

Изварин Евгений Петрович

ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНЫ МЕЛКИХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПАДНОГО СКЛОНА СРЕДНЕГО УРАЛА В
ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН Смирнов Николай Георгиевич

Официальные оппоненты: **Москвитина Нина Сергеевна**, доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования Национальный исследовательский Томский государственный университет, заведующий кафедрой зоологии позвоночных и экологии.

Яковлев Анатолий Германович, кандидат биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Башкирский государственный университет, доцент кафедры физиологии человека и зоологии.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится «18» апреля 2017 г. в 13-30 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 210-29-54, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru>

Автореферат разослан «___» февраля 2017 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук  Золотарева Наталья Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Для понимания истории формирования современных экосистем перспективными являются исследования временной динамики их основных компонентов в конце позднего плейстоцена и в голоцене (Савинецкий и др., 2005; Смирнов, 2006). Среди этих исследований изучение динамики фауны мелких растительноядных млекопитающих приобрело важное значение за последние полвека (Громов, 1957б; Агаджанян, 1979; Историческая экология..., 1990). Данная группа играет важную роль в палеоэкологических и палеогеографических реконструкциях (Историческая экология..., 1990; Экология четвертичных..., 2014; Andrews, 1995; van Kolfschoten, 1995), в биохронологических и биостратиграфических исследованиях (Громов, 1957б; Агаджанян, 1987; Вангенгейм и др., 2001; Бородин, 2012).

Актуальным также является анализ распространения зональных видов мелких млекопитающих за пределы их современных ареалов в позднем плейстоцене и голоцене (Эволюция экосистем..., 2008; *Steppe species...*, 2016). С одной стороны это маркирует определенные события в истории климата и ландшафта (Зоогеография голоценовых..., 2000; Kowalski, 1995), с другой – указывает на определенные адаптивные возможности и сдвиги в экологических нишах (Историческая экология..., 1990; Смирнов, 2004; 2006).

Урал является одним из ключевых регионов при изучении позднеплейстоценовой и голоценовой истории фауны мелких млекопитающих Северной Евразии (Громов, 1957б). Его субмеридиональная протяженность на 2000 км позволяет изучать характерные черты компонентов живых систем в широтном градиенте природных условий и их динамику на длительных промежутках времени (Смирнов, 2001; 2004). Средний Урал располагается между 59°15' и 55°54' с. ш. и орографически слабо выражен (Чижишев, 1958), но его западный склон вследствие своей геоморфологической разнородности отличается значительным разнообразием природных условий в направлении с севера на юг (Прокаев, 1963; 1976). На севере района распространены южно-таежные леса и их горные аналоги (Горчаковский, 1968б), на юге расположена увалисто-холмистая Красноуфимская лесостепь, в настоящее время практически полностью распаханная (Горчаковский, 1967; Современное состояние..., 2012), в окружении смешанных хвойно-широколиственных лесов (Колесников и др., 1973).

Из раскопок на Среднем Урале накоплено около 220 тысяч костных остатков мелких растительноядных млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена

(Смирнов, 1992; 1993; 1995; Фадеева, Смирнов, 2008), но до сих пор в истории их фауны на западном склоне Среднего Урала не решены проблемы по ряду временных интервалов: для отдельных периодов материал либо отсутствует, либо незначителен; нет радиоуглеродных датировок для местонахождений, где обнаружен значительный остеологический материал.

Автором обнаружено и изучено более 36 тысяч костных остатков мелких млекопитающих из 9 местонахождений, расположенных на западном склоне Среднего Урала. Материал охватывает временной интервал с начала позднеледниковья до современности и позволяет дополнить и уточнить имеющиеся данные, закрыть ряд пробелов в истории населения мелких млекопитающих Среднего Урала.

Цель и задачи исследования. Цель работы – на основании оригинальных и литературных данных изучить динамику состава фауны и структуры населения мелких млекопитающих западного склона Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене для выявления ее этапов и закономерностей в процессе становления их современного состояния.

Задачи: 1. Изучить костные остатки мелких млекопитающих из зоогенных отложений 9 местонахождений, расположенных на западном склоне Среднего Урала. Выявить таксономический состав и соотношение остатков видов и их групп, выделенных по местообитаниям.

2. Обобщить имеющиеся в литературных источниках сведения о видовом составе и структуре сообщества мелких растительноядных млекопитающих западного склона Среднего Урала по периодам позднего плейстоцена и голоцена и сопоставить их с данными автора.

3. Проанализировать динамику состава фауны и структуры населения мелких растительноядных млекопитающих на западном склоне Среднего Урала отдельно по северным и южным районам в позднем плейстоцене и голоцене и выявить их общие и специфические закономерности.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Видовой состав и структура сообществ мелких растительноядных млекопитающих Среднего Урала при переходе через плейстоцен-голоценовый климатический рубеж существенным образом не изменились. Эти изменения происходили позднее – на протяжении раннего и среднего голоцена.

2. Сообщество близкое современному на севере западного склона существовало уже около 4 тыс. л.н., а на юге – только около 900 л.н. 3-4.5 тыс. л.н.

наметились широтные отличия в структуре населения между северными и южными территориями, характерные для современного населения грызунов Среднего Урала.

Научная новизна. В научный оборот введен новый остеологический материал из 9 местонахождений, расположенных на западном склоне Среднего Урала, из них для 7 местонахождений данные по видовому составу и структуре животного населения мелких млекопитающих приведены впервые (пещера Дыроватые ребра 5, скала Аликаев камень, грот Нижнеиргинский, навесы Светлый, Усть-Лог-1, Усть-Лог-5 и Красносоколье-2). Получены новые данные о составе фауны и структуре населения мелких млекопитающих рубежа плейстоцена и голоцена, бореального, атлантического, суббореального и субатлантического периодов голоцена. Уточнены сведения о временных границах распространения на Среднем Урале степной пищухи и желтогорлой мыши.

