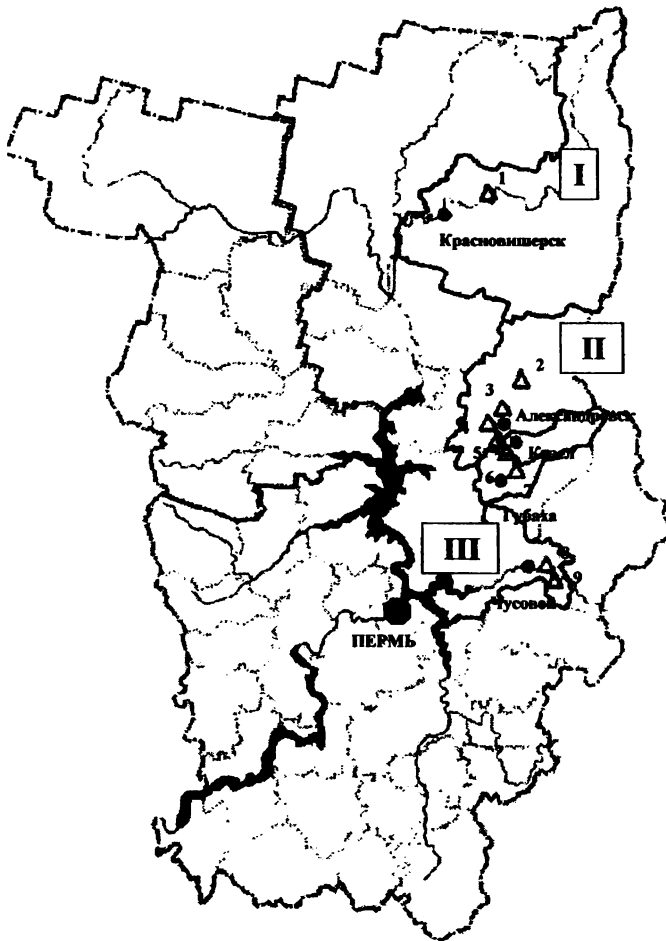


Рис. 3. Местонахождения ископаемых костных остатков мелких млекопитающих Пермского Предуралья (Δ): I – Красновишерский район (1 – пещера Дыроватый Камень); II – территории административного управления г.г. Александровск, Кизел, Губаха (2 – пещера Тайн, 3 – камень Горелый, 4 – камень Козий, 5 – камень Лазурный, 6 – грот Расик, 7 – пещера Верхнегубахинская); III – Чусовской район (8 – грот Большой Глухой, 9 – грот Шайтанский).

Глава 4. Обзор позднеплейстоценовых-голоценовых местонахождений мелких млекопитающих Пермского Предуралья

Даны описания и видовые списки мелких млекопитающих рыхлых отложений 9 местонахождений ископаемых костных остатков (характеристики 2 местонахождений на р. Чусовая приводятся по литературным данным). Позднеплейстоценовый временной интервал характеризуют отложения местонахождений Александровско-Губахинского участка, голоценовый интервал – отложения местонахождений Вишерского, Александровско-Губахинского и Чусовского участков. Проведен анализ прокрашенности костного материала. Максимальная концентрация костных остатков мелких млекопитающих зафиксирована в отложениях позднеледниковья.

Глава 5. Морфологический анализ первых нижнекоренных зубов полевки-экономки *Microtus (Pallasiinus) oeconomus* Pallas, 1776

