МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное
бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Коми научный центр Уральского отделения
Российской академии наук»
(ФИЦ Коми НЦ УрО РАН)

Институт геологии
имени академика Н.П. Юшкина
Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук
(ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН)

На правах рукописи

Пономарев Дмитрий Валерьевич

ГРЫЗУНЫ И БИОСТРАТИГРАФИЯ СРЕДНЕГО И ВЕРХНЕГО КВАРТЕРА ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

Специальность 25.00.02 Палеонтология и стратиграфия

Диссертация на соискание ученой степени
доктора геолого-минералогических наук

Сыктывкар 2020

Содержание

Введение 4
1. История исследований микротериофауны неоплейстоцена и голоцена Европейского Северо-Востока 10
2. Краткие сведения о строении четвертичных отложений 17
3. История растительности и климата в неоплейстоцене и голоцене на Европейском Северо-Востоке 26
4. Методы исследований 46
5. Местонахождения ископаемых остатков мелких млекопитающих Европейского Северо-Востока 52
5.1. Тафономия местонахождений 52
5.1.1. Сохранность костных остатков мелких млекопитающих и ее оценка 53
5.1.2. Пещерные местонахождения 56
5.1.3. Аллювиальные местонахождения 62
5.1.4. Местонахождения в покровных отложениях, палеопочвах 65
5.1.5. Местонахождения в слоях стоянок древнего человека 66
5.2. Местонахождения ископаемых остатков четвертичных мелких млекопитающих Европейского Северо-Востока 67
5.2.1. Местонахождения Полярного Урала 67
5.2.2. Местонахождения Приполярного Урала 79
5.2.3. Местонахождения Северного Урала 96
5.2.4. Местонахождения Тимана 107
5.2.5. Местонахождения р. Печоры 124
5.2.6. Местонахождения р. Лаи 136
5.2.7. Местонахождения р. Серчейю 143
5.2.8. Местонахождения р. Шапкиной 149
5.2.9. Местонахождения р. Вычегды 156
5.2.10. Современные материалы 166
6. Особенности морфологии грызунов неоплейстоцена Европейского Северо-Востока 168

Род *Pteromys* G. Cuvier, 1800 168
Род *Sciurus* Linnaeus, 1758 168
Род *Tamias* Illiger, 1811 168
Род *Sicista* Gray, 1827 169
Триба Lemmini Gray, 1825 (Miller, 1896) 169
Род *Dicrostonyx* Gloger, 1841 203
Триба Myodini Kretzoi, 1955 254
Род *Arvicola* Lacépède, 1799 257
Род *Microtus* Schrank, 1798 257
Род *Alexandromys* Ognev, 1914 281
7. Биостратиграфия среднего и верхнего неоплейстоцена Европейского Северо-Востока по грызунам 284
8. Развитие фауны грызунов Европейского Северо-Востока в среднем и позднем неоплейстоцене и голоцене 315
8.1. Экологические свойства видов 315
8.2. Динамика видовых комплексов 323
8.3. Динамика видов 361
Заключение 384
Литература 387
Приложения 422

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Основная часть четвертичных отложений, вскрывающихся в естественных выходах на крайнем северо-востоке Европы, сформировалась за относительно краткий интервал квартера, охватывающий 300 тыс. лет, с печорского (днепровского, МИС 8) времени до современности. Дробная хронология этого отрезка возможна только по грызунам, которые эволюционировали быстрее остальных групп фауны и имели широкое распространение. Существующая зональная биохронологическая шкала по полевкам умеренных широт Восточной Европы [Вангенгейм, Тесаков, 2008] не обеспечивает высокий уровень детальности расчленения данного периода. Чтобы учесть биогеографическую специфику крайнего северо-востока Европы, интересного близостью к центрам покровных оледенений, и для детализации биохронологической схемы квартера необходимо выявление устойчивых трендов эволюционных изменений в филетических линиях, включающих таксоны родентиофауны высоких широт. По этой причине весьма актуальны исследования эволюционной морфологии массовых видов, какими являются копытный и сибирский лемминги, а также узкочерепная полевка. Особенности эволюции сибирского лемминга и узкочерепной полевки на северо-востоке Европы до сих пор слабо изучены, а в отношении копытного лемминга, в связи с появлением новых материалов, требуется корректировка существующих представлений о возрасте эволюционных стадий рода – хроновидов и внутривидовых форм.

Важной особенностью микротериофауны квартера является её развитие в очень динамичной природной среде, когда изменения климата вызывали существенные трансформации сообществ мелких растительноядных млекопитающих, тесно связанных с конкретными биотопами и ландшафтами. Поэтому исследования исторической динамики сообществ мелких млекопитающих плейстоцена и голоцена нужны для прогноза путей их развития в будущем. В настоящее время актуальность таких исследований связана с изменениями глобального климата и его влиянием на экосистемы, поскольку палеоэкологические данные являются единственным источником сведений для оценки «нормального», естественного состояния фаун, развивавшихся в изменчивой природной среде. Использование для этих целей данных по недавней плейстоцен-голоценовой истории сообществ мелких растительноядных млекопитающих, состоявших из современных видов, биология и экология которых

хорошо известна, обеспечивает исключительно высокую степень точности и подробности получаемых знаний.

Цели и задачи исследования. Цель работы состоит в установлении основных закономерностей развития фауны грызунов на Европейском Северо-Востоке со среднего неоплейстоцена до современности и значения группы для биостратиграфии континентальных отложений квартера.

Для достижения этой цели решались следующие задачи:

1. Выявление особенностей изменчивости морфотипических и размерных признаков моляров трех массовых видов грызунов: копытного и сибирского леммингов и узкочерепной полевки от среднего неоплейстоцена до современности.
2. Поиск и обоснование критериев биостратиграфии среднего и верхнего неоплейстоцена в регионе на основе событий в морфологической эволюции копытного лемминга, сибирского лемминга и узкочерепной полевки.
3. Описание видового состава и экологической структуры ископаемых сообществ грызунов на разных временных отрезках с позднего неоплейстоцена до современности.
4. Установление особенностей пространственной дифференциации фаун мелких млекопитающих в течение их трансформации от специфических позднечетвертичных сообществ в современные зональные.

Материал и методы исследований. В работе использовались оригинальные материалы, полученные автором в ходе полевых работ 1996–2016 гг., а также коллекции предшественников и данные из опубликованных источников. Автором получены новые материалы из 12 пещерных местонахождений Приполярного Урала, Среднего и Южного Тимана, многие из которых многослойные. Раскопки в этих местонахождениях дали многочисленные сборы костных остатков, из которых автором определены 30 тыс. щечных зубов мелких млекопитающих. Кроме того, исследовались коллекции из 23 местонахождений со всей территории региона, хранящиеся в музее им. А. А. Чернова Института геологии им. академика Н.П. Юшкина Коми научного центра УрО РАН, собранные в 1960-80-е гг. сотрудниками этого института Б. И. Гуслицером, К. И. Исайчевым и В.А. Кочевым.

При морфологическом изучении автором было обработано 4.5 тыс. моляров грызунов. Данные по морфотипическим и размерным признакам Lemmini из ряда современных и неоплейстоценовых местонахождений Европы и Западной Сибири были предоставлены автору для изучения К. И. Исайчевым. Также привлекались сборы костных остатков грызунов из современных погадок хищных птиц, собранных сотрудниками ИГ Коми НЦ УрО РАН Б. И. Гуслицером, К. И. Исайчевым, В. А. Кочевым, Н. И. Тимониным, А. Б. Юдиной в Большеземельской тундре и на хребте Пай-Хой и хранящихся в музее им. А. А. Чернова ИГ Коми НЦ РАН.

Наряду со стандартными геологическими и палеонтологическими методами, в работе применялись многомерные статистические методы, выполненные совместно с д.б.н. А. Ю. Пузаченко (ИГ РАН, г. Москва).

Личный вклад автора в работу. Основу работы составляют материалы исследований автора, проводившихся на протяжении 20 лет. Общая концепция диссертации, ее структура, результаты и выводы работы, положения, выносимые на защиту, являются личным вкладом автора. Автором самостоятельно проводились полевые и камеральные работы, определение костных остатков мелких млекопитающих, их морфометрическая обработка, анализ данных и обобщение результатов. В совместных исследованиях автор принимал основное участие на всех этапах работы: в постановке задач, отборе материала, в обобщении и обсуждении полученных результатов, выводах, написании публикаций, а также представлял результаты исследований на научных конференциях.

Научная новизна. Выявлены особенности пространственно-временной изменчивости размерных и морфотипических параметров трех массовых видов грызунов – копытного и сибирского леммингов и узкочерепной полевки. Впервые оценены возможности использования в биостратиграфии квартера региона остатков сибирских леммингов и узкочерепных полевок. Уточнены границы временного распространения хроновидов и внутривидовых форм копытных леммингов и на этой основе предложена зональная шкала биостратиграфического расчленения континентальных отложений среднего и верхнего неоплейстоцена Европейского Северо-Востока. Впервые получены данные о динамике фауны ряда интервалов и районов обширной территории Тимано-Североуральского региона и показаны пространственные зональные различия видового состава и экологической структуры

сообществ грызунов на разных хроносрезах с позднего неоплейстоцена до позднего голоцена.

Положения, выносимые на защиту:

1. Стратиграфически значимым этапом в эволюции узкочерепной полевки (поздний неоплейстоцен – современность) является лайский (ранневалдайский) интервал, характеризующийся упрощенной формой первого нижнего моляра, а в эволюции сибирского лемминга (средний неоплейстоцен – современность) не проявляются устойчивые тенденции изменения коренных зубов.

2. Эволюционные изменения копытного лемминга со среднего неоплейстоцена до современности выражаются в усложнении формы жевательной поверхности первого и второго верхних коренных зубов. Различия рисунка жевательной поверхности зубов *Dicrostonyx* из одновозрастных местонахождений одного региона свидетельствуют о параллельной эволюции зубной системы в популяциях копытных леммингов.

3. Региональная биостратиграфическая шкала среднего и верхнего квартера Европейского Северо-Востока по копытным леммингам включает семь филозон, охватывающих интервал от верхней части печорского горизонта до современности.

4. Эволюция природной среды и климата в позднем неоплейстоцене и голоцене на Европейском Северо-Востоке привела к трансформации состава и структуры микротериофауны, основной тренд которой заключался в смене трех основных типов тундроподобных сообществ (с преобладанием копытного лемминга, сибирского лемминга и с содоминированием узкочерепной полевки и одного из видов леммингов) северо-таежными ассоциациями, и сопровождался заметными зональными различиями животного населения.

Значимость результатов исследования. Результаты исследований раскрывают эволюционно-морфологические и эколого-фаунистические особенности процесса становления современной микротериофауны крайнего северо-востока Европы в постоянно менявшихся условиях окружающей среды. Они способствуют познанию сложных взаимосвязей климата, фауны и других компонентов наземных экосистем в недавнем геологическом прошлом, отличительной чертой которого были контрастные климатические изменения. Результаты морфологических исследований вносят вклад в изучение закономерностей филетической эволюции трех родов полевковых. Предложена региональная биостратиграфическая шкала среднего и верхнего

неоплейстоцена северо-востока Европы по эволюционным стадиям развития зубов копытных леммингов с детальностью, превышающей возможности стандартной зональной биохронологической схемы Восточной Европы и Западной Азии по полевкам. Данная биостратиграфическая шкала позволила уточнить возраст ряда опорных разрезов неоплейстоцена региона, в которых известны местонахождения мелких млекопитающих, имеющие важное значение для стратиграфических построений в регионе. Биостратиграфические результаты исследования могут использоваться в практике стратиграфических работ на территории Тимано-Печоро-Вычегодского региона. Многие из установленных особенностей эволюции мелких млекопитающих квартера региона и их стратиграфического значения вошли в курсы «Палеонтологии» и «Основ стратиграфии», читавшихся автором на кафедрах геологии и биологии Института естественных наук Сыктывкарского государственного университета имени Питирима Сорокина на протяжении последних 15 лет.