Теоретическая и практическая значимость. Изучение динамики населения мелких млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене позволяет проследить историю видов степного и неморально-лесного комплексов на пределе их современного распространения. Подобные исследования позволяют также определить влияние локальных ландшафтно-климатических факторов и человеческой деятельности на конкретные территории при формировании в целом зонального таежного сообщества. Результаты работы могут быть использованы в биостратиграфических и биохронологических исследованиях для детализации и уточнения региональных биостратиграфических схем, в палеогеографических и палеоэкологических реконструкциях природной обстановки региона в позднем плейстоцене и голоцене, а также для реконструкции среды обитания древнего человека.

Степень достоверности и апробация работы. Анализ остеологического материала, насчитывающего 36584 костных остатка мелких млекопитающих из 9 местонахождений, расположенных на западном склоне Среднего Урала, применение методов количественной оценки при сопоставлении структуры ископаемых сообществ из изученных местонахождений между собой и с данными из литературных источников обеспечивают достоверность полученных в диссертационной работе результатов и сформулированных на их основе выводов.

Результаты диссертационной работы представлены на 8 конференциях молодых ученых в ИЭРИЖ УрО РАН (Екатеринбург, 2003, 2004, 2006, 2008, 2009, 2011, 2014 и 2015); VIII съезде Териологического общества «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2007); XVII Уральском археологическом

совещании (Екатеринбург, 2007); XI международной конференции по биологии грызунов «Rodens et Spatium» (Мышкин, 2008); Второй Всероссийской научной конференции «Динамика экосистем в голоцене» (Екатеринбург, 2010); Всероссийской конференции с международным участием «Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих» (Санкт-Петербург, 2013); международной конференции INQUA-SEQS «The Quaternary of the Urals: global trends and Pan-European Quaternary records» (Екатеринбург, 2014).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 14-04-00120) и Комплексной программы Уральского отделения РАН (проект № 15-12-4-8).

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в поиске новых местонахождений, представленных в работе, и проведении в них раскопок. Около 90% изученного материала собрано при непосредственном участии автора. Автор самостоятельно выполнил камеральную обработку представленного материала, включающую также видовую диагностику костных остатков, проанализировал и обобщил полученные результаты.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 научных работ, из них 4 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы и приложений. Диссертация изложена на 256 страницах машинописного текста. Основной текст диссертации включает 46 рисунков и 31 таблицу, приложения – 1 рисунок и 9 таблиц, список литературы – 336 источников, из которых 46 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность Н.Г. Смирнову за помощь и поддержку на всех этапах исследования; А.И. Улитко за помощь в проведении раскопок, за составление планов местонахождений и описание разрезов; Е.А. Кузьминой, Н.О. Садыковой, Ю.Э. Кропачевой и другим сотрудникам лаборатории палеоэкологии ИЭРиЖ УрО РАН за помощь в проведении экспедиционных работ; М.А. Фоминых, Е.А. Марковой, Т.В. Струковой и С.В. Зыкову за помощь в определении костных остатков некоторых таксонов грызунов; А.В. Бородину за ценные советы и критические замечания при обсуждении результатов.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

На основании литературных данных о геоморфологическом строении района исследования (Прокаев, 1963; Геология СССР..., 1969), о его климате (Краткий

агроклиматический..., 1957), почвах (Лебедев, 1949; Погодина, Розов, 1968) и растительном покрове (Горчаковский, 1968; Колесников и др., 1973), о его современной фауне (Марвин, 1969; Большаков, 1977; Большаков, Бердюгин, 1986; Млекопитающие Свердловской..., 2000) и на основании результатов районирования Среднего Урала по фауне грызунов (Шварц, Павлинин, 1960) показана неоднородность данной территории в направлении с севера на юг и правомерность рассмотрения северного и южного районов по отдельности.

Глава 2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор данных литературы затрагивает историю палеозоологических исследований на Урале и рассматривает основные этапы динамики фауны мелких млекопитающих Среднего Урала в плейстоцене и голоцене. Показано, что, несмотря на колоссальный объем накопленного материала (Таблица 1) (Кузьмина, 1989; История современной..., 1992; Смирнов, 1993; 1995; Фадеева, Смирнов, 2008; Садыкова, 2011 и др.), исследования истории населения мелких млекопитающих на западном склоне Среднего Урала по ряду периодов позднего плейстоцена и голоцена до сих пор находятся на стадии накопления первичных данных.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Методика сбора и анализа ископаемых остатков мелких млекопитающих

Сбор материала проведен в 2002-2010 гг. в 8 карстовых полостях и скальных навесах в выходах палеозойских известняков, расположенных на юге западного склона Среднего Урала. Материал из пещеры Дыроватые ребра-5, расположенной на севере района, собран А.И. Улитко в 1998 г. и передан нам для анализа в 2005 г. Osteологический материал представляет собой зоогенные скопления, сформировавшиеся в результате жизнедеятельности хищников (пернатых и четвероногих). Общий объем материала – 36584 костных остатка мелких млекопитающих, из которых 34416 (94.1% от их общего количества) остатков принадлежали пищеухе и грызунам. Раскопки, полевую и камеральную обработку материала проводили по стандартным методикам (Верецагин, Громов, 1953; Гуслицер, 1979; Агаджанян, 1987; Историческая экология..., 1990 и др.). Радиоуглеродное датирование отложений выполнено по коллагену из костей млекопитающих сотрудниками изотопного центра РГПУ им. А.И. Герцена, г. Санкт-Петербург (лаб. код – СПб), и сотрудниками ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва (ИЭМЭЖ).