Морфологически исследованы 1436 ископаемых (из 5 местонахождений) и 259 рецентных (из 2 мест отлова) первых нижнекоренных зубов (m1) полевки-экономки Пермского Предуралья. Максимальное значение доли «сложных» групп морфотипов зафиксировано в выборках начала позднего плейстоцена (до 28,8%), а резкое преобладание зубов «простых» морфотипов – в выборках позднеледниковья (до 76%). По результатам кластерного анализа 31 ископаемая и 9 рецентных выборок первых нижнекоренных зубов полевки-экономки с территории Урала дифференцируются на три типа (рис. 4). Основная морфотипическая характеристика выборок m1 (постоянство пары доминирующих и субдоминирующих простых групп морфотипов - 2A и 1A) полевок-экономок Пермского Предуралья не изменяется до современности – эти выборки отнесены к 3 типу. Для большинства выборок зубов полевки-экономки с территорий Южного Урала и юга Среднего Урала при той же доминирующей группе (2A) характерна более сложная по строению группа

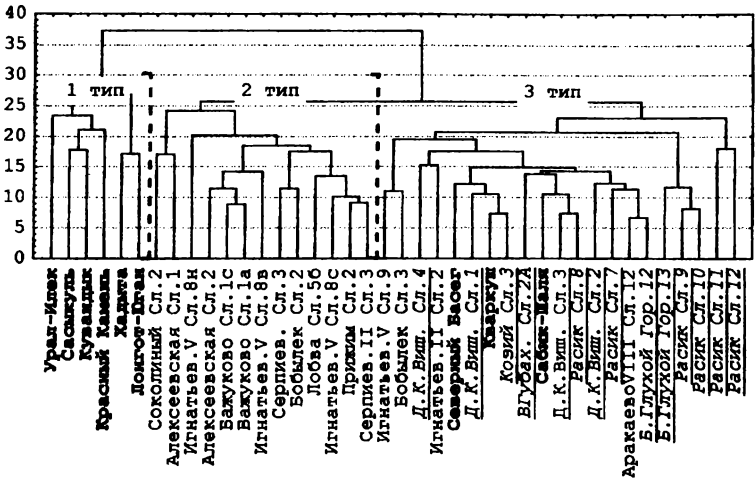


Рис. 4. Дендрограмма сходства выборок м1 полевки-экономки, построенная на основании кластерного анализа частот вариантов строения (Урал-Илек – рецентные выборки; *Расик Сл.10* – выборки из местонахождений Пермского Предуралья; Бобылек Сл.2 – выборки из местонахождений Южного Урала, юга Среднего Предуралья, Зауралья, Приполярного Предуралья)

субдоминирующих морфотипов (3А) – 2 тип. Вместе с тем на данных территориях обнаружены так называемые «переходные» выборки с такой же парой доминантов как и в выборках Пермского Предуралья (2А и 1А), но с явной тенденцией увеличения группы морфотипов 3А. В выборках 1 типа, к которому относятся 6 северноруальских и южноруальских рецентных выборок м1, характеризующихся высокой долей зубов сложного строения, пары «доминант» - «субдоминант» различны. Для ископаемых выборок м1 полевок-экономок с территорий севера Среднего Предуралья (Пермское Предуралье), юга Среднего Предуралья, Южного Предуралья выявлены достоверные отличия средних значений длины между ранневалдайскими (мелкие зубы) и поздневалдайскими (крупные зубы) выборками. Не выявлены достоверные

различия между поздневалдайскими и голоценовыми выборками рассматриваемых территорий. По сравнению с рецентными равнинными выборками размеры дм1 рецентных выборок с горных территорий Урала меньше, но в пределах последних наблюдается увеличение размеров с юга на север.

Глава 6. Пространственно-временные трансформации относительной численности мелких млекопитающих на территории Пермского Предуралья

