

УДК 574:599:551.79(470.5)

## ЭКОЛОГИЯ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА УРАЛЕ

© 2014 г. Н. Г. Смирнов, П. А. Косинцев, Е. А. Кузьмина, Е. П. Изварин, Ю. Э. Кропачева

*Институт экологии растений и животных УрО РАН*

*620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

*e-mail: nsmirnov@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 23.05.2014 г.

Рассматриваются особенности решения ряда ключевых вопросов экологии четвертичных млекопитающих на материалах Уральского региона. Показаны и анализируются возможности и ограничения, которые обуславливает его специфика. Природа “смешанных” (мамонтных, тундростепных, гипербореальных) фаун и их разнообразие рассматривается как комплекс вопросов, связанный с закономерностями динамики границ ареалов и относительной численности разных видов млекопитающих на протяжении позднего плейстоцена и голоцена.

*Ключевые слова:* млекопитающие, плейстоцен, голоцен, палеоэкология, природная зональность.

DOI: 10.7868/S0367059714060110

В семидесятые годы XX в. в Институте экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР достигла широкого развития Уральская школа популяционной экологии во главе с академиком С.С. Шварцем. В этот период в созданной В.Н. Большаковым лаборатории экологических основ изменчивости организмов появилась новая для института тематика, связанная с эволюционными задачами, решаемыми на базе четвертичных исследований. Символично, что журнал “Экология” в самом первом номере, т.е. в момент основания в 1970 г., поместил статью А.Г. Малеевой (1970) “К проблеме становления биогеоценозов современных ландшафтных зон Западной Сибири”, написанную по материалам анализа первых массовых сборов плейстоценовых грызунов на Урале.

Широкомасштабный характер их исследования приобрели благодаря контактам с геологами г. Тюмени и Екатеринбурга и археологами всего Уральского региона. В настоящее время археозоологические коллекции ИЭРиЖ по крупным млекопитающим включают сборы из памятников плейстоцена и голоцена обширных территорий — от Поволжья до Приморского края и от Ямала до Аральского моря (около 2000 памятников, более 800 000 единиц хранения). Сборы остатков мелких млекопитающих почти не поддаются подсчету, но это сотни тысяч остатков из многих сотен местонахождений Урала и Западной Сибири. Таким образом, Институт экологии растений и животных к настоящему времени стал одним из крупнейших держателей коллекций по четвер-

тичной палеозоологии в России. Анализ этого материала позволяет решать многие задачи, часть которых обсуждается в данной работе.

### *Специфика Уральского региона в решении задач четвертичной палеоэкологии*

Урал с севера на юг имеет протяженность 2000 км от арктического побережья, занятого тундрами, до южной оконечности Уральского хребта в степях и полупустынях. На всем протяжении к западу и востоку от хребтовой части на удалении примерно 50–100 км и на высотных отметках около 200 м над ур.м. тянутся полосы распространения карстующихся пород с пещерами и гротами, в результате раскопок которых получен обширный палеозоологический материал. Не вся территория изучена подробно, неравномерно исследованы и разные хроносрезы. Аллювиальные местонахождения палеонтологического материала из Западно-Сибирской низменности позволили исследовать историю фаун и экосистем этой соседней с Уралом территории (Смирнов и др., 1986; Бородин, 2012; Zinoviev, 2006). На Ямале и Гыдане встречаются мерзлые туши плейстоценовых млекопитающих. По результатам изучения анатомии и морфологии, анализа макро- и микроостатков содержимого желудочно-кишечного тракта, анализа стабильных изотопов углерода и азота в тканях мерзлого трупа мамонтенка “Люба” впервые проведены реконструкции биологии и экологии мамонта в первый месяц жизни (Fisher et al., 2012; Kosintsev et al., 2012; Rountrey et al., 2012; van Geel

et al., 2011). Изучение остатков Монгоченского мамонта (полуостров Гыдан) позволило впервые провести реконструкцию среды обитания и питания мамонтов севера Западной Сибири в последний максимум похолодания и получить данные о прижизненной динамике у них указанных изотопов (Мазепа и др., 2010; Kosintsev et al., 2012). Часть палеозоологических сборов происходит из раскопок поселений, могильников, святилищ разных эпох и культур — от палеолита до средневековья. Археозоологический материал позволил сделать монографические обобщения по исторической экологии древнего населения ряда регионов: Ямала, лесотундровой и таежной зон Западной Сибири, Южного Зауралья.