Апробация результатов работы. Основные результаты работы представлялись на различных семинарах, конференциях и совещаниях: на семинарах Института геологии Коми НЦ УрО РАН, на Всероссийских совещаниях по изучению четвертичного периода (Сыктывкар, 2005; Иркутск, 2015; Москва, 2017), на Геологических съездах Республики Коми (Сыктывкар, 2004, 2009, 2014, 2019), на Всероссийской конференции с международным участием «Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих», посвященной 100-летнему юбилею профессора Игоря Михайловича Громова (Санкт-Петербург, 2013), на конференции «Изучение, сохранение и использование объектов геологического наследия северных регионов (Республика Коми)» (Сыктывкар, 2007), Всероссийской научно-практической конференции «Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала» (Сыктывкар, 2010), Всероссийской научной конференции «Природное геологическое наследие европейского севера России» (Сыктывкар, 2017), на LXIV сессии Всероссийского Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2018), конференции “Quaternary Stratigraphy in Karst and Cave Sediments” (Словения, 2018).

По теме диссертации опубликовано 38 научных работ, из которых 17 – статьи в журналах, входящих в перечень ВАК, 21 – в других научных изданиях, включая статьи в сборниках и материалы конференций.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 421 странице и состоит из введения, восьми глав, заключения и списка литературы из 323 наименований (из них 107 на иностранных языках). Она содержит 141 рисунок, 56 таблиц и приложения.

Работа выполнена в лабораториях геологии кайнозоя и палеонтологии Института геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН имени академика Н. П. Юшкина. Автор сердечно признателен своим учителям в профессии Л. Н. Андреичевой, П. А. Косинцеву и Н. Г. Смирнову за ценные консультации, полезные советы и общую всестороннюю помощь на протяжении всей профессиональной деятельности. Особая благодарность выражается А. Ю. Пузаченко за помощь в статистической обработке данных и обсуждении результатов. Разнообразное содействие автору оказывали коллеги по лаборатории палеонтологии П. А. Безносов и И. В. Кряжева. Автор выражает искреннюю благодарность Й. ван дер Плихту и Т. ван Кольфсхотену (Нидерланды) за радиоуглеродное датирование. За обсуждение разных аспектов работы и ценные замечания автор признателен коллегам В. Л. Андреичеву, А. И. Антошкиной, О. П. Бачура, Ю. Б. Гладенкову, А. В. Журавлеву, Т. П. Майоровой, А. К. Марковой, Т. А. Пономаревой, В. И. Ракину, В. И. Силаеву, А. С. Тесакову, Т. Г. Шумиловой. Автор благодарен сотрудникам лабораторий палеонтологии и геологии кайнозоя ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН Д. А. Дурягиной, Э. И. Лосевой, Е. П. Малыхиной, Т. И. Марченко-Вагаповой, Н. Н. Панюковой, Л. А. Селькovой, З. Г. Скок, Т. М. Тимошенко, Н. Н. Томиловой, а также сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН И. Б. Головачеву, Т. П. Коуровой за помощь в работе. Автор выражает признательность своим помощникам в полевых исследованиях Г. В. Бикбаевой, Г.Н. Каблису, Д. В. Камашеву, А. А. Кряжеву, А. В. Просвирниной, Л. Н. Пунеговой. Существенную помощь в работе автору оказывали директора Института геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН Н. П. Юшкин, А. М. Асхабов и И. Н. Бурцев.

Работа выполнялась в рамках тем НИР и при поддержке: гранта NWO-РФФИ 047.017.041 (проект The COllapse of the Mammoth Steppe ECosystem), РФФИ № 12-04-00165, 15-04-03882, а также Программ фундаментальных исследований Президиума РАН и УрО РАН.

1. История исследований микротериофауны неоплейстоцена и голоцена Европейского Северо-Востока

История исследований плиоцен-плейстоценовой фауны мелких млекопитающих в мире и в нашей стране от самых ранних этапов до современности рассматривалась многими отечественными и зарубежными коллегами (например, блестящий обзор был сделан А. К. Агаджаняном [2009]), поэтому здесь нет необходимости её пересказывать. Стоит, однако, упомянуть, что у истоков палеонтологических исследований микротериофауны плиоцена и плейстоцена (конец 19–начало 20 в.) стояли европейцы Ф. Мэйджер, М. Хинтон, Л. Мехели и др. Во второй половине 20 в. наибольший вклад в развитие направления внесли И. М. Громов, М. Кретцой, О. Фейфар, Ж. Шалин и др. В дальнейшем в нашей стране четвертичная микропалеонтология получила заметное развитие, благодаря трудам замечательных специалистов А. К. Агаджаняна, В. С. Зажигина, А. Г. Малеевой, А. К. Марковой, Н. Г. Смирнова, А. В. Бородина, А. С. Тесакова, А. Г. Яковлева и др.

История исследований фауны грызунов плейстоцена и голоцена крайнего северо-востока Европы связана с именами четырех специалистов, которые внесли основной вклад в изучение четвертичных млекопитающих региона – Б. И. Гуслицера, К. И. Исайчева, В. А. Кочева и Н. Г. Смирнова. Изучение микромаммалий начинается с 1960-х годов, с работ замечательного энтузиаста Б. И. Гуслицера, работавшего в Институте геологии Коми НЦ УрО РАН в г. Сыктывкаре. Благодаря усилиям этого необыкновенно активного геолога-четвертичника были открыты десятки местонахождений копытных леммингов, содержащие тысячи костных остатков. Продуктивность раскопок была исключительно высокой, в том числе и благодаря изобретению им специальной установки, которая не только отмывала остатки грызунов из рыхлых отложений, но и значительно их концентрировала. Устройство промывочной машины и признаки для поиска ископаемых остатков четвертичных грызунов Б. И. Гуслицер описал в отдельной публикации [1979]. Материал, полученный под руководством Б. И. Гуслицера и хранящийся в Институте геологии в г. Сыктывкаре, исследовался К. И. Исайчевым [1975, 1977], В. А. Кочевым [1984, 1991, 1993] и Н. Г. Смирновым [Смирнов и др., 1997; Смирнов, 1999].

Б. И. Гуслицер придавал остаткам копытных леммингов особое значение при решении вопросов стратиграфии четвертичных отложений в регионе [Гуслицер, 1981;

Гуслицер, Лосева, 1979; Гуслицер, Исайчев, 1976, 1980, 1983; Гуслицер и др., 1985]. Остатки грызунов выступали основным критерием установления относительного возраста межледниковых толщ на северо-востоке европейской части России. Для удобства их использования в практике стратиграфических работ Б. И. Гуслицером [1981] был предложен, а В. А. Кочевым [1984] разработан особый индекс – показатель эволюционного уровня (ПЭУ), показывающий в простом численном виде степень развития зубной системы.

В 1970-ые годы с Б. И. Гуслицером работал К. И. Исайчев, начинавший с изучения крупных млекопитающих плейстоцена региона [Исайчев, 1970], а затем переключившийся на исследования микромаммалий. В данном направлении К. И. Исайчев проработал недолго, но очень плодотворно, изучая морфологию и стратиграфическое значение плейстоценовых копытных леммингов региона [Исайчев, 1975, 1977; Гуслицер, Исайчев, 1976, 1980, 1983]. Кроме того, в 1970-ые годы при исследовании размерных и морфотипических признаков сибирского, норвежского и лесного леммингов он получил интересные результаты, которые были опубликованы только недавно [Пономарев и др. 2011; Ponomarev et al., 2015].

В 1980-ые и в начале 1990-ых четвертичная микротериофауна крайнего северо-востока Европы изучалась В. А. Кочевым. В последних своих работах [Кочев, 1991, 1993] он обобщил результаты исследований по всем местонахождениям региона, рассматривая палеофаунистические и эволюционно-морфологические аспекты изучения микромаммалий. В. А. Кочев предложил способ оценки степени развитости выемки на треугольнике M1 и M2 копытных леммингов в пределах морфотипа *henseli* через измерение вписанного угла и разработал предложенный Б. И. Гуслицером [1981] способ оценки эволюционного уровня моляров в виде индекса ПЭУ (Показатель Эволюционного Уровня) [Кочев, 1984]. Суть этого индекса заключалась в вычислении среднего значения вписанного угла для M1 и M2. Зубам морфотипа *simplicior*, не имеющим впадины, но с эмалевой пластинкой на задней стенке треугольника, присваивалось значение 0º. Моляры без эмалевой пластинки считались как имеющие угол 5º. Далее строился эмпирический график зависимости ПЭУ от геологического возраста вида. По индексу ПЭУ сопоставлялись ископаемые комплексы остатков и делалось предположение о стратиграфическом положении костеносных слоев. Представляется, что этот метод не совсем удобен для практического использования. Во-

первых, для калибровки эмпирической кривой были использованы неверные, удревненные датировки отложений Медвежьей пещеры. В. А. Кочев [1984] принимал возраст слоя бурого суглинка около 25 000 лет назад, а радиоуглеродные датировки (17 980 и 12 230 лет назад) считал омоложенными. Как сейчас уже можно считать доказанным [Смирнов, 1996], датировки отражают реальную хронологию событий. Возраст Куръядора считался примерно 35 тыс. лет, даже древнее значения самой радиоуглеродной датировки [Кочев, 1984], хотя сейчас есть весомые основания считать остатки млекопитающих не синхронными датированной толще, т.к. они могут происходить из нор, вырытых в породе много позже времени ее формирования. Во-вторых, анализ распределения морфотипов показывает [Смирнов и др., 1997], что это распределение далеко не всегда нормально, а, скорее всего, в большинстве случаев ненормально. Как правило, наблюдаются две моды в распределении морфотипов, и в таком случае лучше сравнивать не средние значения, а использовать непараметрические методы. В качестве альтернативы прямолинейному выводу (экстраполяции) относительного возраста пород на основе значений ПЭУ высказывалось соображение [Смирнов и др., 1997] о необходимости независимой оценки относительного возраста пород на основе разных критериев, в том числе морфологии зубов, с которым нельзя не согласиться.

С 1980-ых годов до настоящего времени важный вклад в познание закономерностей развития плейстоценовой микротериофауны в целом, и в рассматриваемом регионе в частности, вносят работы известного представителя уральской школы четвертичной палеозоологии Н. Г. Смирнова. В палеофаунистическом направлении Н. Г. Смирнов [Смирнов и др., 1986, 1990; Смирнов, 1996 и др.] разрабатывал вопросы динамики фаун и видов, и их сопряженности – проблематики индивидуального или группового ответа мелких млекопитающих на изменения природной среды. В эволюционно-морфологическом направлении он исследовал целый комплекс вопросов изменчивости морфологических признаков ископаемых и современных мелких млекопитающих: реконструкции эволюционных морфологических преобразований в разных таксонах (эволюционной изменчивости во времени) и способы их измерения, выявления их природы (наследственной или модификационной), индивидуальной изменчивости, географической изменчивости, разрабатывал вопросы измерения скорости морфологических преобразований [Смирнов и др., 1986; 1990, 1997;

Смирнов, Большаков, 1985; Смирнов, 1996, 2002 и др.]. Для копытных леммингов он предложил удобную модель эволюции зубной системы, которая используется в настоящей работе и которой сейчас, по-видимому, нет альтернативы, по крайней мере, в отношении исследования комплексов моложе днепровского возраста [Смирнов и др., 1997]. В последние годы традиционные эволюционно-морфологические исследования на основе изучения только морфологии зубов стали дополняться молекулярно-генетическими исследованиями ископаемого материала [Prost et al., 2010], что позволяет проследить генетическую преемственность современных и ископаемых популяций. Тафономические исследования Н. Г. Смирнова [Смирнов и др., 1986, 1990; Смирнов, Садыкова, 2003] включают всесторонний разбор источников пробелов, возникающих в материале на его пути от биоценоза к ориктоценозу, разработку критериев оценки тафономической однородности ископаемого материала, в том числе через числовые рассчитываемые показатели сохранности костных остатков. Существенный вклад он внес также в понимание сути и естественной картины зонального распространения млекопитающих на Урале и прилегающих территориях [Смирнов, 2001] и в Северной Евразии [Маркова и др., 2001].