Виды мелких млекопитающих, обнаруженные в ископаемом состоянии (позднеплейстоценовые и голоценовые), а также виды, которые обитают в настоящее время на территориях трех рассматриваемых широтных подразделений Пермского Предуралья дифференцируются на определенные хронологические группы: 1 - виды, обитающие на данной территории только до начала позднеледниковья – полевка Миддендорфа; 2 – виды, которые обнаружены на данной территории только в отложениях конца позднеледниковья, голоцене и в настоящее время – летучие мыши; 3 – виды, обитающие на данной территории в голоцене - в настоящее время и не обнаруженные в позднем плейстоцене - обыкновенная белка, крот, еж, крыса, мыши; 4 - виды, не обнаруженные в ископаемом состоянии и обитающие на данной территории в настоящее время – обыкновенная полевка; 5 - виды, обитающие на данной территории до голоцена (разные периоды) и не фиксируемые в современной микротерииофауне – узкочерепная полевка, копытный лемминг, сибирский лемминг, серый хомячок, степная пеструшка, суслик, сурок, степная пищуха, выхухоль; 6 – виды, обитающие на данной территории в позднем плейстоцене – голоцене – современности – полевка-экономка, темная полевка, водяная полевка, лесной лемминг, лесные полевки, летяга, бурузубки, мышовка, обыкновенный хомяк (последние два вида отнесены к этой группе, т.к. обнаружены в отложениях горизонтов X–XI грота Большой Глухой). В результате факторного анализа выявлено, что в

пространстве второй компоненты (лесистость или увлажненность) фауны первой половины позднего плейстоцена, позднеледникового и голоцена дифференцируются на ландшафтные группировки, видовые составы которых являются частью современных зональных комплексов млекопитающих. На рубеже плейстоцена-голоцена четкой дифференциации видов на ландшафтные группировки не наблюдается.

Глава 7. Основные этапы развития микротерофауны Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене

Учитывая известные радиоуглеродные датировки (грот Расик, колонка Б: горизонт 21 – $12\ 680 \pm 180$ лет (ГИН – 10569), горизонт 24 - $13\ 250 \pm 180$ лет (ГИН – 10568), горизонт 27 – $13\ 330 \pm 120$ лет (ГИН – 10567), горизонты 30, 32 - $> 38\ 400$ лет (ГИН – 10566); грот Большой Глухой: горизонт 13 - $10\ 607 \pm 158$ лет (ИЭМЭЖ-1049)), данные кластерного и типологического анализов, установлена хронологическая последовательность обнаруженных микротерофаун и дана их типологическая характеристика. Позднеплейстоценовый этап развития прослежен на основании характеристик состава и структуры микротерофаун из местонахождений Александровско-Губахинского участка – выделено 5 типов ископаемых микротерофаун (табл. 1). Ископаемые голоценовые микротерофауны с территории самого северного из рассматриваемых участков Вишерского делятся на 5 типов (табл. 2), с территории Александровско-Губахинского участка – на 6 типов (табл. 3) и с территории Чусовского участка на 4 типа (табл. 4). Позднеголоценовые микротерофауны всех трех участков отнесены к клетриномисному типу - доля костных остатков лесных полевок достигает 61%. Микротерофауны этого типа существовали до исторического времени, когда относительная численность индикаторных форм еще не зависела от степени антропогенной нагрузки - в современных погадках хищных птиц доля остатков лесных полевок не превышает 7,7% и преобладают остатки обыкновенной полевки - до 66, 9%.

Характеристика типов ископаемых микротеридофаун позднего плейстоцена с территории Александровско-Губахинского участка