Таблица 1 – Количество местонахождений остатков мелких млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена и объем накопленного материала на западном склоне Среднего Урала

Периодизация		Средний Урал, западный склон					
		север	К.О. на 1000 лет	юг	К.О. на 1000 лет	итого:	К.О. на 1000 лет
Голоцен	субатлантик (2.5-0 тыс. л.н.)	3 999	399.6	6 51284	20513.6	9 52283	20913.2
	суббореал (4.5-2.5 тыс. л.н.)	2 5650	2825.0	2 3036	1518.0	4 8686	4343.0
	атлантик (8-4.5 тыс. л.н.)	3 1493	426.6	2 2344	669.7	5 3837	1096.3
	бореал (9-8 тыс. л.н.)	2 957	957.0	-	-	2 957	957.0
	пребореал (10.3-9 тыс. л.н.)	2 4349	3345.4	1 17945	13803.8	3 22294	17149.2
Рубеж плейстоцен/голоцен (~10.3-10.4 тыс. л.н.)		2 19088	-	-	-	2 19088	-
Плейстоцен	вторая половина полярноуральского (сарганского, осташковского) времени, позднеледниковье (17-10.3 тыс. л.н.)	4 67354	10052.8	3 8599	1283.5	7 75953	11336.3
	первая половина полярноуральского (сарганского, осташковского) времени, максимальная стадия последнего оледенения (25-17 тыс. л.н.)	2 7284	910.5	1 904	113.0	3 8188	1023.5
	невьянский (каргинский, ленинградский) неледниковый интервал (58-25 тыс. л.н.)	3 12135	367.7	-	-	3 12135	367.7
	стрелецкое (казанцевское, микулинское) межледниковье (128-116 тыс. л.н.)	1 9359	779.9	1 3338	278.2	2 12697	1058.1
Итого:		24 128668	1005.2	16 87450	683.2	40 216118	1688.4

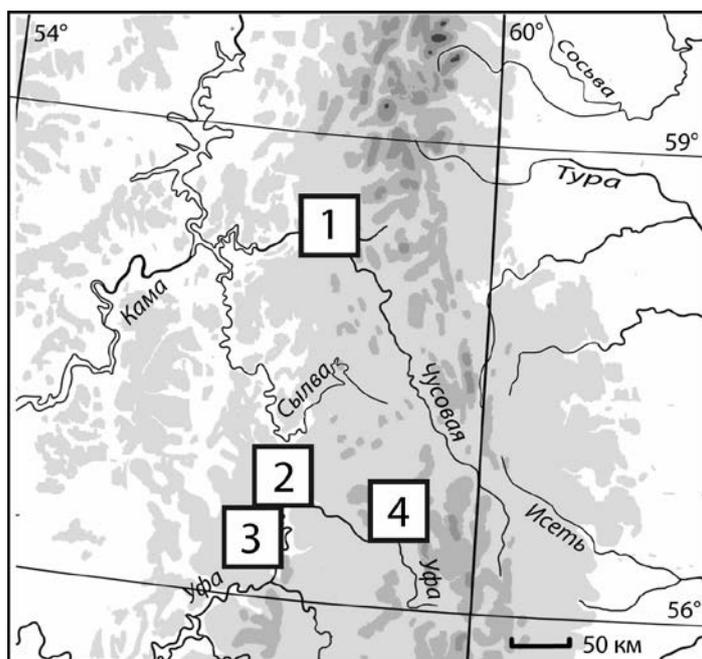
Примечание – верхнее значение – количество местонахождений, то есть точек нахождения остатков, однородных в возрастном отношении (Смирнов, Маркова, 1996); нижнее значение – количество костных остатков; К.О. на 1000 лет – количество остеологического материала для данного периода из расчета на 1000 лет на основании данных о его продолжительности (поздний плейстоцен по Арсланов, 1992; Динамика ландшафтных..., 2002; голоцен Среднего Урала по Хотинский, 1977).