*Комплекс вопросов, связанных с проблемой природы “смешанных” фаун*

Одну из центральных проблем четвертичной палеоэкологии — проблему понимания природы “смешанных” (мамонтных, тундростепных, дисгармоничных, гипербореинных) сообществ — нельзя считать решенной. Реальность синхронного существования в составе “смешанных” фаун видов, которые ныне не встречаются совместно, не вызывает сомнения со времени появления первых высокоточных радиоуглеродных дат по единичным остаткам грызунов (Stafford et al., 1999). В каждом случае необходимо оценить, насколько неоднородны по времени захороненные в одном слое костные остатки. В массовых скоплениях костных остатков нескольких видов в дополнение к абсолютным датировкам полезно получить данные по относительному возрасту большого количества остатков. Для решения этой задачи используются такие показатели степени фоссилизации, как накопление ряда редкоземельных микроэлементов в сочетании с уровнем потери органической компоненты костной ткани (Смирнов и др., 2009).

В литературе существует целый спектр представлений о природе населявших тундростепные сообщества фаун и среде, в которой они существовали (Маркова и др., 2008). В настоящее время наиболее распространена версия так называемых мамонтовых степей, расположение которых реконструируется широкой полосой от Западной Европы через всю Северную Евразию и Берингию, Аляску и далее на восток Северной Америки (Guthrie, 1990). Концепция мамонтовых степей основана на представлении о высокопродуктивных пастбищных экосистемах, способных прокормить стада гигантских и крупных травоядных животных, существовавших на их основе многочисленных хищников и падальщиков. Климат отличали суровые и малоснежные зимы, достаточно теплое лето, за которое отрастала богатая травянистая растительность, сохранявшаяся на

корню до следующего урожая. Наличие в этих холодных степях крупных травоядных являлось ключевым фактором, обеспечивающим круговорот азота, хорошую аэрацию почв. Показано (Зимов, Чупрынин, 1991), что для переключения в растительных группировках мамонтовых степей с сукцессий лугово-степного типа на мохово-тундровый было достаточно одного фактора — исчезновения ключевых фитофагов — мамонта и крупных копытных при слабом климатическом сдвиге.

Уральский регион представляет большие возможности для анализа широтного и временного градиентов состава “смешанных” фаун и структуры населения млекопитающих позднего плейстоцена, как основы для понимания их специфики по сравнению с современными зональными. Для анализа нами использованы данные о видовом составе и количестве остатков отдельных видов крупных млекопитающих из 49 местонахождений, расположенных на Южном Урале и Южном Зауралье (между 51° и 56° с.ш.), Среднем Урале и Зауралье (между 56° и 59° с.ш.) и на Северном Урале (между 59° и 64° с.ш.) (Улитко, 2003; Vachura, Kosintsev, 2007; Kosintsev, 2007; Kosintsev, Vachura, 2013). Отобраны датированные радиоуглеродным методом местонахождения (более 200 дат) с достаточно большим количеством костных остатков (не менее 300 экз.). Приняты следующие границы хронологических групп: первая половина позднего плейстоцена (морские изотопные стадии 4 и 3; 74–24 тыс. л.н.), последний гляциальный максимум (LGM, первая половина морской изотопной стадии 2; 24–17 тыс. л.н.) и позднеледниковье (LGT, вторая половина морской изотопной стадии 2; 17–10.3 тыс. л.н.).

Проведен анализ географического распределения остатков 33 видов крупных млекопитающих. Все остатки плейстоценового ослы найдены южнее 54° с.ш., остатки верблюда и архара — южнее 55° с.ш. Остатки корсака, пещерной гиены, выдры и гигантского оленя найдены южнее 58° с.ш., бобра, малого пещерного медведя, барсука и рыси — южнее 60° с.ш., а сурка и благородного оленя — южнее 61° с.ш., овцебыка — севернее 56° с.ш. Остальные 19 видов найдены на всей территории Урала.