| период | Тип ископаемой микротеридофауны Местонаг, горизонты | Тушдровые виды Доля костных остатков % | Степные виды Доля костных остатков % | Интразональные и луговые виды Доля костных остатков % | Лесные виды Доля костных остатков % |
|---------------------------------------|--|--|--|---|--|
| I половина позднего плейстоц. | Дикростоныкский I Рысь К.Б.Г. 32-33 | 75% Dicrostonyx guillelmi-simplicior Microtus middendorffii Lemmus sibiricus | ~20% Microtus gregalis Cricetulus migratorius Lagurus lagurus | ~2% Microtus oeconomus Arvicola terrestris | ~2% Myopus schisticolor |
| | Леммуско- дикростоныкский Рысь К.Б.Г. 30-31 | ~77% Dicrostonyx guil.-simp. Microtus middendorffii Lemmus sibiricus | ~10% Microtus gregalis Lagurus lagurus Ochotona sp. | ~7% Microtus oeconomus | ~6% Myopus schisticolor Clethrionomys rufocanus, Sorex.sp. |
| | Дикростоныкский II Рысь «Олений» «Нижний» | ~71% Dicrostonyx guillelmi Microtus middendorffii Lemmus sibiricus | ~29% Microtus gregalis Cricetulus migratorius Lagurus lagurus | отсутствуют | ~0,2% Sorex.sp., Pteromys volans |
| II половина позднего плейстоц. | Дикростоныкско- грегалский I Рысь К.Б.Г. 22-28 К.А.Г.18 | ~57% Dicrostonyx torquatus - guillelmi Microtus middendorffii Lemmus sibiricus | ~42% Microtus gregalis Cricetulus migratorius Lagurus lagurus Ochotona sp. | ~0,6% Microtus oeconomus Arvicola terrestris | ~0,8% Myopus schisticolor Clethrionomys rufocanus, Sorex.sp. |
| | Грегалско- дикростоныкский I Рысь К.Б.Г. 19-21 К.А.Г.17.Сл. «2 м» | ~42% Dicrostonyx torquatus - guillelmi Lemmus sibiricus | ~50% Microtus gregalis Cricetulus migratorius Lag. lagurus, Ochotona sp. | ~6% Microtus oeconomus Arvicola terrestris | ~2% M. schisticolor, Cl. rufocanus, Sorex.sp., Cl. ex gr. rutilius-glaireolus |
| | Дикростоныкско- грегалский II В.Губахин.Г. 9-11 | ~49% Dicrostonyx sp. Lemmus sibiricus | ~38% M.gregalis, Cr.migratorius, Lag.lagurus, Ochotona sp. | ~7% Microtus oeconomus Arvicola terrestris | ~6% M. schisticolor, Cl. rufocanus, Sorex.sp., Cl. ex gr. rut.-gl., Microtus agrestis |
| III половина позднего плейстоц. | Грегалско- дикростоныкский II В.Губахин.Г. 6-7 Рысь К.А.Г.16 | ~22% Dicrostonyx sp. Lemmus sibiricus | ~39% Microtus gregalis Lagurus lagurus Ochotona sp. | ~21% Microtus oeconomus Arvicola terrestris Cricetus crictus | ~17% M. schisticolor, Cl. rufocanus, Sorex.sp., Cl. ex gr. rut.-glaireolus, Microtus agrestis |
| | Грегалский I Рысь К.Б.Г. 15-18 | ~4% Dicrostonyx torquatus Lemmus sibiricus | ~66% Microtus gregalis Ochotona sp. | ~14% Microtus oeconomus Arvicola terrestris | ~16% M.schisticolor, Cl.rufocanus, Sorex.sp., Cl. rut.-glar., M.agrestis, Chiroptera |

Характеристика типов ископаемых микрофауны голоцена с территории Видерского участка