К числу заметных достижений Н. Г. Смирнова следует отнести и проработку многих теоретических методологических аспектов изучения ископаемых четвертичных грызунов [Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1992, 1994, 2002, 2003, 2004, 2006 и др.]. Так, например, чрезвычайно важным является ввод представлений о масштабах эволюционных процессов – актуальном, историческом и эволюционном, для объяснения которых он приводит примеры с погодой, климатом и климатической эпохой [Смирнов, 2002]. Без такого различения масштаба невозможно описание любых изменяющихся процессов. Для обозначения разномасштабных изменений Н.Г. Смирнов предложил специальные термины, такие как смена, изменения, трансформация, преобразование. Представляется, что важным недостатком этих терминов является их общеупотребительный характер, когда они обычно используются при описании любого изменения как синонимы, поэтому ввод этих терминов просто неудобен в научных работах. Для различения пространственных, а не временных масштабов, предложены понятия локальной, региональной и зональной фауны или флоры [Смирнов и др., 1990; Смирнов, 2002].

Под исторической экологией сначала понимались исследования, направленные в основном на выявление эволюции экологических свойств ископаемых организмов [Смирнов и др., 1990]. Большое значение имели попытки выявления эволюции экологических свойств млекопитающих, предпринятые Н.Г. Смирновым [Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1992] с использованием многомерных статистических методов. В дальнейшем, факты разного положения видов в пространстве факторов (макропеременных) стали трактоваться не как изменения экологических свойств, а как своеобразие среды, гиперзональное состояние которой есть не мозаика биотопов, близких современным, а некое уникальное состояние климата и ландшафтов, не сводимое к сумме частей [Фадеева, Смирнов, 2008]. Несмотря на то, что, как оказалось, показать эволюцию экологических свойств на коротких отрезках позднего неоплейстоцена очень сложно, такие попытки представляются весьма ценными, т.к. они заставляют исследователей воздержаться от прямолинейной трактовки тождественности экологических свойств плейстоценовых представителей широко распространенных видов их современным потомкам. Однако, пока не появилось никаких надежных данных, свидетельствующих об изменениях экологии видов, автор вынужден принимать эти свойства в большинстве случаев неизменными по крайней мере со среднего-позднего неоплейстоцена, т.к. считать иначе пока нет достаточных оснований. Позднее под исторической экологией стала понимается не конкретная наука с четко очерченным предметом и объектом изучения, а направление исследований, которое *«занимается изучением закономерностей пространственно-временной динамики надорганизменных систем в историческом масштабе времени»* и осуществляется *«с помощью комплекса ретроспективных методов исследования»* [Смирнов, 2003]. Основное значение исторической экологии как направления *«на перекрестке проблем»* сформулировано Н. Г. Смирновым [2003] как способ прояснить, что же такое нормальное состояние экосистем и популяций в постоянно меняющихся условиях среды и под антропогенным воздействием.

В последние годы Н. Г. Смирновым внесен существенный вклад в развитие исследований физико-химических свойств ископаемых костей для установления относительного возраста костных остатков или одновозрастности костных остатков в ископаемом комплексе [Вотяков и др., 2009; Смирнов и др., 2009]. Эти работы послужили толчком к началу подобных исследований в Институте геологии Коми НЦ

УрО РАН в г. Сыктывкаре в более широком подходе под руководством В. И. Силаева [Силаев и др., 2016].

Исследования Н.Г. Смирнова отличает целостный, глубокий, эволюционный подход к решению разнообразных проблем четвертичной палеозоологии. На конференции 2013 года посвященной памяти И. М. Громова в докладе А. С. Тесакова (ГИН РАН) было показано, что бóльшая часть всех диссертаций в четвертичной палеонтологии микромаммалий и микротериологии в России за десять лет с 2003 по 2013 г. была защищена представителями школы Н. Г. Смирнова – его учениками и учениками его учеников.

Подводя итог краткому обзору истории исследований четвертичной микротериофауны в регионе, следует отметить их очень высокий уровень. Однако, многие проблемы, касающиеся неоплейстоцен-голоценовой истории фауны мелких млекопитающих северо-востока Европы, оставались неисследованными. Так, в оценках возраста многих опорных аллювиальных местонахождений, использовавшихся для обоснования стратиграфической схемы региона, среди палеозоологов и геологов нет единства во мнениях [Гуслицер, Исайчев, 1980; Гуслицер, 1981; Лосева и др., 1991; Кочев, 1993; Смирнов и др., 1997; Смирнов, 1999; Андреичева, 2002]. Недоверие к радиоуглеродным датировкам приводит к удревнению возраста ряда позднеплейстоценовых ориктоценозов [Кочев, 1993], что было показано Н. Г. Смирновым [1996]. Опора на морфологию леммингов без учета геологических данных ведет в ряде случаев к омоложению возраста местонахождений [Смирнов, 1999], с чем не соглашаются геологи [Андреичева, 2002].

До настоящего времени оставались неизученными вопросы варьирования качественных и количественных параметров микротериофауны в разных частях региона и в интервалы с разным климатом, которые можно было бы выявить для периода в пределах возможностей радиоуглеродного метода датирования. Основной упор в изучении морфологических особенностей делался на копытного лемминга, тогда как исследованию изменчивости двух других массовых видов в регионе – сибирского лемминга и узкочерепной полевки уделялось гораздо меньше внимания. Кроме того, новые надежно датированные материалы и по копытному леммингу вынуждают серьезно скорректировать существовавшие представления о возрасте эволюционных стадий рода – хроновидов и внутривидовых форм и уточнить критерии

биостратиграфического расчленения среднего и верхнего неоплейстоцена. На решение этих и других проблем в эволюции четвертичных грызунов Европейского Северо-Востока России и направлена настоящая работа.

2. Краткие сведения о строении четвертичных отложений

В данной работе не ставится цель сделать исчерпывающий обзор взглядов на геологическое строение четвертичной толщи и детальный разбор аргументов сторонников двух диаметрально противоположных точек зрения на генезис и возраст части разреза – гляциалистов и антигляциалистов («маринистов»). Такая задача представляется очень сложной в силу большого объема фактического материала, для овладения которым понадобится продолжительное время и усилия целых коллективов. Относительно недавно отличные обзоры в рамках «ледниковой» парадигмы были сделаны Л. Н. Андреичевой [2002], Л. Н. Андреичевой с соавторами [2015], А. С. Лавровым и Л. М. Потапенко [2005, 2012], В. И. Астаховым с соавторами [2015] – знатоками геологии четвертичной системы северо-востока Европы, всю жизнь посвятившими исследованиям в этом направлении, к выводам которых сложно добавить что-либо действительно оригинальное.

Исторически сложилось, что именно восточно-европейский Север стал ареной противоборства двух концепций – «гляциализма» и «ледово-морского дрифта» или «маринизма». На протяжении десятилетий по материалам из одних и тех же разрезов этого региона публиковались работы, интерпретируемые в разных концепциях. Одновременно существуют даже две стратиграфические схемы [Решение 2-го Межведомственного…, 1986] и идейно различные геологические карты. Сохраняется ситуация, когда все доказательства, приводимые сторонниками ледниковой гипотезы [Лаврушин, 1976, 1980; Лаврушин и др., 1986; Гуслицер, 1973; Лосева, 1965; Троицкий, 1975, Астхов и др., 2015 и др.], оспариваются их оппонентами [Чувардинский, 1998, 2012; Большиянов, 2006; Генералов и др., 1981; Чочия, 1993; Кузин, 2003 и др.] и наоборот. Целые коллективы до сих пор работают в регионе как бы в параллельных мирах, оставаясь на идейно резко различных позициях.

Проблема «маринизма-гляциализма» представляется не только в «упрямстве» сторонников, но и в сложности самих геологических явлений, когда набор реальных фактов часто нельзя интерпретировать в рамках только одной концепции. Опыт интерпретации одного разреза двумя группами специалистов, разделяющих противоположные взгляды [Лосева, 2012], показывает, что однозначно доказать одну из существующих точек зрения на геологию и стратиграфию даже одного компактного района невозможно, каждая группа осталась при своем мнении.

Кроме того, в этом можно убедиться после знакомства с книгами А. С. Лаврова и Л. М. Потапенко [2005, 2012], которые представляют собой исключительно остроумные работы, однако полное отрицание первичного залегания всех костных остатков, недоверие к термо- и оптиколюминисцентным датировкам, а также признание единственно рабочим только одного метода делает их построения такими же уязвимыми для критики, как и представления других геологов. Безусловно, книги упомянутых авторов содержат потрясающе интересные рассуждения, в которых раскрывается модели развития целого региона, основанные на беспрецедентном объеме фактического материала. Например, стоит ознакомиться с рассуждениями А. С. Лаврова и Л. М. Потапенко [2005] по истории края ледника (серджей), чтобы увидеть, что фактов на самом деле очень немного и реконструкции во многом спекулятивны, с чем авторы и сами соглашаются. Очевидно, что без этих «додумываний» не получится восстановить геологическую историю во всей полноте.

По мнению В. И. Астахова и др. [2015] попытки ревизии ледниковой гипотезы, принятой во всем мире, связываются как с обязательными требованиями к составлению карт четвертичных образований, так и с отсутствием специализированной подготовки по четвертичной геологии специалистов производственных организаций.

Автор данной работы профессионально формировался в "ледниковой" традиции и придерживается ее в настоящее время. Представляется, что среди всех точек зрения, высказываемых в рамках этой гипотезы, проверку временем выдержали представления коллектива Института геологии Коми НЦ УрО РАН, которые ранее велись под руководством Б. И. Гуслицера, а сейчас осуществляются под руководством Л. Н. Андреичевой. Их точка зрения основана на наборе традиционных методов стратиграфии и взвешенном подходе к анализу первичной геологической информации. Она выгодно отличается от подходов других исследователей и коллективов отсутствием переоценки или недооценки разных методов или явлений, которые в явном или неявном виде проявляются в публикациях почти всех авторов, работавших на Европейском Северо-Востоке.

На территории северо-востока Европы четвертичные отложения имеют широкое распространение, залегая на палеозойских и мезозойских породах. Мощность их изменяется в широких пределах: от нескольких до 200 метров в интервале абсолютных отметок от -260 до +600 м. В соответствии с «ледниковой» концепцией в

плейстоценовом разрезе чередуются горизонты ледниковых отложений (морены, диамиктоны) и толщи разнообразных межледниковых осадков (аллювиальных, флювиогляциальных, озерных, озерно-ледниковых, морских и эоловых). В строении «ледниковой» части ритма обычно выделяются предледниковые, собственно ледниковые (морены) и поздне- послеледниковые отложения. Актуальной стратиграфической схемой для региона является схема, принятая МСК в 1986 году [Решение 2-го Межведомственного…, 1986]. В данной работе она сопоставляется с общей стратиграфической шкалой четвертичной системы, принятой МСК в 2007 г. [Постановления Межведомственного стратиграфического…, 2008], в которой выделены межрегиональные корреляционные горизонты квартера европейской части России (Таблица 2.1). В Тимано-Печоро-Вычегодском регионе выделены осадки трех надгоризонтов и 14 горизонтов, которым, за исключением голоценового, даны местные названия по стратотипам и страторайонам (Таблица 2.1). Краткая характеристика горизонтов приводится здесь по данным Б. И. Гуслицера [1973], Б. И. Гуслицера, Э. И. Лосевой [1979], Э. И. Лосевой и др. [1991], Б. И. Гуслицера и др. [Решение 2-го Межведомственного…, 1986], Л. Н. Андреичевой [1992, 2002] и др.

Нижний неоплейстоцен. К а м с к и й г о р и з о н т (ледниковый) представлен сильно опесчаненными валунными суглинками темно-серого цвета мощностью до 48 м, залегающими на неогеновых и пермских отложениях в печоро-камском междуречье. Осадки камского горизонта сопоставляются с моренной толщей, залегающей в Большеземельской и Малоземельской тундрах в основании колвинской свиты.