Верблюд и осел являются характерными пустынными и пустынно-степными видами, а архар — горно-степным видом. Северные границы их распространения почти совпадают — 54°–55° с.ш. Эти данные позволяют полагать, что в некоторые периоды позднего плейстоцена северная граница пустынно-степного фаунистического комплекса (южный вариант гипербореинного комплекса мамонтовой фауны) доходила до 54°–55° с.ш. Другим крупным зоогеографическим рубежом можно считать участок на широте 58°–60° с.ш. Здесь

проходили северные границы ряда видов: бобра, корсака, малого пещерного медведя, барсука, выдры, гиены, рыси, гигантского оленя. По экологическим характеристикам это весьма разнообразная группа видов: рысь тесно связана с древесной растительностью, барсук и гигантский олень — с природными комплексами относительно умеренного климата, корсак и малый пещерный медведь — со степным и пустынно-степным комплексами, а гиена — представитель “типичного” мамонтового комплекса. В совокупности эти виды маркируют северную границу распространения, с одной стороны, “типичного” варианта гипербореального комплекса, а с другой — северный предел “интерстадиальных” (периодов относительного потепления) вариантов мамонтовой фауны. Северные границы находок сурка и благородного оленя отмечают северный предел распространения “типичного” варианта гипербореального комплекса. Анализ географического распространения находок остатков отдельных видов позволил выявить крайние границы распространения зональных вариантов гипербореального комплекса мамонтовой фауны.

Зональность в позднем плейстоцене проявлялась не только в видовом составе, но и в структуре населения. Для анализа последней были рассмотрены изменения соотношения остатков видов в следующих размерно-трофических группах: заяц-беляк—сурок степной, песец—лисица—корсак, и группе копытных: лошадь, плейстоценовый осел, шерстистый носорог, благородный олень, гигантский олень, лось, северный олень, первобытный бизон, сайга, овцебык, архар.

Соотношение в группе заяц—сурок и песец—лисица—корсак показывает, что с юга на север во все периоды позднего плейстоцена уменьшаются доли сурка, лисицы и корсака. Во все временные периоды наиболее резкие различия наблюдаются между районами Южного и Среднего Урала. На Южном Урале соотношение остатков “лисица+корсак” к остаткам песца близко к 1 : 1, а остатки сурка доминируют или одного порядка с долей остатков зайца. На Среднем Урале доминируют остатки зайца (от 72 до 92%) и песца (от 83 до 95%), а на Северном Урале корсак отсутствовал, а сурок обитал только в первой половине позднего плейстоцена.

В структуре фауны копытных во все временные периоды наблюдается уменьшение с юга на север долей остатков всех видов, кроме северного оленя — его доля с юга на север увеличивается. Наиболее значительные различия в структуре фауны копытных наблюдаются между Южным и Средним Уралом. Так, доля остатков северного оленя на этой границе возрастает в первой половине позднего плейстоцена с 11 до 57%, в период LGT — с 27 до 56%. Для бизона соответствующие

изменения составляют в первой половине позднего плейстоцена 12 и 8%, в LGT — 22 и 4%. Доли большинства других видов также сильно изменяются при переходе этой границы.

В географическом изменении состава и структуры фауны наиболее значимой была граница между 55°–57° с.ш. К северу от нее остатки сурка, бобра, корсака, пещерной гиены, благородного оленя, гигантского оленя и лося встречаются эпизодически или с очень низкой частотой, находки архара и верблюда не известны, а к югу не обнаружены остатки овцебыка, что позволяет считать границу по 55°–57° с.ш. основной зональной границей для фауны крупных и среднеразмерных млекопитающих.

Рассмотрение временной динамики состава фаун и структуры населения мелких млекопитающих проведено на материалах из относительно компактного района на западном склоне Среднего Урала (56° с.ш. и 58° в.д.). Расстояние между крайними точками с севера на юг составляет 80 км, а с запада на восток — 100 км. Общее количество зубов мелких млекопитающих, использованных для анализа, равно 74548. Они происходят из 14 многослойных местонахождений в карстовых полостях. В анализ включены данные по 38 слоям и горизонтам отложений, имеющих датировки. Именно для этого района на основе стабильных изотопов кислорода из эмали зубов первобытного бизона был реконструирован сезонный ход температур для периода перехода от LGM к позднеледниковью (Веливецкая и др., 2011). Колебания температуры атмосферного воздуха были оценены в пределах от –25°C зимой до +10°C летом. Реконструированные значения палеотемператур соответствуют современному климату южной части полуострова Ямал. По сравнению с современными температурами Среднего Урала в позднем плейстоцене они были ниже зимой на 9°C и летом на 7°C, что уточняет представления о климатических характеристиках района, основанных на палеотериологических данных. Последние ясно указывают не только на низкие температуры, но и на условия дефицита влаги. Об этом свидетельствуют как состав фауны, так и структура населения млекопитающих из слоев с остатками бизона.