| период | Тип ископаемой микрофауны Мостон-я, горизонты Грегалино-лемусинский Дыроватый Камень Вышера 2,35 – 2,45 м | Тундровые виды Доля костяных остатков % | Степные виды Доля костяных остатков % | Интразональные и луговые виды Доля костяных остатков % | Лесные виды Доля костяных остатков % |
|-----------------|---|---|--|---|---|
| Ранний голоцен | Лемусино-аргестинский Дыроватый Камень Вышера 2,25 – 2,35 м | Lemmus sibiricus 27% | Microtus gregalis Ochotona sp. 37,9% | Microtus oecoonomus Arvicola terrestris 8,1% | Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus, Sorex sp., Microtus agrestis 27% |
| | Экономусно-клетриноминский I Дыроватый Камень Вышера 1,95 – 2,25 м | Dicrostonyx sp. Lemmus sibiricus 28,6% | Microtus gregalis Ochotona sp. 22,4% | Microtus oecoonomus Arvicola terrestris 16,3% | Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus, Microtus agrestis, Myopus schisticolor, Clethrionomys rufocanus 32,7% |
| | Экономусно-клетриноминский II Дыроватый Камень Вышера 1,85 – 1,95 м | Dicrostonyx sp. Lemmus sibiricus 12% → 0% | Microtus gregalis 4% → 0,9% | Microtus oecoonomus Arvicola terrestris ~ 43% | Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus, Microtus agrestis, Myopus schisticolor, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp., Siciasta sp., Chiroptera ~ 51% |
| Средний голоцен | Экономусно-клетриноминский III Дыроватый Камень Вышера 1,75 – 1,85 м | отсутствуют | отсутствуют | Microtus oecoonomus Arvicola terrestris ~ 48% | Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus, Microtus agrestis, Myopus schisticolor, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp., Sciurus vulgaris ~ 37% |
| | Клетриноминско-сорекский Дыроватый Камень Вышера 1,00 – 1,75 м | отсутствуют | отсутствуют | Microtus oecoonomus Arvicola terrestris ~ 33% | Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus, Microtus agrestis, Myopus schisticolor, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp., Sciurus vulgaris, Siciasta sp., Talpa europaea ~ 67% |
| Поздний голоцен | Клетриноминский Дыроватый Камень Вышера 1,00 – 1,75 м | отсутствуют | отсутствуют | Microtus oecoonomus Arvicola terrestris ~ 16% | Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus, Microtus agrestis, Myopus schisticolor, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp., Sciurus vulgaris, Siciasta sp., Talpa europaea, Chiroptera ~ 83% |
| | Клетриноминский Дыроватый Камень Вышера 0,00 – 1,00 м | Dicrostonyx sp. Lemmus sibiricus ~ 2% | Microtus gregalis 0,8% | Microtus oecoonomus Arvicola terrestris ~ 14% | Clethrionomys ex gr. rutilus-glaucolus, Microtus agrestis, Myopus schisticolor, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp., Sciurus vulgaris, Talpa europaea, Chiroptera ~ 85% |

Таблица 3

Характеристика типов ископаемых микротернофаун голоцена с территории Александровско-Губахинского участка

| период | Тип ископаемой микротернофауны Местона-я, горизонты | Тупдровые виды Доля костных остатков % | Степные виды Доля костных остатков % | Интрасованные и луговые виды Доля костных остатков % | Лесные виды Доля костных остатков % |
|-----------------|---|--|---|--|---|
| Ранний голоцен | Регалинский II К. Козий, К.Горелый грот Рясик К.А. Г.13-15, г.пичей, В'3, В'4, В'3(В'2) | ~8% Dicrostonyx sp. Lemmus sibiricus | ~43% Microtus gregalis Ochotona sp. Citellus sp. | ~19% Microtus oeconomus Arvicola terrestris | ~29% Clethrionomys ex gr. rutilus-glaeolus, Microtus agrestis, Myopus schisticolor, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp. |
| | Регалисно-экономский Рясик К.Б. Г. 14 | ~1% Lemmus sibiricus | ~34% Microtus gregalis Ochotona sp. | ~27% Microtus oeconomus Arvicola terrestris | ~23% Clethrionomys ex gr. rutilus-glaeolus, Microtus agrestis, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp., Sciurus vulgaris |
| | Экономско-регалисный П.Табн | ~2% Lemmus sibiricus | ~20% Microtus gregalis Ochotona sp. | ~43% Microtus oeconomus Arvicola terrestris | ~35% Clethrionomys ex gr. rutilus-glaeolus, Microtus agrestis, Clethrionomys rufocanus, Siccista sp. |
| Средний голоцен | Экономско-агрестисный Рясик К.Б. Г. 13 | ~3% Dicrostonyx sp. | ~11% Microtus gregalis Cricetulus migratorius | ~43% Microtus oeconomus Arvicola terrestris Cricetulus cricetus | ~43% Clethrionomys ex gr. rutilus-glaeolus, Microtus agrestis, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp. |
| | Агрестисно-клетриномисный I Рясик К.А. Б.Г. 8-12 | отсутствуют | ~5% Microtus gregalis | ~27% Microtus oeconomus Arvicola terrestris Cricetulus cricetus | ~68% Clethrionomys ex gr. rutilus-glaeolus, Microtus agrestis, Myopus schisticolor, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp., Siccista sp., Chiroptera |
| Поздний голоцен | Клетриномисный I Верхнегубах. Г. 3-5 | ~8% Dicrostonyx sp. Lemmus sibiricus | ~6% Microtus gregalis Ochotona sp. | ~12% Microtus oeconomus Arvicola terrestris | ~74% Clethrionomys ex gr. rutilus-glaeolus, Microtus agrestis, Myopus schisticolor, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp., Siccista sp., Chiroptera |
| | Клетриномисный II Рясик г.1-7(А), г.1-5 (Б), п.Верхнегуб. Г.1-2 | ~4% Dicrostonyx sp. | отсутствуют | ~19% Microtus oeconomus Arvicola terrestris | ~78% Clethrionomys ex gr. rutilus-glaeolus, Microtus agrestis, Myopus schisticolor, Clethrionomys rufocanus, Sorex sp., Chiroptera, Sciurus vulgaris |