Отложения т у м с к о г о г о р и з о н т а (межледникового) представлены 32-метровой толщей озерных и аллювиальных отложений, залегающей между двумя нижними моренными горизонтами печоро-камского междуречья и характеризующейся "теплыми" спорово-пыльцевым спектрами.

На севере региона (Малоземельско-Большеземельская тундра) тумский горизонт сопоставляется с к о л в и н с к о й с в и т о й , сложенной в нижней части, как правило, валуносодержащими суглинками и супесями, а в верхней – глинами и алевритами, содержащими комплекс моллюсков, фораминифер, остракод и диатомей. Мощность свиты до 50 м. Ее возраст по современной схеме эоплейстоцен-нижненеоплейстоценовый, он установлен по залеганию ниже всех ледниковых горизонтов и теплым климатическим условиям без реликтов третичной флоры.

Коми-пермский надгоризонт объединяет три верхних горизонта нижнего плейстоцена: березовский, вишерский и помусовский.

Осадки березовского горизонта (ледникового) представлены валунными суглинками второй снизу морены на печоро-камском междуречье мощностью до 50 м.

Вишерские межледниковые отложения заполняют глубокие долины палеорек. На юге региона они представлены озерными и аллювиальными осадками со спорово-пыльцевыми комплексами, отражающими развитие хвойных лесов с примесью широколиственных пород. В западной части широтного отрезка р. Печоры – это мелководные морские пески и алевриты, а на крайнем севере региона – морские глины и алевриты.

Помусовский горизонт, представленный мореной и связанной с ней толщей водно-ледниковых осадков, прослеживается от севера Печорской низменности до печоро-камского междуречья. Стратиграфическое положение помусовского ледникового горизонта обосновывается залеганием под лихвинскими отложениями.

Средний неоплейстоцен. Чирвинский горизонт (межледниковый) представлен аллювиальными и озерными отложениями разнообразного состава. Они распространены в понижениях дочетвертичного рельефа и в переуглубленных долинах рек. Возраст чирвинских осадков определяется характерными спорово-пыльцевыми комплексами и залеганием под печорскими отложениями, датированными по костным остаткам мелких млекопитающих.

Тимано-уральский надгоризонт включает печорский, родионовский и вычегодский горизонты.

Осадки печорского ледникового горизонта, достигающие мощности 70 м, распространены на всей территории региона и слагают нижние части разрезов береговых обнажений. Печорский горизонт включает три подгоризонта: нижнепечорский (предледниковый), среднепечорский (собственно морена) и верхнепечорский (послеледниковый).

Нижнепечорский подгоризонт представлен водно-ледниковыми отложениями, среднепечорский – мореной с обломочным материалом, поступавшим с северо-восточной питающей провинции (например, Новой Земли), верхнепечорский – водно-ледниковыми и озерно-ледниковыми осадками.

Родионовский горизонт (межледниковый) представлен аллювиальными, озерными и морскими отложениями, распространенными на всей территории крайнего северо-востока Европы. Возраст родионовских осадков устанавливается по положению в разрезе между верхнепечорскими и нижневычегодскими отложениями, датированными по остаткам копытного лемминга, а также по характерным для этого горизонта спорово-пыльцевым спектрам.

Осадки вычегодского горизонта (ледникового) широко распространены в регионе, как правило, выходя на поверхность в верхних и средних частях береговых обнажений. Они подразделяются на нижневычегодские (предледниковые), средневычегодские (морена) и верхневычегодские (послеледниковые) отложения – основную морену перекрывают и подстилают водно-ледниковые осадки.

Основная морена сложена типичными валунными суглинками мощностью более 50 м с гляциодинамическими текстурами с крупнообломочным материалом преимущественно северо-западного происхождения. Она часто является рельефообразующей в северной части региона.

Верхний плейстоцен. Сулинский межледниковый горизонт представлен осадками, сформировавшимися при более теплых климатических условиях, чем современные. Отложения развиты преимущественно на севере региона, где они представлены морскими осадками бореальной трансгрессии.

Ненецкий надгоризонт включает в себя лайский, бызовской и полярный горизонты.

В отношении лайского ледникового горизонта есть две основные отличающиеся точки зрения. По мнению Б. И. Гуслицера [1981], Л. Н. Андреичевой [2002], А. С. Лаврова и Л. М. Потапенко [2005] отложения лайского ледникового горизонта имеют ограниченное распространение и представлены перигляциально-аллювиальными галечниками и песками. Они датированы по своему стратиграфическому положению и по коренным зубам копытного лемминга. Верхняя морена на севере региона, по их мнению, имеет полярный возраст.

В. И. Астахов и ряд зарубежных исследователей [Mangerud et al., 1999; Svendsen et al., 2004; Астахов и др., 2007; Астахов, Свендсен, 2011; Astakhov, 2012 и др.], считают, что верхняя морена, слагающая верхние части береговых обнажений рек на

севере региона, была отложена ледником, наступавшим с шельфа в раннем-среднем валдае (60-90 тыс. лет назад). Оледенение полярного времени не выходило за пределы шельфа в Малоземельской и Большеземельской тундрах, ограничившись, в основном, Скандинавией.

С деятельностью лайского или полярного (с другой точки зрения) оледенения связаны пояса краевых конечно-моренных образований, расположенных севернее долин рек Шапкиной и Сулы и средних течений Лаи и Колвы (линии Мархида).

Осадки б ы з о в с к о г о г о р и з о н т а (межледникового или, точнее, интерстадиального) широко распространены в регионе и представлены аллювиальными, озерными и озерно-болотными отложениями с прослоями торфа, слагающими нижние и средние части разрезов речных террас. Возраст осадков установлен радиоуглеродным методом (^{14}C), а также по характерным спорово-пыльцевым спектрам, палеолитическим артефактам и остаткам фауны млекопитающих.

Отложения п о л я р н о г о г о р и з о н т а (ледникового) за пределами распространения полярного покровного оледенения представлены разнообразными континентальными фациями. Возраст полярного горизонта установлен по его положению в разрезе – залеганию на бызовских осадках с характерными спорово-пыльцевыми комплексами, радиоуглеродным датировкам и молярам грызунов.

В настоящее время корреляция горизонтов региональной шкалы Тимано-Печоро-Вычегодского региона с подразделениями центральных районов европейской части России, морскими изотопными стадиями (МИС) и тем более подразделениями севера Западной Европы представляется весьма проблематичной. В последнем проекте схемы центра Европейской России [Бюллетень Региональной межведомственной…, 2012] выделены горизонты и подгоризонты, соотношение которых с ОСШ квартера является дискуссионным. В пределах МИС 6 выделяются несколько стадий оледенения, в число которых включают и днепровское оледенение, хотя многими геологами по-прежнему днепровский горизонт относится к первой половине среднего неоплейстоцена, считается максимальным и сопоставляется с 4-й ступенью ОСШ квартера (МИС 8). Проблематичным является и сопоставление горизонтов верхнего неоплейстоцена ввиду того, что МИС 5 подразделяется на пять подстадий (5e-a), а климатический оптимум позднего неоплейстоцена приходится только на подстадию 5e, в то время как подстадии 5d-a относятся в целом к ледниковой эпохе позднего неоплейстоцена. По предложению

А. С. Застрожнова с соавторами [Застрожнов и др., 2014; Zastrozhnov et al., 2018] с которым трудно не согласиться, холодный временной интервал подстадий 5d-a и МИС 4, относящиеся в целом к ледниковой эпохе, следует коррелировать по крайней мере со 2-й ледниковой ступенью ОСШ квартера России (если не выделять в самостоятельный горизонт), а интервал подстадии 5e – с первой ступенью ОСШ и климатическим оптимумом позднего неоплейстоцена. Так, например, в региональной схеме центра европейской России, принятой РМСК в 2010 г., подстадии 5e соответствует микулинский горизонт в узком смысле, а подстадиям 5d-a – черменинский горизонт [Шик, 2014]. Для иллюстрации вышеуказанных дискуссионных вопросов стратиграфии приводится проект уточненной стратиграфической шкалы неоплейстоцена и голоцена центра европейской России [Бюллетень Региональной межведомственной…, 2012] (Таблица 2.2).

Таблица 2.1 – Сопоставление региональной стратиграфической схемы Тимано-Печоро-Вычегодского региона с межрегиональной стратиграфической схемой Восточно-Европейской платформы и ступенями ОСШ [Постановления Межведомственного стратиграфического…, 2008]

	ОСШ		Региональные подразделения [Решение 2-го Межведомственного…, 1986]			Межрегиональные корреляционные горизонты квартера европейской России
Раздел	Звено	Ступень	Надгоризонт	Горизонт	Индекс	
Неоплейстоцен	Q_{IV}		Голоценовый		Q_{IV} h	Голоцен
	Верхнее Q_{III}	4	Ненецкий	Полярный (ледниковый)	Q_{III}^{4} p	Осташковский
		3		Бызовской (межстадиальный)	Q_{III}^{3} bz	Ленинградский
		2		Лайский (ледниковый)	Q_{III}^{2} l	Подпорожский
		1	Сулинский (межледниковый)		Q_{III}^{1} s	Микулинский (Мезинский)
	Среднее Q_{II}	6	Тимано-уральский	Вычегодский (ледниковый)	Q_{II}^{4} vc	Московский
		5		Родионовский (межледниковый)	Q_{II}^{3} r	Шкловский (Горкинский)
		4		Печорский (ледниковый)	Q_{II}^{2} pc	Днепровский
		1-3	Чирвинский (межледниковый)		Q_{II}^{1} c	Лихвинский
	Нижнее Q_{I}	8	Коми-пермский	Помусовский (ледниковый)	Q_{I}^{6} pm	Окский (березинский)
		7		Вишеркский (межледниковый)	Q_{I}^{5} v	Беловежский (мучкапский)
		6		Березовский (ледниковый)	Q_{I}^{4} b	Донской (дзукийский)
		3-5		Тумский (межледниковый)	Q_{I}^{3} t	Ильинский
		2		Камский (ледниковый)	Q_{I}^{2} k	Покровский

Таблица 2.2 – Проект уточненной стратиграфической шкалы неоплейстоцена и голоцена центра европейской России [Бюллетень Региональной межведомственной…, 2012]

ОСШ (Постановления.., 2008)			Изотопно-кислородная шкала	Принятая региональная стратиграфическая шкала (Постановления…, 2002)			Проект региональной стратиграфической шкалы		
Раздел	Звено	Ступень		Надгоризонт	Горизонт, подгоризонт		Надгоризонт	Горизонт, подгоризонт	
Голоцен			1				***Шуваловский***		верхний средний нижний
Неоплейстоцен	Верхнее	III_4	2	Валдайский	Осташковский		Валдайский	Осташковский	
		III_3	3		Ленинградский			Ленинградский	
		III_2	4		Калининский			**Калининский**	
		III_1	5a-d				***Мезинский***	***Черменинский***	
			5e		Микулинский			Микулинский	
	Среднее	II_6	6	Среднерусский	Московский		Среднерусский	Московский *(днепровский)*	***верхний*** ***средний*** ***нижний***
		II_5	7					***Горкинский***	
		II_4	8					***Вологодский***	
		II_3	9		Чекалинский			Чекалинский	
		II_2	10		Калужский			Калужский	
		II_1	11		Лихвинский			Лихвинский	
	Нижнее	I_8	12	Мичуринский	Окский		Мичуринский	Окской	
		I_7	13					***Икорецкий***	
		I_6	14					***Навлинский***	
		I_5	15		Мучкапский	верхний		Мучкапский	верхний *(конаховский)*
						средний			средний *(подрудянский)*
						нижний			нижний *(глзовский)*
		I_4	16		Донской			Донской	
		I_3	17	Южноворонежский	Ильинский	верхний	Южноворонежский	***Моисеевский***	
		I_2	18			средний		***Сетунский***	
		I_1	?			нижний		**Ильинский s. s.**	
					Покровский			Покровский	
Эоплейстоцен					Петропавловский		Эоплейстоцен		
				Эоплейстоцен					

3. История растительности и климата в неоплейстоцене и голоцене на Европейском Северо-Востоке

Климат и ландшафты являются важнейшими причинами, обуславливающими распространение живых организмов и разнообразные аспекты их биологии и экологии. В неоплейстоцене природная среда и климат очень существенно изменялись, что проявлялось в неоднократном разрастании и продвижении на юг ледниковых покровов. Оледенения сменялись межледниковьями или интерстадиалами – периодами с климатом в среднем близким к современному (по сравнению с теплыми климатами раннего кайнозоя или даже неогена). Согласно климатическим изменениям сдвигались и природные зоны (на направление изменений север-юг, по-видимому, серьезное влияние оказывали и ледники, внося меридиональные искажения в широтное в целом направление). Сейчас общепринятыми источниками сведений о колебаниях глобальной температуры в четвертичное время являются данные по изотопии кислорода из раковин бентосных фораминифер и материалов ледникового бурения в Антарктиде и Гренландии, которые используются при построении международной стратиграфической шкалы четвертичной системы [Lisiecki, Raymo, 2005; Svensson et al., 2008; Cohen, Gibbard, 2011; Seierstad ye al., 2014 и др.]. Основой для реконструкции ландшафтов являются, как правило, спорово-пыльцевые комплексы из плейстоценовых отложений, т.к. характер растительности определяет, в основном, зональный облик внеледникового ландшафта. Реконструкции колебания температур по палинологическим данным, вычисленным Л. Н. Андреичевой с коллегами [2015] по методике В. А. Климанова [1976] приведены на Рисунке 3.1. На Рисунке 3.2 показано сопоставление динамики климата по данным изотопии кислорода в раковинах бентосных фораминифер с морскими изотопными стадиями и этапами развития ледниковых щитов.