Календарный возраст отложений установлен путем калибрования радиоуглеродных дат в программе OxCal v. 4.2 (IntCal13 and..., 2013). Для видовой диагностики остеологического материала в типичных случаях использовали эталонные коллекции Института экологии растений и животных УрО РАН и определители (Огнев, 1950; Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Бородин, 2009 и др.). Для диагностики остатков представителей следующих таксонов использовали дополнительные методы: рода *Ochotona* Link, 1795 (Ербаева, 1988; Тетерина, 2000), *Spermophilus* F. Cuvier, 1825 (Фауна СССР..., 1965), *Sylvaemus* Ognev, 1924, *Apodemus* Kaup, 1829 (Зыков, 2011), *Rattus* Fischer, 1802 (Wolff et al., 1980), *Clethrionomys* Tilesius, 1850 (Бородин и др., 2005), *Dicrostonyx* Gloger, 1841, *Lemmus* Link, 1795, *Myopus* Miller, 1910 (Сложные случаи..., 1997), серые полевки подрода *Microtus* Schrank, 1798 (Маркова, Бородин, 2005). Процентное соотношение количества остатков (Q_{max} , %) каждого вида в структуре ископаемого сообщества высчитывали по максимальному количеству одноименных остатков (max). Для оценки структуры доминирования ископаемых сообществ были даны цифровые градации и соответствующие словесные оценки долей остатков (Малеева, 1983): $\geq 30\%$ – очень многочисленный вид (доминант); 10-29.9% – многочисленный (содоминант); 1-9.9% – обычный (субдоминант); 0.1-0.9% – редкий; менее 0.1% – очень редкий. Рассмотренные виды мелких млекопитающих отнесены к определенным экологическим группировкам в соответствии с их современными местообитаниями (Зоогеография голоценовых..., 2001): *тундро-степные, тундровые, степные, лесные, интразональные луговые и интразональные околородные виды*. Для периодизации позднего плейстоцена и голоцена использовали модифицированную схему Блитта-Сернандера (Хотинский, 1977; Геохронология, стратиграфия..., 2014; Panova, Antipina, 2016). Оригинальные и литературные данные сгруппированы по периодам позднего плейстоцена (Динамика ландшафтных..., 2002) и голоцена (Хотинский, 1977) на основании радиоуглеродных дат: позднеледниковье (17-10.3 тыс. л.н.); пребореальный период (10.3-9 тыс. л.н.); бореальный (9-8 тыс. л.н.); атлантический (8-4.5 тыс. л.н.); суббореальный (4.5-2.5 тыс. л.н.); субатлантический (2.5-0 тыс.л.н.). Деление голоцена на ранний, средний и поздний приведено по схеме, утвержденной Международной комиссией по стратиграфии (Formal subdivision..., 2012). Доли остатков каждого вида из нескольких местонахождений, расположенных на одной территории, были усреднены (среднее арифметическое) по каждому периоду, на основании чего реконструировано сообщество мелких млекопитающих, по

доминирующим видам в котором дано соответствующее название (Смирнов, 2004; 2006). Для оценки сопряженности динамики численности видов грызунов из местонахождений позднего плейстоцена и голоцена использован факторный анализ методом главных компонент (Смирнов, 2001; Фадеева, Смирнов, 2008). Расчеты проведены в программе Stat Soft Statistica 6.0.

3.2 Обзор изученных местонахождений позднеплейстоценовых и голоценовых остатков мелких млекопитающих Среднего Урала

В главе приведено описание 9 изученных местонахождений остатков мелких млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена (Рисунок 1), из них для 7 местонахождений (пещера Дыроватые ребра-5, скала Аликаев Камень, грот Нижнеиргинский, навесы Светлый, Усть-Лог-1, Усть-Лог-5 и Красносоколье-2) данные представлены впервые.



Местонахождения: **север западного склона:** 1 – в долине р. Чусовая (пещ. Дыроватые Ребра-5); **юго-запад Ср. Урала:** 2 – в долине р. Иргина (навесы Красносоколье-2, Усть-Лог-1 и Усть-Лог-5, грот Нижнеиргинский); 3 – на Уфимском плато (Аликаев Камень, грот Бобылек); **юг западного склона:** 4 – в долине р. Серга (пещ. Дыроватый камень, навес Светлый)

Рисунок 1 – Карта-схема расположения изученных местонахождений Среднего Урала

Приведены радиоуглеродные даты: навес Светлый, слой 4 – 6300 ± 120 лет (СПб-812), слой 5 – 16400 ± 165 лет (ИЭМЭЖ-1414); Аликаев Камень – 10140 ± 150 лет (СПб-1242); грот Нижнеиргинский, слой 2, верх – 795 ± 30 (СПб-971), низ – 2579 ± 70 (СПб-913) и 2650 ± 70 (СПб-915); слой 3, верх – 2945 ± 80 (СПб-809), середина – 3350 ± 100 (СПб-806) и 3120 ± 80 (СПб-808), низ – 3770 ± 100 (СПб-914); навес Усть-Лог-1, слой 1 – 2664 ± 100 (СПб-920), слой 3 – 5370 ± 70 (СПб-807); навес

Усть-Лог-5, слой 2 – 1824±100 (СПб-921), слой 3, верх – 1120±50 (СПб-1240), низ – 3958±100 (СПб-916), 3980±100 (СПб-922) и 3882±70 (СПб-1241), слой 4 – 6248±100 (СПб-1239).

Глава 4. ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ФАУН ИЗ ИЗУЧЕННЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА

Обнаружены и изучены костные остатки 27 видов мелких растительноядных млекопитающих, принадлежащих 1 семейству отряда зайцеобразные **Lagomorpha** и 4 семействам отряда грызуны **Rodentia**: пищуховые **Ochotonidae** – степная пищуха *Ochotona pusilla* Pall. (893 остатка); беличьи **Sciuridae** – летяга *Pteromys volans* L. (51), обыкновенная белка *Sciurus vulgaris* L. (88), азиатский бурундук *Tamias sibiricus* Laxm. (1), суслик *Spermophilus* sp. (13); мышшовковые **Sminthidae** – мышшовка *Sicista* sp. (1087); мышшиные **Muridae** – серая крыса *Rattus norvegicus* Berk. (45), домовая мышь *Mus musculus* L. (3), полевая мышь *Apodemus agrarius* Pall. (218), желтогорлая мышь *Sylvaemus flavicollis* Melch. (59), малая лесная мышь *S. uralensis* Pall. (86), мышь-малютка *Micromys minutus* Pall. (4); хомяковые **Cricetidae** – серый хомячок *Cricetulus migratorius* Pall. (325), обыкновенный хомяк *Cricetus cricetus* L. (2924), красно-серая полевка *Clethrionomys rufocanus* Sundev. (247), рыжая полевка *Cl. glareolus* Schreb. (414), красная полевка *Cl. rutilus* Pall. (864), степная пеструшка *L. lagurus* Pall. (1026), желтая пеструшка *Eolagurus luteus* Eversm. (36), ондатра *Ondatra zibethicus* L. (1), копытный лемминг *Dicrostonyx* sp. (1778), сибирский лемминг *Lemmus sibiricus* Kerr (17), водяная полевка *Arvicola terrestris* L. (8827), узкочерепная полевка *Microtus gregalis* Pall. (1554), полевка-экономка *M. oeconomus* Pall. (492), темная полевка *M. agrestis* L. (715) и обыкновенная полевка *M. arvalis* Pall. s.l. (762) (Изварин, 2003; 2007-2011; Изварин, Смирнов, 2015; Изварин, Улитко, 2016; Izvarin, 2008; Deposits of..., 2016).