Состав фауны мелких млекопитающих Среднего Урала от позднего плейстоцена до наших дней сильно изменился. Всего зафиксировано 20 видов мелких млекопитающих и только три или четыре из них обитали там в течение всего периода. Смены доминантов происходили пять раз (рис. 1). Для периода, предшествовавшего LGM, доминантом была полевка-экономка при существенной доле узкочерепной полевки. Характерной особенностью этого периода была относительно большая численность сибирского лем-

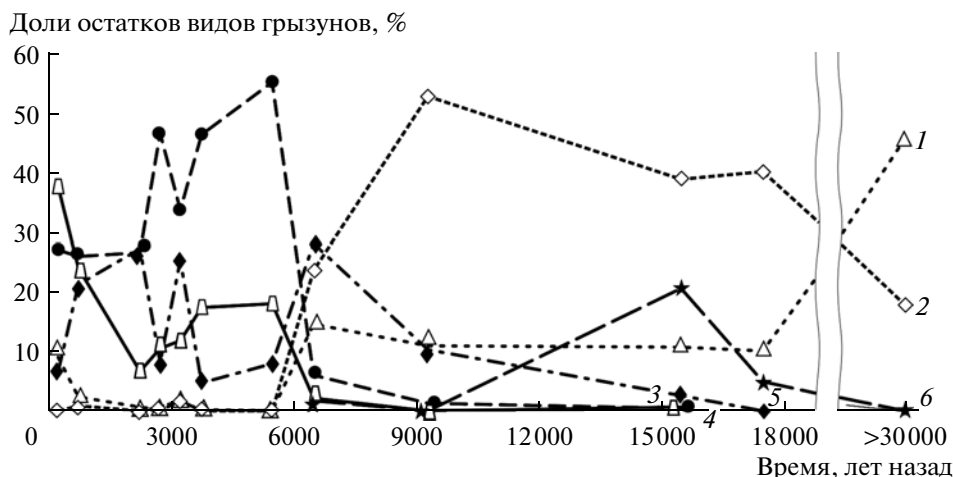


Рис. 1. Временная динамика доли остатков массовых видов грызунов в тафоценозах Среднего Урала.

1 – *M. oeconomus*; 2 – *M. gregalis*; 3 – *M. arvalis*; 4 – *A. terrestris*; 5 – *Clethrionomys* sp.; 6 – *Dicrostonyx* sp.

График построен по данным из следующих местонахождений: Филин (современность); Смотровой (слой 1, 2 – совр., слой 2, 3, гор. 4–6 –  $40 \pm 90$  ИЭМЭЖ-1406,  $440 \pm 70$  ИЭМЭЖ-1405,  $455 \pm 30$  ИЭМЭЖ-1404, слой 3, гор. 7 –  $700 \pm 90$  ИЭМЭЖ-1403); Старик (гор. 1, 3 – совр. (Садькова, 2006)); Бажуково III (слой 1 – совр.); Сухореченский (гор. 1 – совр., гор. 2 –  $248 \pm 158$  ИЭРИЖ-107, гор. 3 –  $612 \pm 135$  ИЭРИЖ-108, гор. 4 –  $791 \pm 136$  ИЭРИЖ-109, гор. 5 –  $921 \pm 204$  ИЭРИЖ-110, гор. 7 –  $2047 \pm 132$  ИЭРИЖ-112, гор. 8 –  $2050 \pm 115$  ИЭРИЖ-113, гор. 9 –  $3210 \pm 121$  ИЭРИЖ-114, гор. 10 –  $3120 \pm 163$  ИЭРИЖ-115, гор. 11 –  $2863 \pm 143$  ИЭРИЖ-116, гор. 12 –  $3208 \pm 171$  ИЭРИЖ-117); Красносоколье 2 (совр.); Усть-Лог 5 (поверхность, гор. 1, 2 – совр., гор. 7 –  $1824 \pm 100$  SPb-921, гор. 15 –  $3980 \pm 100$  SPb-922,  $3958 \pm 100$  SPb-916); Нижнеиргинский (гор. 2 –  $795 \pm 30$  SPb-971, гор. 3 –  $2579 \pm 70$  SPb-913,  $2650 \pm 70$  SPb-915, гор. 5 –  $2945 \pm 80$  SPb-809, гор. 6 –  $3350 \pm 100$  SPb-806,  $3120 \pm 80$  SPb-808, гор. 7 –  $3770 \pm 100$  SPb-914); Усть-Лог 1 (поверхность, гор. 1 –  $2664 \pm 100$  SPb-920, гор. 12 –  $5730 \pm 70$  SPb-807); Светлый (слой 4, гор. 8 –  $6300 \pm 120$  SPb-812, слой 5, гор. 13–19 –  $16400 \pm 165$  ИЭМЭЖ-1414); Дыроватый камень на р. Серге (слой 2, гор. 8 –  $6462 \pm 46$  ИЭМЭЖ-1365, слой 3, гор. 11 –  $9327 \pm 158$  ИЭМЭЖ-1072, слой 4, средняя часть, гор. 24 –  $14810 \pm 130$ ); Бобылек (слой 2а, верхняя часть –  $14300 \pm 200$  GIN-14742, слой 2а, нижняя часть –  $17565 \pm 200$  SPb 640, слой 4 – более 33000); Аракаево 8 (гор. 12 –  $15739 \pm 590$  ИЭМЭЖ - 230).