Оледенения и межледниковья являются контрастными событиями, на выявлении чередования, и на установлении уникальных признаков которых, строится хронология четвертичного периода. Доминирование событийного подхода в хронологии отчетливо проявляется и в периодизации поздне- и послеледникового интервала, как, например, это сделано по проекту INTIMATE [Blockley et al., 2012; Rasmussen et al., 2014]. В рамках этого подхода любые события сопоставляются с пронумерованными похолоданиями (например, Greenland Stadials, GS) и потеплениями (например, Greenland

Interstadials, GI), зафиксированными в изотопных кривых гренландских (например, NGRIP) или антарктических скважин (Vostok, DOME).

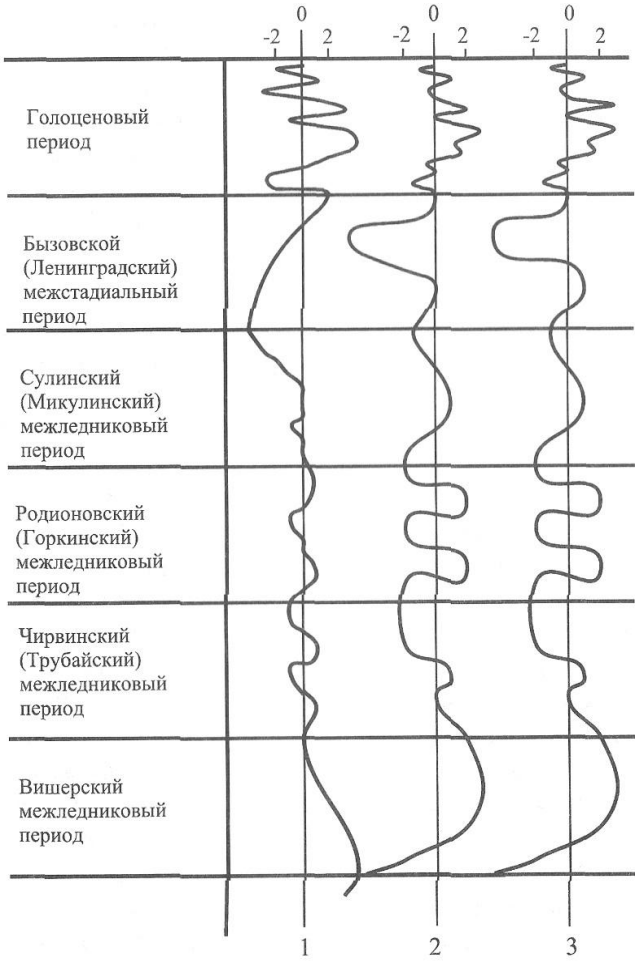


Рисунок 3.1 – Отклонения температур от современных значений в климатических оптимумах межледниковий в неоплейстоцене Европейского Северо-Востока [Андреичева и др., 2015]. 1 – центральные районы, 2 – северные районы, 3 – Архангельская и Вологодская области.

Реконструкции растительности на территории Тиман-Печоро-Вычегодского региона известны, в основном, из работ сыктывкарских геологов и палинологов-четвертичников Л. Н. Андреичевой [1992, 2002], Д. А. Дурягиной, Л. А. Коноваленко [1993], Т. И. Марченко, Д. А. Дурягиной [1996], Ю. В. Голубевой [2008, 2010], Л. Н. Андреичевой с соавторами [2015], а также Л. Д. Никифоровой [1982], А. Н. Симаковой и А. Ю. Пузаченко [2008а, 2008б, 2008в, 2008г] и др.

В начале **вишерского межледниковья** (МИС 13, 528–474 тыс. л.н.) лесотундра сменилась северной тайгой, а в дальнейшем прогрессирующее потепление привело к формированию таежных комплексов со значительным (до 25%) участием

широколиственных пород – дуба, вяза, граба, лещины, экзотических тсуги, лапины, падуба, сербской ели и др., а также неогеновых и раннеплейстоценовых видов *Pterocarya* sp. и *Azolla* sp. [Дурягина, Коноваленко, 1993]. Такой состав растительности типичен для лесов Северной Америки, Восточной Азии и Балкан [Гричук, 1982, 1989]. Климатические условия вишерского времени были более теплыми, чем современные, без выраженного оптимума. Температуры июля на севере региона были выше современных на 6 °С, достигая 18–20 °С, а на юге – на 2–4 °С выше современных (Рисунок 3.1). В теплое время выпадало 350–400 мм осадков, а в холодное – 150–175 мм [Андреичева и др., 2015].

Помусовское оледенение (МИС 12, 474–427 тыс. л.н.) полностью перекрывало территорию Тимано-Печоро-Вычегодского региона, достигая бассейна р. Оки. По данным ориентировки удлиненных обломков и петрографического состава крупнообломочного материала в помусовской морене направление движения ледника было юго-восточным (Рисунок 3.3) [Андреичева и др., 2015].

На протяжении **чирвинского межледниковья** (МИС 9?–11, 427–301? тыс. л.н.) климат менялся несколько раз и в целом был теплее современного. На севере региона в начале широкое развитие получила тундровая и лесотундровая растительность, которая затем сменилась березовыми, елово-березовыми и березово-еловыми редколесьями. Затем климатические условия улучшились, о чем можно судить по развитию еловых и пихтово-еловых лесов с широколиственными породами, осмундовыми папоротниками и другими видами, произрастающими ныне южнее.

Далее фиксируется незначительное похолодание, приведшее к исчезновению ряда более теплолюбивых пород, которое затем сменилось потеплением второго климатического оптимума чирвинского межледниковья. Север региона покрылся пихтово-еловыми лесами с примесью широколиственных и экзотических пород. Последующее за этим похолодание привело к развитию елово-сосновых и сосново-еловых лесов с березой, которые сменились березовым редколесьем и затем в конце межледниковья тундровыми ландшафтами [Андреичева и др., 2015].

На юге региона в бассейне Вычегды начало межледниковья сопровождалось развитием березовых и сосново-березовых редколесий и кустарниковой растительности и значительным развитием сфагновых болот в достаточно холодных условиях тундровой зоны.

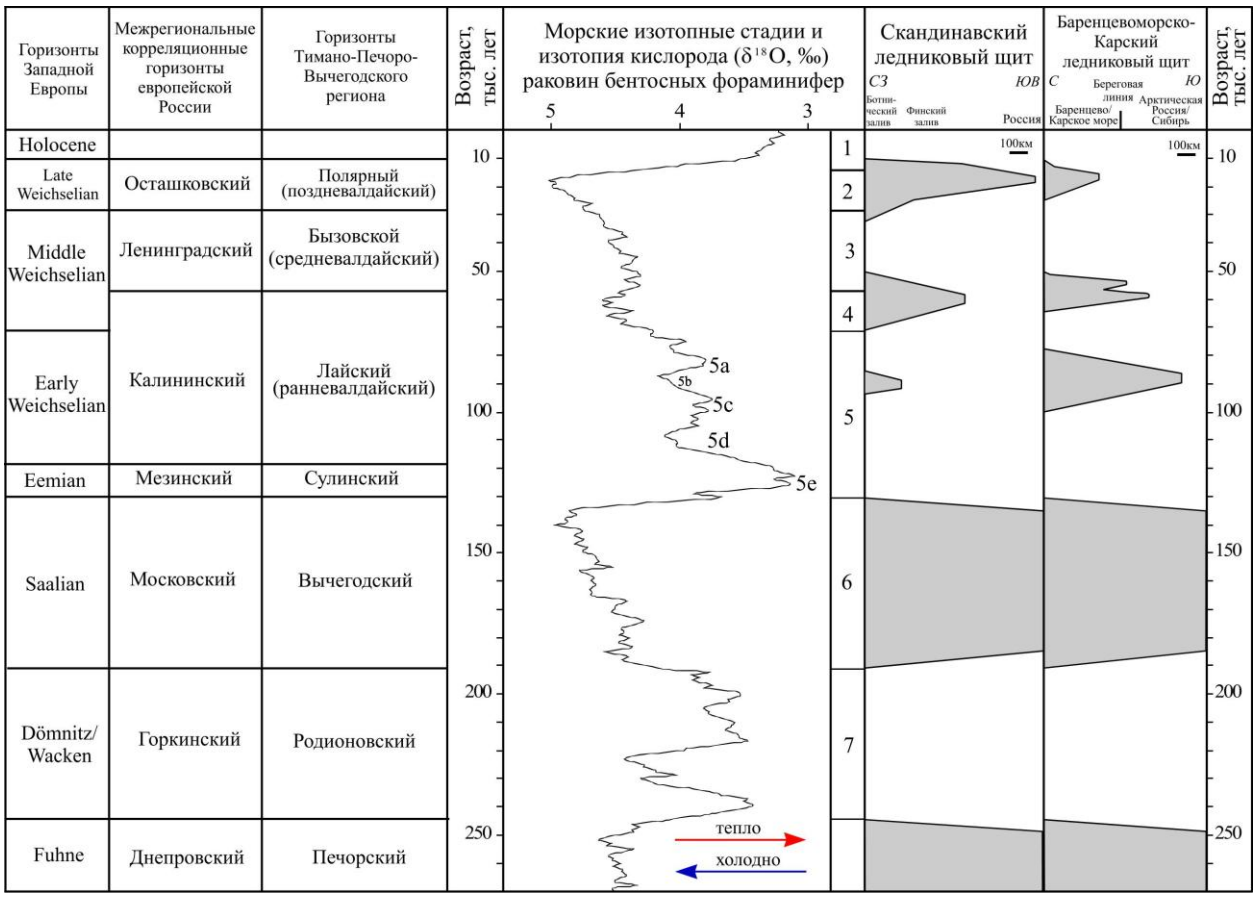


Рисунок 3.2. – Сопоставление горизонтов стратиграфических схем четвертичных отложений северо-востока Европы [Решение 2-го Межведомственного…, 1986], европейской части России [Постановления Межведомственного стратиграфического…, 2008], северной Европы [Svendsen et al., 2004] с динамикой климата по данным изотопии кислорода в раковинах бентосных фораминифер, морскими изотопными стадиями и подстадиями (5edcba) [Lisiecki, Raymo, 2005] и этапами развития ледниковых щитов [Svendsen et al., 2004]