Показано, что 16 видов, исключая синантропных и интродуцированных, отмечены для современной фауны Среднего Урала. Впервые для северной части западного склона показано распространение в позднем плейстоцене мышшовки, красной полевки и обыкновенной полевки (Изварин, Улитко, 2010). Впервые показано, что в голоцене желтогорлая мышь обитала на Среднем Урале уже 3-4 тыс. л.н. (Изварин и др., 2013). Впервые показано, что степная пищуха еще обитала на юге Среднего Урала около 700 л.н. (Экология четвертичных..., 2014; Изварин, Пономарева, 2015; Steppe species..., 2016).

Глава 5. ИСТОРИЯ СОВРЕМЕННОГО НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ
РАСТИТЕЛЬНОВАДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПАДНОГО СКЛОНА
СРЕДНЕГО УРАЛА В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

В главе приведено описание динамики населения мелких растительноводных млекопитающих отдельно по северным и южным районам западного склона Среднего Урала по периодам позднего плейстоцена и голоцена и выявлены ее закономерности. Результаты представлены в Таблицах 2 и 3.

Таблица 2 – Фауна мелких растительноводных млекопитающих северной части западного склона Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене

Вид	Периодизация						
	П.Плейстоцен	П/Г	Голоцен				
			LGT	РВ	ВО	АТ	SB
<i>Ochotona pusilla</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>Sciurus vulgaris</i>	-	+	?	+	+	+	+
<i>Spermophilus</i> sp.	+	?	+	-	-	-	-
<i>Sicista</i> sp.	+	+	?	+	+	+	+
<i>Rattus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+
<i>S. uralensis</i>	-	+	?	?	?	?	+
<i>Cricetulus migratorius</i>	+	+	-	+?	-	-	-
<i>Cricetus cricetus</i>	-	+	?	+	+	+	-
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cl. glareolus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cl. rutilus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lagurus lagurus</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx</i> sp.	+	+	+	+	+	-	-
<i>Lemmus sibiricus</i>	+	+	+	+	-	+?	-
<i>Myopus schisticolor</i>	+	+	+		+	+	+
<i>Arvicola terrestris</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Microtus gregalis</i>	+	+	+	+	+	+	-
<i>M. oeconomus</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. agrestis</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. arvalis</i> s.l.	+	-	-	-	-	-	-
<i>M. middendorffii</i>	+	-	-	-	-	-	-
Общее количество остатков	71958	19088	4349	957	1493	5650	999
Количество местонахождений	5	2	2	2	3	2	3

Примечание – LGT – позднеледниковье; П/Г – рубеж плейстоцена и голоцена; РВ – пребореальный период; ВО – бореальный период; АТ – атлантический период; SB – суббореальный период; SA – субатлантический период; +/- – остатки вида обнаружены/не обнаружены; ? – остатки не обнаружены, но возможны; +? – остатки обнаружены, но есть сомнения в правильности результатов их диагностики

Таблица 3 – Фауна мелких растительноядных млекопитающих южной части западного склона Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене

Вид	периодизация								
	П.Плейстоцен	П/Г	Голоцен						
	LGT		PB	BO	AT	SB	SA нач.	SA кон.	совр.
<i>Ochotona pusilla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Pteromys volans</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Sciurus vulgaris</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tamias sibiricus</i>	-	-	-	-	-	+	+	?	+
<i>Spermophilus sp.</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Sicista sp.</i>	?	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Allactaga major</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rattus norvegicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Rattus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Mus musculus L.</i>	-	-	-	-	-	-	?	-	+
<i>Apodemus agrarius</i>	-	?	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sylvaemus flavicollis</i>	-	-	-	-	?	+	+	?	-
<i>S. uralensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Micromys minutus</i>	-	-	-	-	-	+	?	?	?
<i>Cricetulus migratorius</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Allocrietulus evermanni</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cricetus cricetus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cl. glareolus</i>	+	?	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cl. rutilus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lagurus lagurus</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Eolagurus luteus</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx sp.</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Lemmus sibiricus</i>	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Myopus schisticolor</i>	+		-			?	+	+	+
<i>Ondatra zibethicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Arvicola terrestris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Microtus gregalis</i>	+	+	+	+	+	+	?	+	-
<i>M. oeconomus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. agrestis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. arvalis s.l.</i>	+	+	+	?	+	+	+	+	+
Общее количество остатков	7481	2183	22247	2547	3610	13107	2702	6304	47960
Количество местонахождений	4	2	2	1	5	4	3	5	8

Примечание – LGT – позднеледниковье; П/Г – рубеж плейстоцена и голоцена; PB – пребореальный период; BO – бореальный период; AT – атлантический период; SB – суббореальный период; SA нач. – начало субатлантического периода; SA кон. – конец субатлантического периода; совр. – современный субфоссильный материал; +/- – остатки вида обнаружены/не обнаружены; ? – остатки не обнаружены, но возможны

Имеются сведения о распространении 31 вида этой группы на западе Среднего Урала за указанный период времени, в том числе синантропных и интродуцированных видов. Виды разделены на 3 группы по их распространению: виды, обитавшие и/или обитающие на всей территории; виды, обитавшие только на севере; виды, обитавшие только на юге.