минга по отношению к копытному. Абсолютно доминировала в LGM узкочерепная полевка (содоминант – копытный лемминг), доля которой сократилась в раннем голоцене, когда доминантами стали лесные и темная полевки, сменяясь в этом качестве с водяной полевкой в течение всего голоцена. Только в историческое время их место заняли обыкновенные полевки, что обычно связывают с развитием земледелия. Рубеж между плейстоценом и голоценом не был отмечен массовым исчезновением какой-либо группы видов из состава региональной фауны. Скорее всего, в это время отступили только редкие для местной фауны сибирский лемминг (на север) и тушканчик (на юг). Копытный лемминг еще продолжал обитать здесь до среднего голоцена, как и группа степных видов, а узкочерепная полевка известна почти до исторического периода.

На Северном Урале (Смирнов, 1996; Teterina, 2009) динамика фауны была аналогичной, за исключением того, что в период, предшествовавший LGM, доминантом был сибирский лемминг, а в LGM – копытный, которого в позднеледниковье на первом месте по численности сменила узкочерепная полевка. С раннего голоцена явными доминантами становятся виды таежного ком-

плекса, а последовательность и хронология исчезновения из фауны региона степных видов требуют уточнения. Степная и желтая пеструшки, серый хомячок и степная пищуха какое-то время продолжали обитать здесь в голоцене, хотя и в качестве редких видов на фоне преобладания таежных и луговых форм. Из 18 видов мелких млекопитающих, зафиксированных в фауне Северного Урала с позднего валдая до позднего голоцена, только 2 или 3 (лесные и луговые) обитали здесь в течение всего периода, а остальные отступали или на север в теплые периоды или на юг в холодные.

Севернее, в Приуральской Субарктике на широте  $67^\circ$  с.ш., для сообществ LGM было характерно еще более выраженное доминирование копытного лемминга (Golovachov, Smirnov, 2009). Этим видом вместе с сибирским леммингом исчерпывался список сообщества грызунов в LGM. В позднеледниковье к ним добавляется узкочерепная полевка, а в начале голоцена серия видов лесных и околородных местообитаний. Доминирование последних продолжалось до позднего голоцена, когда зональные тундровые обитатели – оба вида леммингов, полевка Миддендорфа и северный подвид узкочерепной полевки – стали преобладать в сообществах региона. На этом фо-