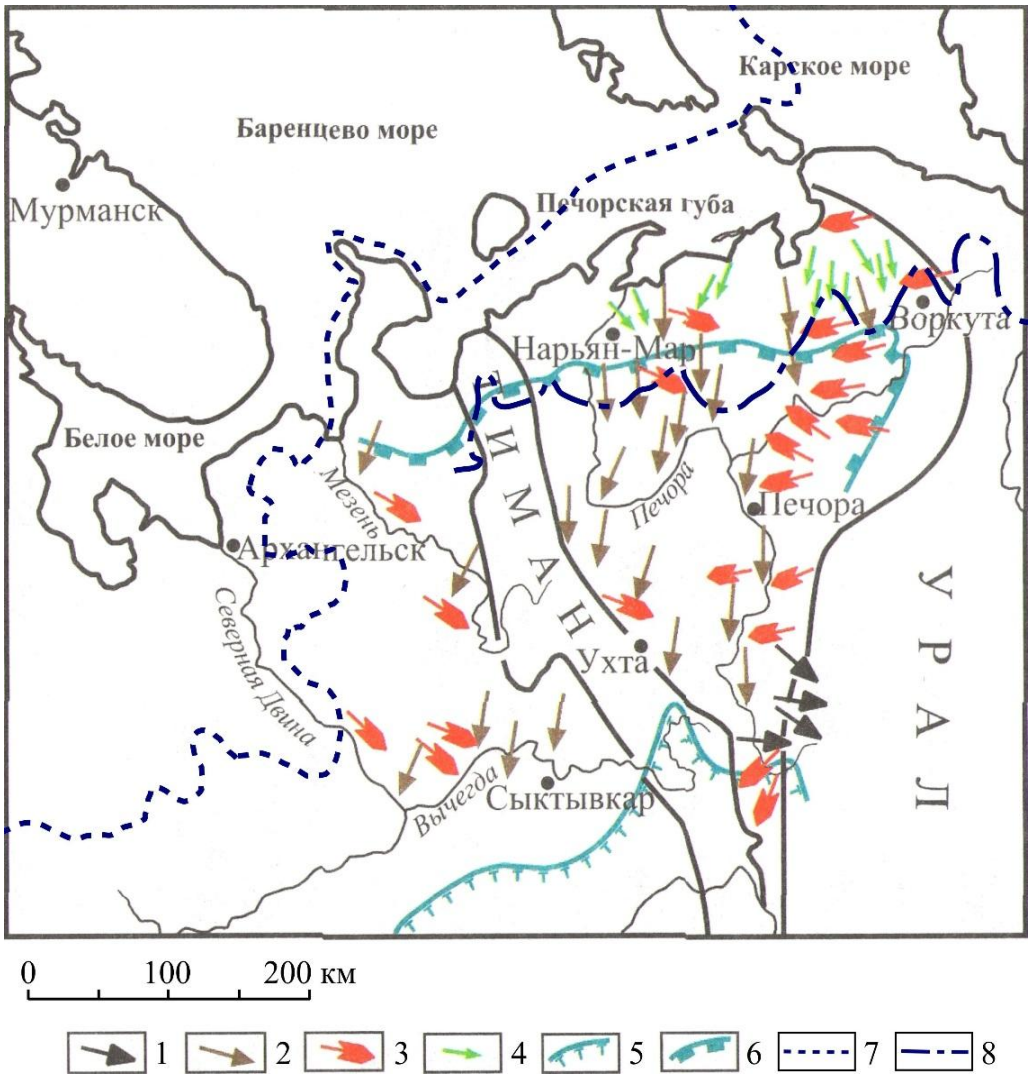


Рисунок 3.3 – Границы ледниковых покровов и направления движения ледников в разные эпохи неоплейстоцена на северо-востоке европейской части России [Андреичева и др., 2015, с дополнениями]. 1–6 по данным Л.Н. Андреичевой и др. [2015].

1 – помусовский, 2 – печорский, 3 – вычегодский, 4 – полярный, 5 – граница максимального распространения вычегодского ледникового покрова, 6 – граница максимального распространения полярного ледника, 7 – граница максимального распространения скандинавского ледникового щита в полярное время (18–16 тыс. калиброванных лет) [Demidov et al., 2006], 8 – граница максимального распространения карского и баренцевоморского ледниковых щитов в лайское время (примерно 90 тыс. лет) [Астахов, Свендсен, 2011].

Последующее улучшение климата первого оптимума привело к распространению еловых и сосновых лесов с единичными широколиственными породами. Затем последовало похолодание, которое выразилось в развитии сосновых, сосново-елово-березовых и березовых лесов, из состава которых исчезли широколиственные породы.

Второе потепление (второй климатический оптимум) привело к формированию темнохвойных лесов с господством ели и сосны, с участием берез и широколиственных пород. Широко были представлены и луговые ценозы.

Ухудшение климата в конце чирвинского межледниковья выразилось в распространении сосновых, сосново-березовых, березовых лесов, с кустарниковыми формами березы.

Температуры июля в чирвинское время на севере были на 2–4 °С выше современных (14–16 °С). В южных районах средние температуры июля были 16–18 °С, превышая современные на 1–2 °С. Осадки теплого сезона 255 мм, холодного – 50–75 мм [Андреичева и др., 2015].

Печорское оледенение (МИС 8, 301–243 тыс. л.н.) в стадию максимального распространения проникало далеко на юг за пределы Республики Коми. Оледенение продвигалось в юго-западном направлении, судя по ориентировке удлиненных обломков пород в диамиктоне и их петрографическому составу. Центром оледенения, развивавшегося в Тимано-Печоро-Вычегодском регионе, предположительно являлась Пайхой-Новоземельско-Уральская область [Андреичева и др., 2015].

В течение **родионовского межледниковья** (МИС 7, 243–191 тыс. л.н.) происходила смена пяти фаз развития растительности с двумя выраженными оптимумами. В начале интервала распространение получили тундровые и лесотундровые ассоциации как следствие господства холодного и сухого климата.

Потепление климата привело к развитию лесов, которые заняли всю территорию региона до побережья. Сначала распространилась средняя тайга, которая сменилась южнотаежными лесами с участием широколиственных пород (*Ulnus* sp., *Carpinus* sp., *Tilia* sp., *Corylus* sp.) и экзотов (*Picea* sect. *Omorica*, *Pinus* sect. *Strobus*, *Osmunda cinnamomea*, *O. claytoniana*) (первый климатический оптимум). Такой характер растительности предполагает климатические условия теплее оптимума голоцена.

Последовавшее затем похолодание привело к снижению в составе лесов хвойных пород и исчезновению широколиственных пород и экзотов. Широко распространились лесотундровые ландшафты.

Улучшение климата во время второго оптимума было не таким значительным, как потепление первого климатического оптимума (было более прохладно и сухо). Доминировала растительность южной тайги.

В конце межледниковья наступило похолодание, приведшее к распространению сначала березового редколесья, а затем тундры [Дурягина, Коноваленко, 1993; Андреичева и др., 2015].

Во время оптимумов предполагаемые средние температуры июля достигали в северных районах 14–16 °С и были на 4 °С теплее, чем сейчас. В южных районах температуры поднимались до 16–18 °С, что тоже выше современных на 1–2 °С. Осадков выпадало 300–400 мм в теплое время и 175–200 мм – в холодное [Андреичева и др., 2015].

Наступление **вычегодского оледенения** (МИС 6, 191-130 тыс. л.н.) происходило из двух центров – фенноскандинавского и полярногоуральского, что доказывается данными по литологии морены. Льды первого центра перекрывали западные, центральные и южные районы Тимано-Печоро-Вычегодского региона, а второго – крайне северо-восточные и восточные. Граница распространения вычегодского оледенения проходила в южной части региона, что можно видеть по поясу краевых образований, протягивающемуся от верховьев Вычегды до верховьев Печоры (Рисунок 3.3).

На взгляд автора, наименее противоречивое обобщенное представление геологических событий позднего неоплейстоцена на территории исследований сделано В. И. Астаховым [Astakhov, 2014]. Графическое выражение его точки зрения представлено на Рисунке 3.4.

Отложения **сулинского межледниковья** (МИС 5e, 130–115 тыс. л.н.) развиты преимущественно на севере Тимано-Печоро-Вычегодского региона, где они представлены осадками бореальной трансгрессии. Существует проблема понимания продолжительности микулинского (мезинского) межледниковья в России и Западной Европе.

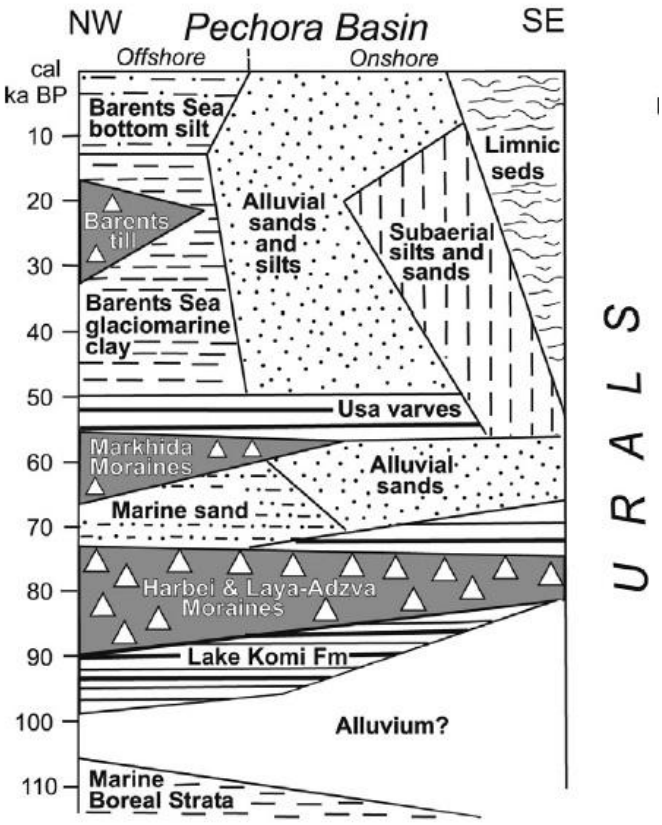


Рисунок 3.4 – Последовательность осадочных формаций верхнего неоплейстоцена [Astakhov, 2014]. Темным показаны гляциогенные формации с названиями ледниковых покровов.

Привлечение материалов по изотопии гренландского ледникового льда для климатической характеристики этого интервала [Dahl-Jensen et al., 2013] показало, что наиболее значительное улучшение климата, которое и может ассоциироваться с потеплением еемского (Eemian = микулинского = мезинского = сулинского) межледниковья, приходится не на весь интервал МИС 5, а только на его начало – МИС 5e [Shackleton et al., 2002]. Основываясь на современном понимании сулинского (мезинского, микулинского) интервала, его продолжительность принимается примерно от 130 до 115 тыс. лет.

В начале сулинского межледниковья преобладала тундровая и лесотундровая растительность, которая сменилась хвойными лесами с примесью березы, а затем сосновыми лесами с березой и елью. Последующее улучшение климата (оптимум сулинского межледниковья) привело к появлению небольшой примеси широколиственных пород. На следующем этапе распространение получили березовые леса, а затем вновь увеличились площади, занятые сосново-еловыми ассоциациями, как

следствие более холодного и влажного климата. Для всех палиноспектров сулинских отложений характерны два максимума хвойных пород и один оптимум. В оптимуме межледниковья был представлен только один экзот – *Osmunda cinnamomea*, и отсутствовали восточно-азиатские (*Betula* sect. *Costatae*) и балкано-колхидские виды (*Picea* sect. *Omorica, Pinus* sect. *Strobus*), встречавшиеся в составе растительности межледниковий среднего неоплейстоцена [Андреичева и др., 2015].

Средние температуры июля были 14–16 °С на севере региона, что на 3 °С теплее современных, а в Архангельской области они были на 1–2 °С теплее, чем сейчас (16–18 °С в среднем). Осадки варьировали от 350–400 мм в теплое время до 150–175 мм – в холодное [Андреичева и др., 2015].