В первую группу включен 21 вид: обыкновенная белка, суслик, мышовка, полевая мышь, желтогорлая мышь, малая лесная мышь, серый хомячок, обыкновенный хомяк, красно-серая полевка, рыжая полевка, красная полевка, степная пеструшка, копытный лемминг, сибирский лемминг, лесной лемминг *Myopus schisticolor* Lilljeb., водяная полевка, узкочерепная полевка, полевка-экономка, темная полевка и обыкновенная полевка. Среди перечисленных видов, желтогорлая мышь отмечена только на западном склоне Среднего Урала.

К видам, обитавшим только на севере Среднего Урала, относится полевка Миддендорфа *Microtus middendorffi* Poljak., а к видам, обитавшим только на юге, – большой тушканчик *Allactaga major* Kerr, хомячок Эверсмманна *Allocricetulus evermanni* Brandt и желтая пеструшка, что сближает соответствующие фауны с ископаемыми фаунами Северного (Кузьмина, 1971; Смирнов, 1996; Teterina, 2009) и Южного Урала (Историческая экология..., 1990; Яковлев, 2003; Quaternary fauna..., 2009). Характерным видом ископаемых фаун восточного склона Среднего Урала является обыкновенная слепушонка *Ellobius talpinus* Pall.

Показано, что при переходе через плейстоцен-голоценовый климатический рубеж резких изменений в составе фауны мелких млекопитающих Среднего Урала не было (Изварин, 2007). Установлено, что для позднеплейстоценовых и голоценовых фаун 14 видов были характерны на всем западном склоне Среднего Урала: степная пищуха, суслик, мышовка, красно-серая полевка, рыжая полевка, красная полевка, копытный лемминг, сибирский лемминг, лесной лемминг, водяная полевка, узкочерепная полевка, экономка, темная полевка и обыкновенная полевка. На юге также были характерны малая лесная мышь, серый хомячок, обыкновенный хомяк и степная пеструшка. На севере характерными видами для позднеплейстоценовых фаун были серый хомячок, степная пеструшка и полевка Миддендорфа; для голоценовых – обыкновенная белка, обыкновенный хомяк, представители семейства Muridae. На юге позднеплейстоценовые фауны отличались присутствием большого тушканчика, хомячка Эверсмманна и желтой пеструшки; голоценовые – обыкновенной летяги, обыкновенной белки, азиатского бурундука, полевой мыши.

Показано, что на западном склоне Среднего Урала большинство степных и все тундровые виды окончательно исчезли из состава фауны в раннем и среднем голоцене. Степная пищуха и узкочерепная полевка обитали на юге района до конца позднего голоцена (до 700 и 600-900 л. н., соответственно) в качестве реликтов фауны позднего плейстоцена (Изварин, 2014; Изварин, Пономарева, 2015; *Steppe species...*, 2016). Показано, что в среднем голоцене узкочерепная полевка на западе Среднего Урала была многочисленна в сообществе лишь вблизи хребта – в долинах рр. Серга и Чусовая. Тогда как в 100 км к западу, ближе к равнинному Предуралью, она была редким видом, а многочисленным – обыкновенная полевка.

В истории населения мелких млекопитающих на севере западного склона Среднего Урала с позднеледниковья до конца голоцена выделено 2 крупных периода (**грегалисный** и **клетриономисный**), связанные с преобразованием структуры сообщества в результате смены доминирующих видов, и 7 основных этапов (Рисунок 2): *грегалисно-дикростониксный* позднеледниковья; *грегалисный* рубежа плейстоцена и голоцена; *грегалисно-агрестисно-экономусный* пребореального периода голоцена; *грегалисно-экономусный* бореального; *клетриономисно-агрестисно-грегалисный* атлантического; *клетриономисный* суббореального; *клетриономисно-агрестисно-экономусный* субатлантического.

На юге западного склона выделено 4 таких периода (**грегалисный**, **клетриономисный**, **арвикольный** и **арвалисный**), включающие 8 основных этапов: *грегалисно-дикростониксно-лагурусный* позднеледниковья; *грегалисно-лагурусный* рубежа плейстоцена и голоцена; *грегалисно-экономусно-агрестисный* пребореального периода голоцена; *грегалисно-экономусный* бореального; *клетриономисно-арвикольно-грегалисный* атлантического; *арвикольно-клетриономисно-арвалисный* суббореального и начала субатлантического; *арвалисно-арвикольно-клетриономисный* конца субатлантического, *арвалисно-арвикольный* современный этап.

Показано, что сообщество мелких млекопитающих позднеледниковья имело отличия в видовом составе и в структуре на севере и на юге западного склона Среднего Урала в пределах широтных вариантов гипербореального сообщества позднего плейстоцена. В раннем и среднем голоцене динамика структуры сообщества носила сходные черты на всем западном склоне Среднего Урала.