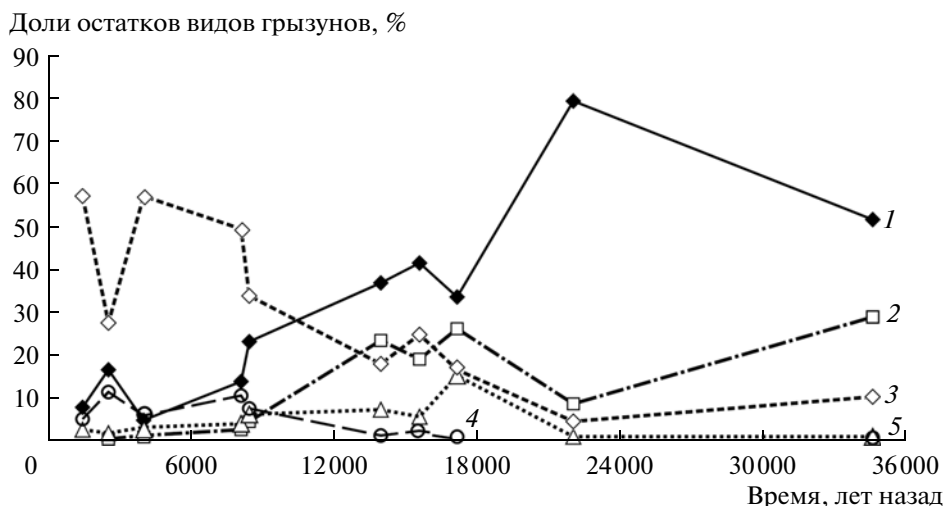


Рис. 2. Временная динамика доли остатков массовых видов грызунов в тафоценозах Южного Зауралья (по Kuzmina, 2009 с дополнениями).

1 – *Lagurus lagurus*; 2 – *Eolagurus luteus*; 3 – *M. gregalis*; 4 – *Ellobius talpinus*; 5 – *M. oeconomus*.

не тенденции климатических изменений нескольких последних десятилетий обуславливают смещение структуры населения грызунов в пользу серых и лесных полевок.

Таким образом, состав фауны Приуральской Субарктики (10 видов) за период LGM – современность менялся существенно, и только 2–3 вида обитали здесь постоянно. Отмечены два периода резкой смены доминантов в структуре населения грызунов, первый и чрезвычайно резкий из которых произошел на границе плейстоцена и голоцена, а второй – в начале позднего голоцена.

В Южном Зауралье (район около 53° с.ш.) характерными особенностями состава фауны грызунов и структуры их населения были следующие (Kuzmina, 2009). Состав фауны региона на протяжении всего рассматриваемого периода практически не изменялся (если не учитывать историческую современность) при однократной смене доминанта. В LGM резко доминировала степная пеструшка, а содоминантом была желтая пеструшка (рис. 2). Обращают на себя внимание отсутствие или крайне низкая численность в это время слепушонки, которая в заметном количестве появляется в позднеледниковье. Этот процесс проходил на фоне падения численности пеструшек и роста – узкочерепной полевки. Тогда же отмечен эпизод относительно кратковременного подъема численности полевки-экономки. Узкочерепная полевка оставалась доминантом на протяжении всего голоцена. В то же время степная и, что особенно важно, желтая пеструшка сохранялись в сообществах. Желтая пеструшка исчезла из фауны региона около 2000 л.н., но сохранялась до исторического времени немного южнее, а степная пеструшка уступила место

обыкновенной полевке только в последнем столетии. Ареал желтой пеструшки уже в историческое время по непонятным причинам претерпел дальнейшее сокращение, сохранившись на территории бывшего СССР только в Зайсанской котловине.

Западный склон Южного Урала характеризуется большей динамичностью состава фауны и структуры населения мелких млекопитающих (Смирнов и др., 1990) по сравнению с Южным Зауральем. Ныне этот район занят смешанными и широколиственными лесами с соответствующей фауной грызунов. Для позднего валдая – современности в составе фауны было 22 вида, из которых примерно половина обитала постоянно. В позднеледниковье и, возможно, в LGM из региона исчезали виды, тесно связанные с древесной растительностью (белка, бурундук, садовая соня, желтогорлая мышь), в раннем голоцене исчезли лемминги, а в позднем отступили ареалы серии степных видов,

В наибольшей степени “типичной” мамонтовой степи соответствовали сообщества млекопитающих Южного Урала с обилием видов крупных копытных, присутствием хищников и падальщика (пещерная гиена), минимальным присутствием видов, ассоциирующихся с холодным климатом. Южное Зауралье отличали признаки еще меньшего влияния холода, но большей аридности. Этот регион отличает от прочих консервативность видового состава фауны мелких млекопитающих и относительно слабо выраженная динамика структуры населения. К северу от 57° с.ш. и примерно до 63° с.ш., т.е. на территориях северной части Среднего Урала и на Северном Урале, в фаунах млекопитающих степной компонент хотя

и сохранялся, но явно уступал холодному. Комплексы Среднего и Северного Урала существенно отличались от типичных мамонтовых степей, так как в них преобладали арктические элементы. Такие обедненные сообщества не могли обладать высокой продуктивностью. Было высказано предложение именовать их гипербореями (Смирнов, 2001). Вблизи Полярного круга и севернее его в LGM хотя и обитали мамонты, но нет оснований относить существовавшие там сообщества к тундростепям. Скорее, это были своеобразные арктические экосистемы, отличающиеся от современных тундр менее влажным климатом.