В реконструкциях **лайского ледникового интервала** (МИС 5d-a–4, 115–55 тыс. л.н.) есть существенные разногласия между разными исследователями геологии и природной среды Тимано-Печоро-Вычегодского региона. По мнению Л. Н. Андреичевой с соавторами [2015] климат лайского времени был лишь немного более холодным, чем современный, о чем можно судить по составу и структуре микротериофауны [Кочев, 1993]. Следует отметить, что единственным указанием на лайский возраст комплексов остатков грызунов был эволюционный морфологический уровень моляров копытных леммингов.

Согласно альтернативной точке зрения, высказываемой скандинавскими геологами и В. И. Астаховым, примерно около 60 тыс. лет назад и 90 тыс. лет назад часть территории региона была покрыта ледниковым щитом, продвигавшимся из центра на шельфе Баренцева и Карского морей [Mangerud et al., 1999; Svendsen et al., 2004; Астахов, Свендсен, 2011; Astakhov, 2012]. Эти оледенения сопоставляются с ранней и средней вислой западноевропейской схемы [Svendsen et al., 2004; Astakhov, 2012]. В течение этих двух продвижений ледник не заходил далеко на юг вглубь материка, его граница располагалась значительно севернее широтного отрезка р. Печоры (Рисунки 3.2, 3.3). Основными доказательствами выступили многочисленные ОСЛ, ТЛ и ^{14}C датировки под- и надморенных отложений на севере Печорской низменности.

Обращает на себя внимание также и то, что в работе J.-I. Svendsen et al. [2004] средняя висла Северной Европы занимает интервал МИС 4-3 (Рисунок 3.2), а ранняя висла сопоставляется с МИС 5e.

Климат **бызовского мегаинтерстадиала** (МИС 3, 55–27.8 тыс. л.н.) был относительно холодным. На спорово-пыльцевых диаграммах из бызовских отложений нет оптимумов, но выделяются семь фаз развития растительности [Андреичева и др., 2015].

В начале интерстадиала (фаза Bz_I) существовали разреженные редколесья с преобладанием карликовой березы и участием сосны и ели, а также кустарничковые и травянистые ассоциации из маревых, злаковых и полыней. Такая растительность характерна для довольно холодных и сухих климатических условий.

Фаза раннего потепления (Bz_{II}) характеризуется боле широким развитием елово-березовых, елово-сосновых и березовых лесов. В южных районах встречались широколиственные породы *Tilia* sp., *Ulmus* sp., *Corylus* sp. Открытые участки были заняты луговым разнотравьем и ассоциациями из злаков, полыней и маревых. Флора сочетала бореальные, гипоарктические и ксерофитные перигляциальные элементы.

В фазу раннего похолодания (Bz_{III}) на смену лесам пришли березовые редколесья (*Betula* sect. *Nanae*, *Betula* sect. *Albae*, *Betula* sect. *Fruticosae*). Широкое распространение получили также кустарничковые и травянистые ассоциации открытых биотопов и болотно-тундровые формации вместе с ксерофитными сообществами из полыней (до 50%), маревых и злаков. Климат характеризуется как холодный и влажный.

Для фазы среднего потепления (Bz_{IV}) реконструируются значительные площади лесных группировок, где наряду с березой произрастали ель и сосна. Луговые ассоциации включали злаки и луговое разнотравье совместно с ксерофитными перигляциальными сообществами. Отмечается существенная роль болот. Климат был бореального типа с относительно высокой влажностью.

В фазу позднего похолодания (Bz_V) преобладали сильно разреженные лесные березовые сообщества, причем на севере они почти отсутствовали. В южных районах участие сосны было выше (до 60%). Были широко распространены ксерофитные сообщества и болотно-тундровые формации. Климат был холодным и относительно влажным.

Фаза позднего потепления (Bz_{VI}) характеризуется широким распространением разнообразных разреженных лесов: березовых, березово-еловых, березово-сосновых в южных районах, и березовых, сосновых и еловых редколесий – в северных. Состав растительности свидетельствует о менее холодном климате.

Растительность завершающей фазы (Bz_{VII}) характеризует резкое похолодание климата. Спорово-пыльцевые спектры указывают на развитие березовых редколесий и разнообразных кустарниковых группировок. Почти отсутствуют ксерофитные формы (полыни, маревые), а преобладают злаки. Широкое распространение получают водолюбивые травянистые ассоциации, типичные для лесотундры и тундры.

В целом палинологические данные говорят о том, то в периоды потеплений развивались северотаежные ландшафты, а в интервалы похолоданий – тундровые.

Средние температуры июля в северных районах были 10–14 °С, что соответствует современным значениям. В южных районах июльские температуры были также 10–14 °С, но эти значения на 2–6 °С холоднее современных. Осадков в теплый период выпадало 350–400 мм, а в холодный – 200 мм [Андреичева и др., 2015].

По мнению В. И. Астахова [Astakhov, 2014] территория крайнего северо-востока Европы в бызовском интервале была относительно безлесной, напоминая слабо залесённые ландшафты мамонтовой степи (тундро-степи). Особенностью территории изучаемого региона является то, что она была более увлажненной, чем, например, север Западной Сибири. Континентальность климата здесь была менее выражена. Четко отличаются влажный период среднего валдая и последовавшее за ним сильное похолодание, когда на место ландшафтам «мамонтовой степи» пришли полярные пустыни. Эти контрастные события отличаются по многим признакам: по резкому снижению количества остатков млекопитающих в полярных отложениях, по преобладанию эоловых перигляциальных отложений в покровной формации плейстоцена региона, по отсутствию стоянок человека (стоянка Пымвашор является исключением, т.к. расположен в районе выхода термальных вод) [Astakhov, 2014].

Выводы о значительно более выраженном увлажнении крайнего северо-востока Европы, по сравнению с Западной Европой и с севером Западной Сибири, подтверждаются и данными изотопных исследований В. И. Силаева с соавторами [2016; Silaev et al., 2017]. В этих работах показано, что по содержанию изотопов азота костные остатки мамонтов и других крупных млекопитающих из северо-востока Европы заметно отличаются (они изотопно более легкие) от остатков млекопитающих Западной Европы, Сибири и Аляски, что несомненно связано с повышенной увлажненностью территории.

Последний ледниковый максимум (27.8–20 тыс. кал. лет назад). Материалов для характеристики климата и растительности для времени максимального развития последнего оледенения (Последний Ледниковый Максимум, ПЛМ; Last Glacial Maximum, LGM) в регионе очень мало. При отсутствии спорово-пыльцевых данных, для

описания климата ПЛМ в регионе можно использовать только геологические и палеофаунистические материалы. Как уже упоминалось, главными геологическими свидетельствами суровости климата в ПЛМ является наличие эоловых перигляциальных отложений в покровной формации плейстоцена [Astakhov, 2014]. Фаунистические материалы происходят из локальных фаун Пымвашора, а также Студеной и Медвежьей пещер, в которых резко преобладает один вид мелких млекопитающих, обладающий самыми выраженными адаптациями к максимально холодному и засушливому климату – копытный лемминг. По териологическим и палинологическим данным для региона в ПЛМ реконструируются кустарниковые тундры и перигляциальные тундро-лесостепи [Кольфсхотен и др., 2008]. Современная широтная зональность растительности и ландшафтов была в значительной степени искажена наличием на западе обширного скандинавского ледникового щита, вдоль восточного края которого природные зоны протягивались с юго-запада на северо-восток (Рисунок 3.5).

Особенностью развития Скандинавского ледникого щита в ПЛМ являлась его существенная временная асимметрия [Svendsen et al., 2004; Demidov et al., 2006], которая проявлялась в том, что развитие щита в восточной части отставало от западной и южной частей. Если на юге и западе Скандинавский ледник продвинулся максимально 32-25 тыс. кал. лет назад, то в своей восточной части – в Архангельской области, его максимальное развитие было 18 тыс. кал. лет назад, т.е. на 10 тыс. лет (!) позже.

В **позднеледниковье (этап дегляциации)** (примерно 20–11.7 тыс. л.н.) выделяется несколько климатических событий-интервалов, некоторые из которых имеют общепринятые названия (Рисунок 3.6), но при этом синхронность климатических событий на крайнем северо-востоке Европы и в Западной Европе еще требуется доказать. В общем период от окончания последнего ледникового максимума (примерно 20 000 календарных лет) до начала голоцена называется переход от последнего оледенения к межледниковью, позднеледниковье (Lateglacial), период дегляциации (Deglaciation) или пленигляциал (Pleniglacial). Два теплых интервала – бёллинг (близко, но не синоним GI-1e, 14 692–14 075 календарных лет) и аллерёд (близко, но не синоним GI-1dcba, 14 075–12 896 календарных лет, объединенные в один интерстадиальный комплекс, разделяет кратковременное похолодание среднего дриаса (Older Dryas).

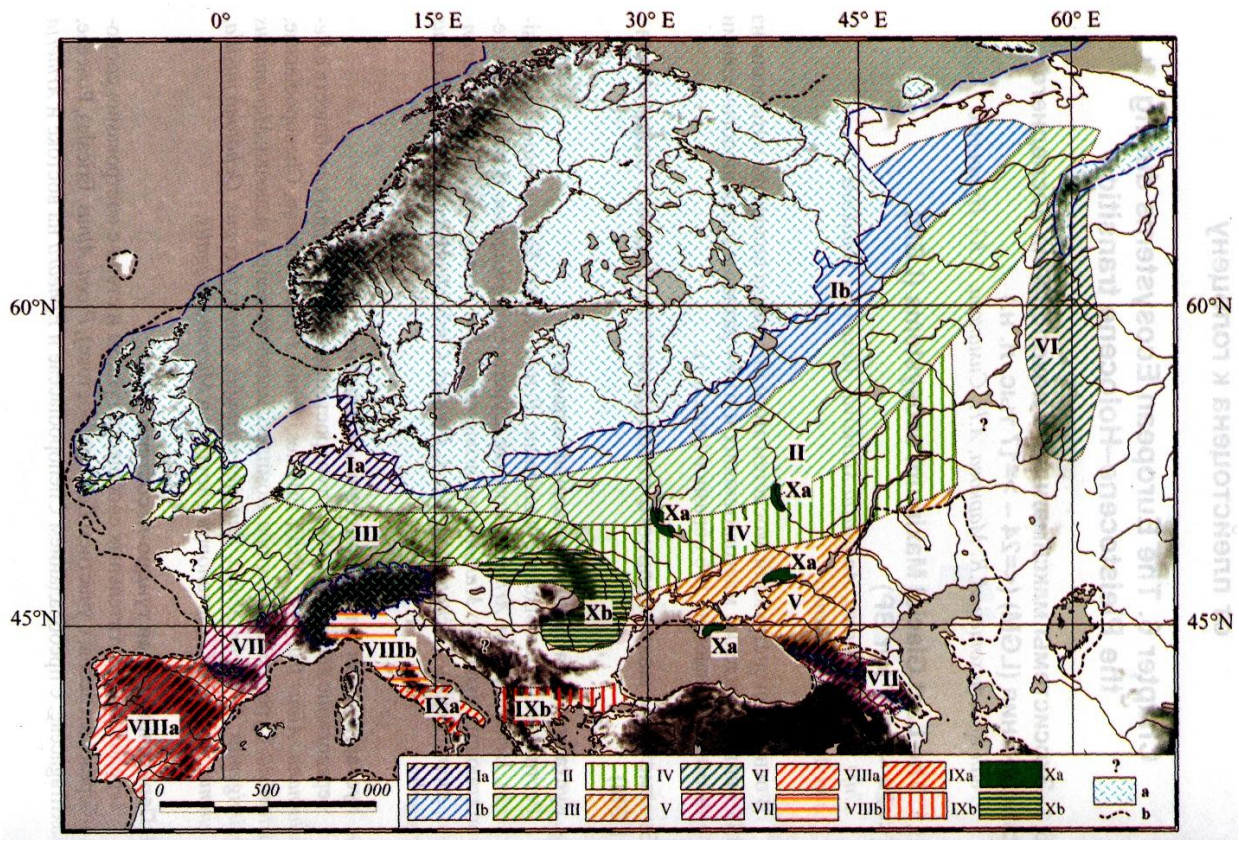


Рисунок 3.5 – Экосистемы максимума последнего оледенения [Кольфсхотен и др., 2008]

Ia – кустарниковая тундра (западный вариант); Ib – кустарниковая тундра (восточный вариант); II – перигляциальная тундро-лесостепь; III – перигляциальная лесостепь (западный вариант); IV – перигляциальная лесостепь (восточный вариант); V – перигляциальная степь; VI – тундро-лесостепь Уральских гор; VII – горная и равнинная лесостепь; VIIIa – горная и равнинная лесостепь Средиземноморья (иберийский вариант); VIIIb – горная и равнинная лесостепь Средиземноморья (апеннинский вариант); IXa – ксерофитные леса Средиземноморья; IXb – ксерофитные леса Средиземноморья (балканский вариант); Xa – лесные рефугиумы; Xb – перигляциальные сосновые леса Карпат; 1 – палеонтологические данные отсутствуют; 2 – ледниковые щиты и горные ледники; 3 – береговая линия.