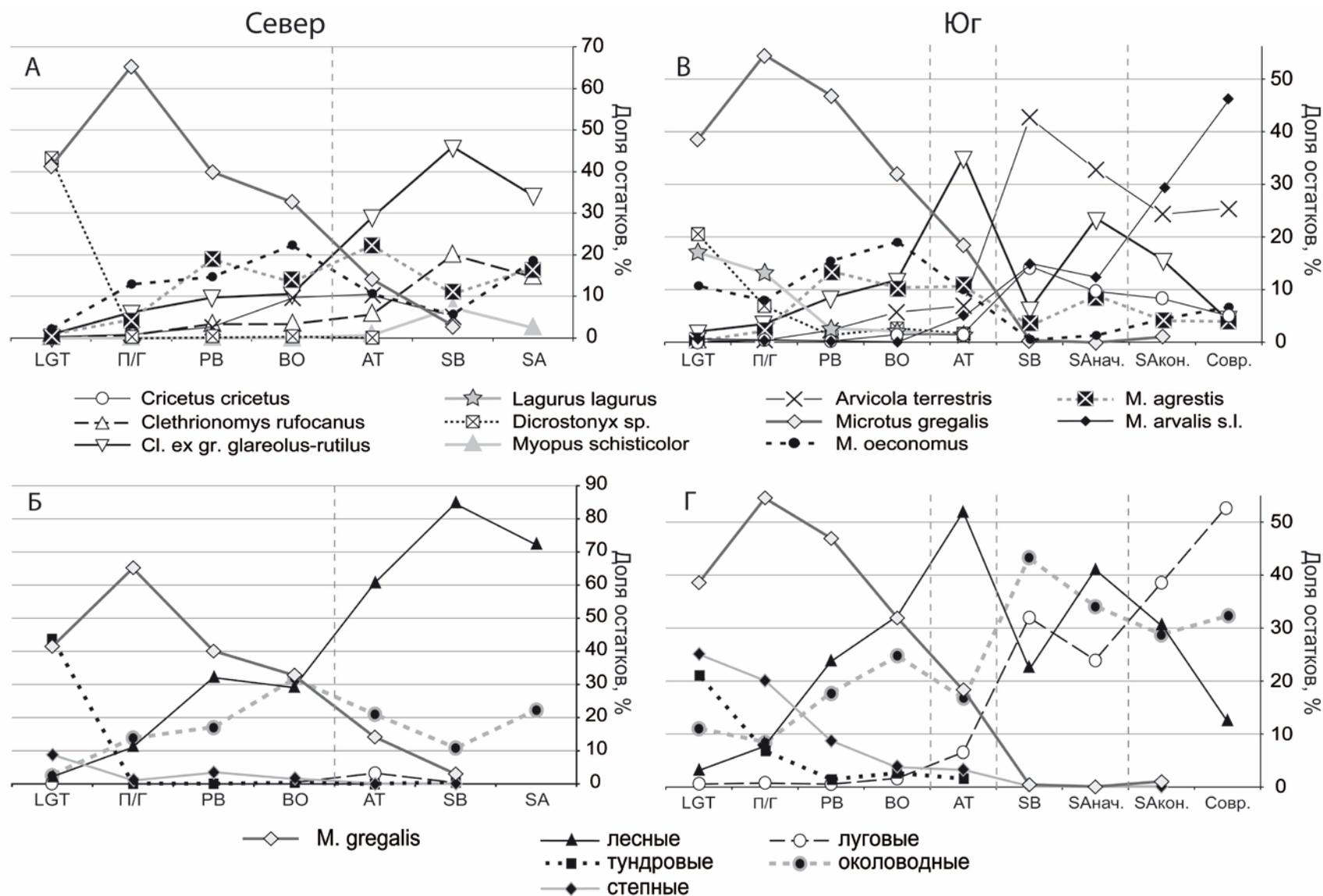


Рисунок 2 – Динамика соотношения костных остатков мелких растительноядных млекопитающих в отложениях позднего плейстоцена и голоцена из местонахождений западного склона Среднего Урала

Сообщество мелких млекопитающих близкое современному на севере западного склона Среднего Урала зафиксировано в отложениях возрастом около 4 тыс. л.н., а на юге – около 400-900 л.н. В отложениях возрастом 3-4.5 тыс. л.н. отмечены отличия в структуре ископаемого сообщества между северными и южными местонахождениями, аналогичные широтным отличиям структуры современного населения грызунов Среднего Урала (Шварц, Павлинин, 1960). На юге Среднего Урала к концу позднего голоцена произошло резкое увеличение численности обыкновенной полевки. Массовое распространение этого вида связывают с активной антропогенной нагрузкой на естественные экосистемы (Бобров и др., 2008). Увеличение ее численности в конце позднего голоцена на юге Среднего Урала, которое совпадает с увеличением численности синантропных видов, также связано с сельскохозяйственным освоением данной территории в течение последних 200-300 лет, что согласуется с данными по истории растительности района (Панова, 1981; Турков, 1981).

Результаты факторного анализа показывают, что виды грызунов, входившие в состав позднеплейстоценового комплекса млекопитающих, характеризуются сходной динамикой численности на юге западного склона Среднего Урала при переходе от позднего плейстоцена к голоцену и отличной от таковой видов, обитающих на данной территории в настоящее время. Полученные данные полностью согласуются с аналогичными данными по северной части западного склона (Фадеева, Смирнов, 2008). Это свидетельствует о сходстве реакций видов на изменение окружающей среды при переходе от позднего плейстоцена к голоцену на всем западном склоне Среднего Урала. Результаты нашего анализа согласуются с представлением о сообществе млекопитающих позднего плейстоцена, как о целостном зональном сообществе, не имеющем аналогов в современности (Верещагин, Барышников, 1980; Историческая экология..., 1990), которое Н.Г. Смирнов определил как гипербореинный комплекс (Смирнов, 2001).