Каждый широтный участок был специфичен по характеру временной динамики состава фаун и структуры населения млекопитающих. Самые резкие и глубокие преобразования претерпели сообщества млекопитающих Полярного Урала на границе плейстоцена и голоцена. Более плавными, но глубокими и затронувшими многие виды были трансформации гипербореальных сообществ в таежные на Северном и в лесостепные и лесные — на Среднем Урале.

Одним из основных механизмов изменения фаун и экосистем является вымирание видов. В последнее время в изучении этой проблемы достигнуты значительные успехи благодаря анализу палео-ДНК и массовому применению радиоуглеродного датирования (см. обзор: Lorenzen et al., 2011). Анализ палео-ДНК показал, что донской заяц, считавшийся “хорошим” палеонтологическим видом и вымершим в начале голоцена, в действительности не является самостоятельным видом, а представляет собой экоморфу зайца-беляка (Prost et al., 2010). Анализ серий радиоуглеродных дат, полученных по костям, позволил восстановить последовательность вымирания видов на территории Урала. Установлено, что 30–25 тыс. л.н. вымерли большой и малый пещерные медведи и с территории Урала исчезла пещерная гиена. Позднее, 13–12 тыс. л.н., вымирают мамонт, шерстистый носорог и исчезают пещерный лев и овцебык (Vachura, Kosintsev, 2007; Kosintsev, Vachura, 2013). Последним из мамонтовой фауны около 7 тыс. л.н. вымирает гигантский олень (Stuart et al., 2004). Полученные данные свидетельствуют о том, что на Урале был один из рефугиумов, где наиболее долго сохранялись виды мамонтовой фауны.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение природы “смешанных” фаун млекопитающих позднего плейстоцена на материалах Уральского региона дает дополнительные сведения для ее понимания. Описаны закономерности распределения состава фаун и структуры населения млекопитающих в основные периоды позднего плейстоцена по трансекте север—юг в диапа-

зоне около 2000 км. Результаты показывают, что широтная зональность на Урале в позднем плейстоцене была ярко выражена. Выделяются по крайней мере три зональных комплекса (арктический, гипербореальный и пустынно-степной). Внутри гипербореального комплекса прослежены хорошо выраженные широтные варианты — северный, типичный и южный. Эти варианты отличаются пропорциями между индикаторными видами и их долями в структуре населения. Установлено, что ближайшим аналогом “типичных” мамонтовых степей являются сообщества позднего плейстоцена Южного Урала.

Обнаружена заметная разница в масштабах и выраженности временной динамики состава фаун и структуры населения млекопитающих разных широтных участков Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Факторы, обусловившие избирательность вымирания части видов, последовательность и хронологию этого процесса, требуют дополнительного изучения, но уже сейчас ясно, что процесс вымирания имел региональные особенности. Авторы подчеркивают важность и перспективность исследования критических для выживания периодов “бутылочных горлышек” и путей их переживания теми видами, которые дожили до современности. Прогресс в развитии обсуждаемой тематики во многом зависит от решения проблемы соотношения экогеографических и экохронологических закономерностей изменчивости морфологических признаков млекопитающих.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 14-04-00120, 14-04-31335), Программы УрО РАН (проект № 12-4-7-035-Арктика, проект № 12-П-4-1050).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородин А.В.* Полевки (Arvicolinae, Rodentia) Урала и Западной Сибири (эоплейстоцен—современность): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2012. 24 с.
- Веливецкая Т.А., Смирнов Н.Г., Игнатьев А.В.* и др. Сезонные температуры в позднем плейстоцене по <sup>18</sup>O зубной эмали ископаемого бизона (Средний Урал, Россия) // Докл. РАН. 2011. Т. 440. № 4. С. 533–535.
- Зимов С., Чупрынин В.* Экосистемы: устойчивость, конкуренция, целенаправленное преобразование. М.: Наука, 1991. 160 с.
- Мазена В.С., Смирнов Н.Г., Веливецкая Т.А.* и др. Изотопный состав углерода и азота шерсти Монгоченского мамонта // Динамика экосистем в голоцене: Матлы всерос. науч. конф. Екатеринбург—Челябинск: Рифей, 2010. С. 123–128.
- Малева А.Г.* К проблеме становления биогеоценозов современных ландшафтных зон Западной Сибири // Экология. 1970. № 1. С. 96–97.