Характеристика типов ископаемых микротериофаун (в долевом соотношении остатков видов не учитывались насекомоядные) голоцена с территории Чусовского участка (по данным Н.Г. Смирнова, 1993, 1995)

| Период | Тип ископаемой микротериофауны Местон-я, горизонты | Тундровые виды Доля костных остатков % | Степные виды Доля костных остатков % | Интразональн. и луговые виды Доля костных остатков % | Лесные виды Доля костных остатков % |
|-----------------|--|---|---|--|---|
| Ранний голоцен | Грегалисно-агрестисный Б.Глухой Г. 12-13 | ~ 1% <i>Dicrostonyx</i> sp. <i>Lemmini</i> gen. | ~ 39% <i>Microtus gregalis</i> <i>Cricetulus migratorius</i> <i>Lagurus lagurus</i> <i>Ochotona</i> sp. | ~ 21% <i>Microtus oeconomus</i> <i>Arvicola terrestris</i> <i>Cricetus cricetus</i> | ~ 39% <i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus</i> , <i>Microtus agrestis</i> , <i>Clethrionomys rufocanus</i> , <i>Sicista</i> sp., <i>Apodemus sylvaticus</i> , <i>Sciurus vulgaris</i> |
| Средний голоцен | Клетрионимисно-грегалисный Б.Глухой Г. бел. суп. Шайтанский Г. 7 | ~ 0.2% <i>Dicrostonyx</i> sp. | ~ 24% <i>Microtus gregalis</i> <i>Ochotona</i> sp. | ~ 18% <i>Microtus oeconomus</i> <i>Arvicola terrestris</i> <i>Cricetus cricetus</i> | ~ 58% <i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus</i> , <i>Microtus agrestis</i> , <i>Clethrionomys rufocanus</i> , <i>Sicista</i> sp., <i>Sciurus vulgaris</i> |
| | Клетрионимисно-агрестисный Шайтанский Г. 2 | отсутствуют | ~ 6% <i>Microtus gregalis</i> | ~ 12% <i>Microtus oeconomus</i> <i>Arvicola terrestris</i> <i>Cricetus cricetus</i> | ~ 82% <i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus</i> , <i>Microtus agrestis</i> , <i>Clethrionomys rufocanus</i> , <i>Sicista</i> sp., <i>Myopus schisticolor</i> |
| Поздний голоцен | Клетрионимисный Шайтанский Г. 1 | отсутствуют | отсутствуют | 15% <i>Microtus oeconomus</i> <i>Arvicola terrestris</i> | 85% <i>Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus</i> , <i>Microtus agrestis</i> , <i>Clethrionomys rufocanus</i> , <i>Sicista</i> sp., <i>Myopus schisticolor</i> , <i>Sciurus vulgaris</i> |