ВЫВОДЫ

1. Показано, что 20 видов (без учета синантропных и интродуцированных) обитали и/или обитают на всей территории Среднего Урала, 1 вид (желтогорлая мышь) – только на западном склоне, 1 вид (полевка Миддендорфа), характерный для фаун Северного Урала, – только на севере Среднего Урала, 3 вида (большой тушканчик, хомячок Эверсмана и желтая пеструшка), типичные для фаун Южного Урала, – только на юге.

2. Установлено, что на севере для позднеплейстоценовых фаун характерны серый хомячок, степная пеструшка, полевка Миддендорфа; для голоценовых – обыкновенная белка, обыкновенный хомяк, представители семейства Muridae. На юге для позднеплейстоценовых фаун характерны большой тушканчик, хомячок Эверсмана, желтая пеструшка; для голоценовых – обыкновенная летяга, обыкновенная белка, азиатский бурундук, полевая мышь.

3. Показано, что степная пищуха и узкочерепная полевка обитали на юге западного склона Среднего Урала, на территории Красноуфимской островной лесостепи и ее окрестностей, до конца позднего голоцена (до 700 и 600-900 л. н., соответственно) в качестве реликтов позднего плейстоцена. В голоцене желтогорлая мышь обитала на Среднем Урале уже 3-4 тыс. л. н.

4. В истории сообщества мелких млекопитающих на севере Среднего Урала с позднеледниковья до современности выявлено 2 периода, с разными доминирующими видами (**грегалисный** и **клетриономисный**), смена которых приводит к формированию современного таежного сообщества через 7 этапов. На юге за то же время выявлено 4 периода с соответствующими доминантами (**грегалисный**, **клетриономисный**, **арвикольный** и **арвалисный**) и 8 этапов.

5. Показано, что на севере западного склона Среднего Урала за последние 4 тыс. лет, т.е. в позднем голоцене, в структуре сообщества мелких растительноядных млекопитающих доминировали лесные виды. На юге около 3-4.5 тыс. л. н. в сообществе преобладали околородные виды, а около 900 л. н. стали преобладать луговые виды, что характерно для современного сообщества этой территории.

6. Установлено, что в среднем голоцене непосредственно вблизи горной полосы Среднего Урала узкочерепная полевка входила в группу доминирующих видов, тогда как ближе к равнинному Предуралью она была уже редким видом, уступив место обыкновенной полевке.

7. На юге западного склона Среднего Урала отмечено резкое увеличение численности обыкновенной полевки в конце позднего голоцена, которое совпадает с увеличением численности синантропных видов и связано с сельскохозяйственным освоением данной территории в течение последних 200-300 лет.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Deposits of the Rock shelter Svetly (the Middle Urals): Comparison of paleosol and paleotheriological data and paleoenvironment reconstructions based on them / I.N.

Korkina, N.G. Smirnov, **Е.Р. Izvarin**, A.I. Ulitko // Quaternary International. – 2016. – Vol. 420. – P. 47-56.

2. Steppe species in the Late Pleistocene and Holocene small mammal community of the Urals / N.G. Smirnov, **Е.Р. Izvarin**, E.A. Kuzmina, Y.E. Kropacheva // Quaternary International. – 2016. – Vol. 420. – P. 136-145.

3. Экология четвертичных млекопитающих на Урале / Н.Г. Смирнов, П.А. Косинцев, Е.А. Кузьмина, **Е.П. Изварин**, Ю.Э. Кропачева // Экология. – 2014. – №6. – С. 403-409.

4. Изварин, Е.П. Желтогорлая мышь (*Sylvaemus flavicollis*, Muridae) – новый вид в фауне млекопитающих Свердловской области / **Е.П. Изварин**, С.В. Зыков, М.А. Фоминых // Зоол. журн. – 2013. – Т. 92, №3. – С. 371-374.

В других научных изданиях:

5. Изварин, Е.П. Раннеголоценовый этап истории фауны грызунов на юге западного склона Среднего Урала / Е.П. Изварин // Териофауна России и сопредельных территорий: (VIII съезд Териол. о-ва): материалы междунар. совещ. – М.: КМК, 2007. – С. 175.

6. Изварин, Е.П. Позднеплейстоценовая и голоценовая история фауны мелких млекопитающих долины реки Чусовая (Средний Урал) / Е.П. Изварин // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее: материалы конф. молодых ученых. – Екатеринбург: Гощицкий, 2008. – С. 84-88.

7. Изварин, Е.П. К распространению степных видов мелких растительноядных млекопитающих на Среднем Урале в позднем плейстоцене и голоцене / Е.П. Изварин // Экология: популяция, вид, среда: материалы конф. молодых ученых. – Екатеринбург: Гощицкий, 2014. – С. 59-62.

8. Изварин, Е.П. Мелкие млекопитающие раннего голоцена из местонахождения Аликаев Камень (Средний Урал) / **Е.П. Изварин**, Н.Г. Смирнов // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2015. – № 10, ч. 1. – С. 36-40.

9. Изварин, Е.П. Голоценовые млекопитающие из местонахождения Усть-Лог 5 (Средний Урал) / **Е.П. Изварин**, А.И. Улитко // Фауна Урала и Сибири. – 2016. – № 1. – С. 164-176.

10. Izvarin, E.P. Rodent fauna from Early Holocene deposits of rock shelter Svetliy in a valley of Serga River (the Middle Urals) / E.P. Izvarin // Rodens et Spatium: Abstracts of 11th Int. Conf. on rodent biology. – Myshkin, 2008. – P. 140.

Подписано в печать 08.02.2017
Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»
Формат 60x84 1/16. Объем 1 авт. л.
Заказ №_____. Тираж 100 экз.