- Маркова А.К., Кольфсхотен Т., Бохнке Ш. и др. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л.н.). М.: КМК, 2008. 556 с.
- Садыкова Н.О. Сообщество млекопитающих долины р. Серги в позднем голоцене // Экология в меняющемся мире: Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2006. С. 208–210.
- Смирнов Н.Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 1996. С. 39–83.
- Смирнов Н.Г. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, 2001. С. 209–219.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 145 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 224 с.
- Смирнов Н.Г., Вотяков С.Л., Садыкова Н.О. и др. Физико-химические характеристики ископаемых костных остатков млекопитающих и проблема оценки их относительного возраста. Ч. I. Термический и масс-спектрометрический анализ. Екатеринбург: “Гошицкий”, 2009. 118 с.
- Улитко А.И. Локальные фауны крупных млекопитающих из отложений пещеры Дыроватый Камень на реке Серга (Средний Урал) // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во УрГУ, 2003. С. 185–192.
- Bachura O., Kosintsev P.A. Late Pleistocene and Holocene small- and large-mammal faunas from the Northern Urals // Quaternary International. 2007. V. 160. № 1. P. 121–128.
- Fisher D.C., Tikhonov A.N., Kosintsev P.A. et al. Anatomy, death, and preservation of a woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) calf, Yamal peninsula, northwest Siberia // Quaternary International. 2012. V. 255. P. 94–105.
- Golovachov I.B., Smirnov N.G. The Late Pleistocene and Holocene rodents of the Pre-Urals subarctic // Quaternary International. 2009. V. 201. P. 37–42.
- Guthrie R.D. Frozen fauna of the mammoth steppe: the story of Blue Babe. Chicago and London: The University of Chicago Press, 1990. 323 p.
- Kosintsev P.A. Late Pleistocene large mammal faunas from the Urals // Quaternary International. 2007. V. 160. № 1. P. 112–120.
- Kosintsev P.A., Bachura O.P. Late Pleistocene and Holocene mammal fauna of the Southern Urals // Quaternary International. 2013. V. 284. P. 161–170.
- Kosintsev P.A., Lapteva E.G., Korona O.M., Zanina O.G. Living environments and diet of the Mongochen mammoth, Gydan Peninsula, Russia // Quaternary International. 2012. V. 276–277. P. 253–268.
- Kosintsev P.A., Lapteva E.G., Trofimova S.S. et al. Environmental reconstruction inferred from the intestinal contents of the Yamal baby mammoth Lyuba (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) // Quaternary International. 2012. V. 255. P. 231–238.
- Kuzmina E.A. Late Pleistocene and Holocene small mammal faunas from the South Trans-Urals // Quaternary International. 2009. V. 201. P. 25–30.
- Lorenzen E.D., Nogues-Bravo D., Orlando L. et al. Species-specific responses of Late Quaternary megafauna to climate and humans // Nature. 2011. V. 479. № 7373. P. 359–364.
- Prost S., Knapp M., Flemmig J. et al. A phantom extinction? New insights into extinction dynamics of the Don-hare *Lepus tanaiticus* // J. of Evolutionary Biology. 2010. V. 23. № 9. P. 2022–2029.
- Rountrey A.N., Fisher D.C., Tikhonov A.N. et al. Early tooth development, gestation, and season of birth in mammoths // Quaternary International. 2012. V. 255. P. 196–205.
- Stafford T.W., Semken H.A., Graham R.W. et al. First AMS <sup>14</sup>C dates documenting contemporaneity of nonanalogue species in late Pleistocene mammal communities // Geology. 1999. № 27. P. 903–906.
- Stuart A.J., Kosintsev P.A., Higham T.F.G., Lister A.M. Pleistocene to holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth // Nature. 2004. V. 431. № 7009. P. 684–689.
- Teterina A. Rodents of the North Urals in the Late Pleistocene and Holocene // Quaternary International. 2009. V. 201. № 1/2. P. 31–36.
- Van Geel B., Fisher D.C., Rountrey A.N. et al. Palaeo-environmental and dietary analysis of intestinal contents of a mammoth calf (Yamal Peninsula, northwest Siberia) // Quaternary Sci. Rev. 2011. V. 30. P. 3935 – 3946.
- Zinovjev E.V. Problems of ecological interpretation of Quaternary insect faunas from the central part of Northern Eurasia // Quaternary Sci. Rev. 2006. V. 25. P. 1821–1840.