Выводы

1. На основании изучения остеологических сборов, полученных автором из массовых зоогенных скоплений костных остатков животных в карстовых полостях Пермского Предуралья (более 76 тысяч щечных зубов из семи новых местонахождений), наиболее подробно удалось охарактеризовать временные интервалы - первая половина позднего плейстоцена (примерно 50 тысяч лет), максимум ледниковья, позднеледниковье, ранний, средний и поздний голоцен (хронологическая принадлежность условных горизонтов местонахождений определялась по радиоуглеродным датировкам и на основании

биостратиграфических данных). Более древние этапы развития териофауны фауны региона еще нуждаются в дополнительных исследованиях.

2. В позднплейстоценовых и голоценовых отложениях на территории исследованной части Пермского Предуралья обнаружены костные остатки представителей 16 родов грызунов (летяги, белки, суслики, сурки, мышовки, серые хомячки, обыкновенные хомяки, лесные полевки, степные пеструшки, копытные лемминги, настоящие лемминги, лесные лемминги, серые полевки, водяные полевки, лесные и полевые мыши, крысы). При этом, в современной фауне региона отсутствуют представители 6 родов из числа вышеперечисленных, а именно суслики, сурки, серые хомячки, степные пеструшки, копытные лемминги, настоящие лемминги. Из отряда зайцеобразных в ископаемом виде фиксируются костные остатки степной пищухи, которая в настоящее время не обитает на исследованной территории. Из отряда насекомоядных обнаружены ископаемые остатки выхухоли (этот вид не входит в состав современной териофауны региона), обыкновенный крот, обыкновенный еж, буроzubки (до вида не определялись). Костные остатки летучих мышей (до вида не определялись) отмечены для отложений конца позднледникового-голоцена.

3. На основании факторного анализа удалось установить, что виды позднплейстоценовых и голоценовых микротириофаун в пространстве первых двух факторов дифференцируются на группы в соответствии с ландшафтной приуроченностью их современных потомков. Исключением являются микротириофауны рубежа плейстоцена-голоцена, поскольку в пространстве первых двух факторов не наблюдается четкого разделения видов на соответствующие ландшафтные группировки. Отсутствие явной дифференциации видов синхронизируется с периодом природно-климатического перелома на рубеже плейстоцена и голоцена, когда происходит резкая перестройка структуры ландшафтов.

4. Выявлены характерные для позднплейстоценового времени пять типов ископаемых микротириофаун, которые относятся к гипербореиному

(дисгармоничному) фаунистическому комплексу млекопитающих. В результате исследования установлено, что на территории Пермского Предуралья на протяжении голоцена существовали микротериофауны переходных типов (от гипербореальных до близких к современным таежным). Выделенные 13 типов микротериофаун голоценового этапа отражают видовое своеобразие территорий каждого широтного участка и последовательность смены доминирующих видов.

5. Установлено, что в позднеплейстоценовых микротериофаунах Александровско-Губахинского участка на разных стадиях развития численно преобладали три вида мелких млекопитающих – копытный лемминг, узкочерепная полевка, сибирский лемминг. Отмечено преобладание видов открытых пространств (тундровые и (или) степные виды). В голоцене доминирующими видами микротериофаун в разные временные периоды являлись узкочерепная полевка, полевка-экономка, темная полевка и лесные полевки. Для микротериофаун Пермского Предуралья в голоцене характерна общность тенденций развития на трех широтных участках, которая связана с увеличением доли остатков видов лесной группировки. Вместе с тем установлено, что на территориях Вишерского и Александровско-Губахинского участков тундровые виды обитали на вплоть до позднего голоцена, а на территории Чусовского участка они исчезают уже в среднем голоцене. Постепенное уменьшение доли видов степной группировки наблюдается в микротериофаунах Вишерского участка до раннего голоцена и в микротериофаунах Александровско-Губахинского и Чусовского участков до среднего голоцена включительно.

6. Костные остатки полевки-экономки обнаружены в большинстве позднеплейстоценовых и во всех голоценовых фаунах Урала, что позволило выявить определенные закономерности морфологических трансформаций первых нижнекоренных зубов этого вида в изучаемый отрезок времени как на территориях отдельных широтных региональных подразделений, так и на территориях макросклонов. Изучение пространственно-временных изменений

формы первых нижнекоренных зубов полевки-экономки показало, что в ископаемых выборках м1 с территории Пермского Предуралья максимальное значение доли «сложных» групп морфотипов зафиксировано для начала позднего плейстоцена, а резкое преобладание зубов «простых» морфотипов – для позднеледниковья. В отличие от выборок м1 полевки-экономки с территорий Южного и юга Среднего Урала, в выборках с территории Пермского Предуралья отмечено хронологическое постоянство пары доминирующих-субдоминирующих групп морфотипов (2А и 1А). Выявлены достоверные отличия средних значений длины между ранневалдайскими (мелкие зубы) и поздневалдайскими (крупные зубы) выборками м1 полевок-экономок Южного и Среднего Предуралья.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г., Косинцев П.А., Коурова Т.П., Кузьмина Е.А. Мелкие млекопитающие многослойного местонахождения костных остатков в гроте Расик (Пермское Прикамье) // Биосфера и человечество. Екатеринбург, 2000. С. 289-294.
2. Фадеева Т.В. Соотношение цвета и возраста ископаемых зубов грызунов // Биосфера и человечество. Екатеринбург, 2000. С. 288-289.
3. Фадеева Т.В., Болотов А.А. Ископаемая микротерофауна из местонахождения “Камень Козий” (Пермское Предуралье) // Геология и полезные ископаемые Западного Урала. Пермь, 2001. С. 81-83.
4. Фадеева Т.В. Новые местонахождения ископаемых мелких млекопитающих (Пермское Предуралье) // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Екатеринбург, 2001. С. 256 - 258.
5. Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г. Форма и размеры первого нижнекоренного зуба ископаемых и современных полевок-экономок Пермского Предуралья // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Екатеринбург, 2001. С.258 - 265.

6. Мельничук А.Ф., Косинцев П.А., Фадеева Т.В., Болотов А.А. Пещера в Камне Дыроватый – новый природно-исторический памятник на реке Вишере // XI Уральское археологическое совещание: Тез. докл. международной научной конференции. Оренбург, 2001. С. 135-136.
 7. Фадеева Т.В. Ископаемая микротериофауна многослойного местонахождения «Пещера Дыроватый Камень на р.Вишере» // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Екатеринбург, 2002. С. 85 – 110.
 8. Фадеева Т.В. Ископаемые серые полевки (род *Microtus* Schrank) Пермского Предуралья в позднем плейстоцене-голоцене // Биота горных территорий: История и современное состояние. Екатеринбург, 2002. С. 244 – 255.
 9. Смирнов Н.Г., Фадеева Т.В. Типологическая дифференциация ископаемых и рецентных полевок-экономок Урала по морфологическим характеристикам первого нижнекоренного зуба // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Нижний Тагил, 2002. С. 157-158.
 10. Фадеева Т.В. Основные тенденции развития плейстоцен-голоценовых микротериофаун Пермского Предуралья // Материалы третьего Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Т.2. Смоленск, 2002. С. 101-102.
 11. Фадеева Т.В. Пространственно-временные трансформации некоторых видов мелких млекопитающих в позднем плейстоцене-голоцене (Пермское Предуралье) // География и регион. Т.V. Пермь, 2002. С. 252-255.
-

Подписано в печать 23.01.03. Формат 60x84/16.

Бум. офс. Печать офсетная. Усл.печ.л. 1,39.

Тираж 100 экз. Заказ 19.

Типография Пермского университета
614990.г. Пермь, Букирева,15