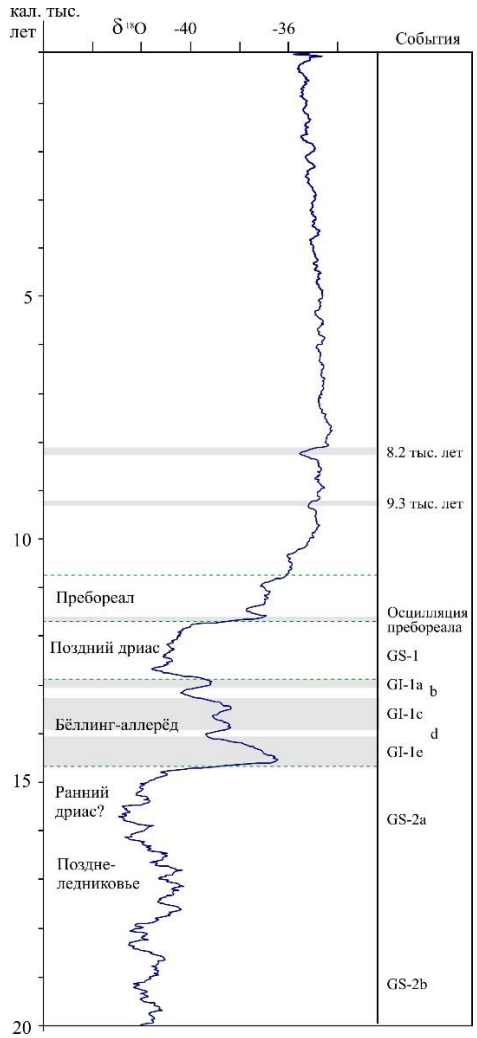


Рисунок 3.6 – Соотношение климатических событий ледниковой летописи по данным бурения гренландского ледникового щита (скважина NGRIP) с традиционными периодами позднеледниковья Западной Европы на шкале GICC05 [Blockley et al., 2012]

Похолодания представлены ранним (the Oldest) дриасом (GS-2a?, ? – 14692 календарных лет), который, по-видимому, предшествовал бёллингу, и поздним (Younger) дриасом (GS- 1, 12 896–11 703 календарных лет) [Rasmussen et al., 2006; Svensson et al., 2008]. Климаты и растительность позднеледниковья изучены на юге региона по данным из разреза Биостанция (р. Вычегда) и в бассейне р. Лузы [Андреичева и др., 2015]. Потепление перед бёллингом (14300–13200 ^{14}C лет) характеризуется развитием кустарниковых (береза, ива, ольховник) и травянистых ассоциаций из осок, злаков, полыней и маревых, а также наличием сильно разреженных еловых лесов в долине Вычегды.

Потепления бёллинга и аллерёда вызывали увеличение доли ели в составе островных лесов, но большую роль в составе растительности играли кустарники, образованные *Betula* sect. *Fruticosae* и *Betula nana*. В бёллинге широкое развитие получили леса из *Betula* sect. *Albae* и незначительным участием *Pinus sylvestris*. Во время похолоданий сильно сокращались площади редколесий, а широко развивались перигляциальные ландшафты с доминированием злаково-полынно-маревых сообществ. Присутствовали также болотно-тундровые группировки из карликовой березки, ивы и олховника со значительным участием осок.

Состав спорово-пыльцевых спектров, а также наличие пыльцы рогоза (*Typha latipholia*) позволили сделать предположение о том, что средние температуры июля в аллерёде были достаточно высокими (не ниже 14°C) и близки современным (16–17°C). Однако в целом климат был более континентальным и сухим [Андреичева и др., 2015]. По данным В. А. Климанова [1995] средние температуры июля в аллерёде в регионе были примерно на 2°C холоднее, чем сейчас. Среднегодовая температура в подзоне средней тайги была ниже на 1–2°C, а в подзоне северной тайги – на 4°C.

Важной особенностью позднеледниковья является старт развития мощного увлажнения и развития разного рода увлажненных местообитаний (peatlands), что послужило, по-видимому, одним из важнейших факторов, повлиявших на сокращение ареалов плейстоценовых млекопитающих и вымиранию некоторых из них [Rabanus-Wallace et al., 2017].

Начало **голоцена** в международной стратиграфической шкале принято на уровне 1492.30 м гренландской скважины NGRIP как разрезе и точке глобального стратотипа границы [Cohen, Gibbard, 2011], что приходится на 11 703 календарных года [Rasmussen et al., 2006; Walker et al., 2008, 2009]. Описание растительности и климата голоцена на территории Тимано-Печоро-Вычегодского региона приводится по данным Л. Н. Андреичевой и др. [2015] (Рисунок 3.7).

Пребореальный период (10300–9300 ^{14}C лет). Уже в самом начале голоцена, в начале пребореального периода (PB-1), произошло потепление климата, в результате которого широко распространились лесные формации, хотя растительность еще сохраняла перигляциального черты – тундровые элементы и сообщества из злаков, полыней и маревых. Последовавшее похолодание (PB-2) привело к частичному восстановлению перигляциального комплекса растительности и сокращению роли лесных формаций.

Бореальный период (9300–8000 ^{14}C лет). Потепление в начале бореального периода голоцена (BO-1) характеризовалось средними температурами июля и года, близкими к современным или теплее на 0.5°C. Оно привело к повсеместному развитию лесов. Во второй половине периода (BO-2) произошло похолодание, приведшее к осветлению лесов, сокращению участия ели, увеличению доли сосны, ольхи, березы и исчезновению широколиственных пород. Средние температуры года и июля стали ниже на 1–1.5°C.

Атлантический период (8000–4600 ^{14}C лет). В раннем атлантике (BO-1) широко распространились еловые леса с участием сосны, березы, а на юге встречались широколиственные породы. Средняя температура года была около 0–1.5°C в южных и 0–(-2) в северных районах. Средняя температура июля составляла 16–17.5°C на юге и 14.5–16°C на севере региона. В средней фазе атлантического периода (AT-2) произошло сокращение еловых лесов, уменьшилось присутствие широколиственых пород; на севере произрастали темнохвойные леса, существенно возросло участие березы. В последней трети атлантика (AT-3) еловые леса сменились южной тайгой (сосна, ель с участием пихты и березы) и заметно увеличилась доля широколиственных пород – дуба, вяза, орешника. На севере широко распространялись леса типа южной тайги с участием широколиственных пород. С этой фазой связывают самые высокие температуры голоцена в регионе, которые превышали современные на 2–3°C на юге и 2–3.5°C в северных районах [Андреичева и др., 2015].

Суббореальный период (4600–2500 ^{14}C лет). В раннем суббореале (SB-1) в южных районах произрастали березово-еловые леса, из которых со временем исчезали широколиственные виды и снижалась роль еловых лесов.

На севере доминировали березово-еловые леса. Тундровая растительность стала доминирующей на крайнем севере. В целом раннесуббореальные палинологические данные свидетельствуют о серьезном похолодании климата, когда средние температуры года понизились на 0.5–1°C, а июля – на 0.5°C. В средней фазе суббореального периода отмечается потепление климата. На юге региона господствовали южнотаежные леса с пихтой и участием широколиственных пород – *Ulmus* sp., *Tilia* sp., *Querqus* sp. Подзона южной тайги распространялась на север до 64–65° с.ш. Широкое распространение осоковых и гидрофильных видов свидетельствует о большой увлажненности территории региона.

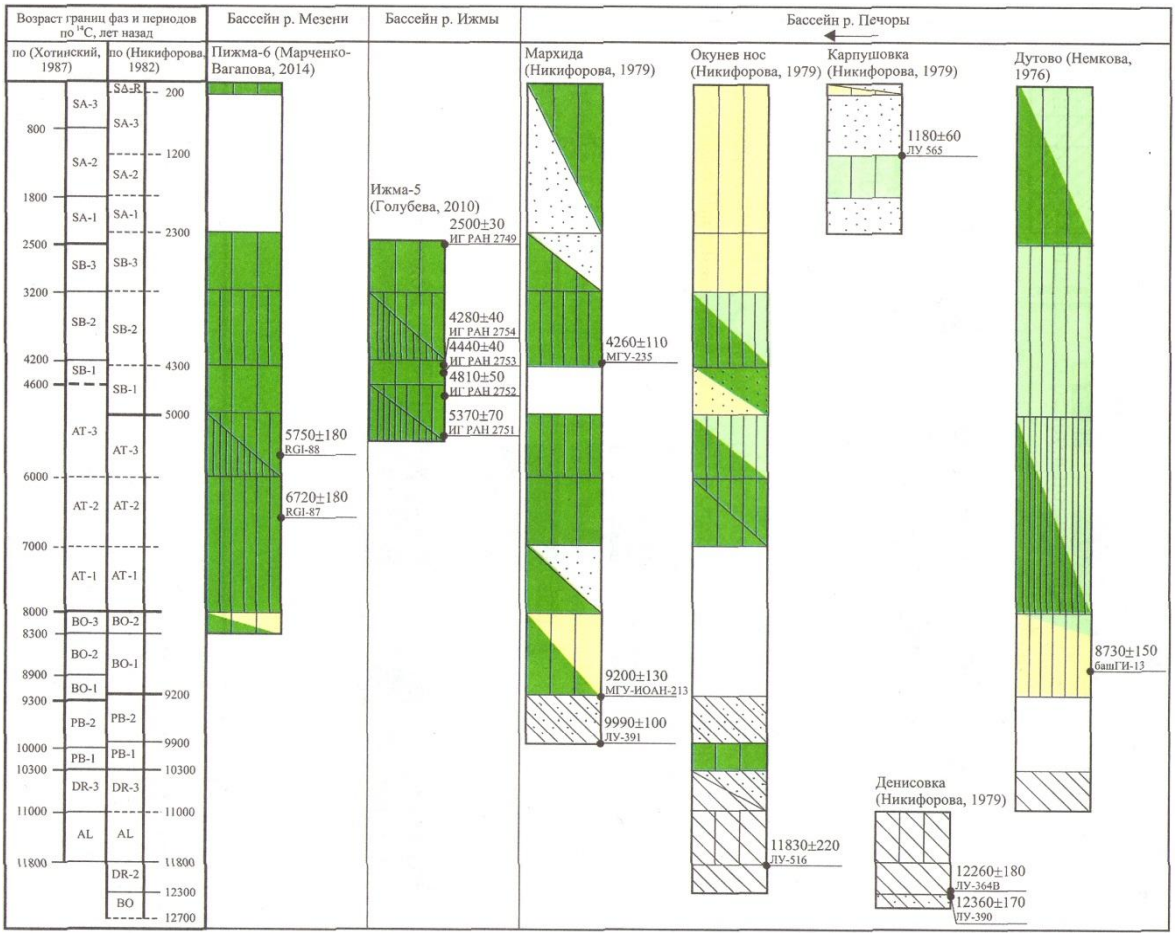
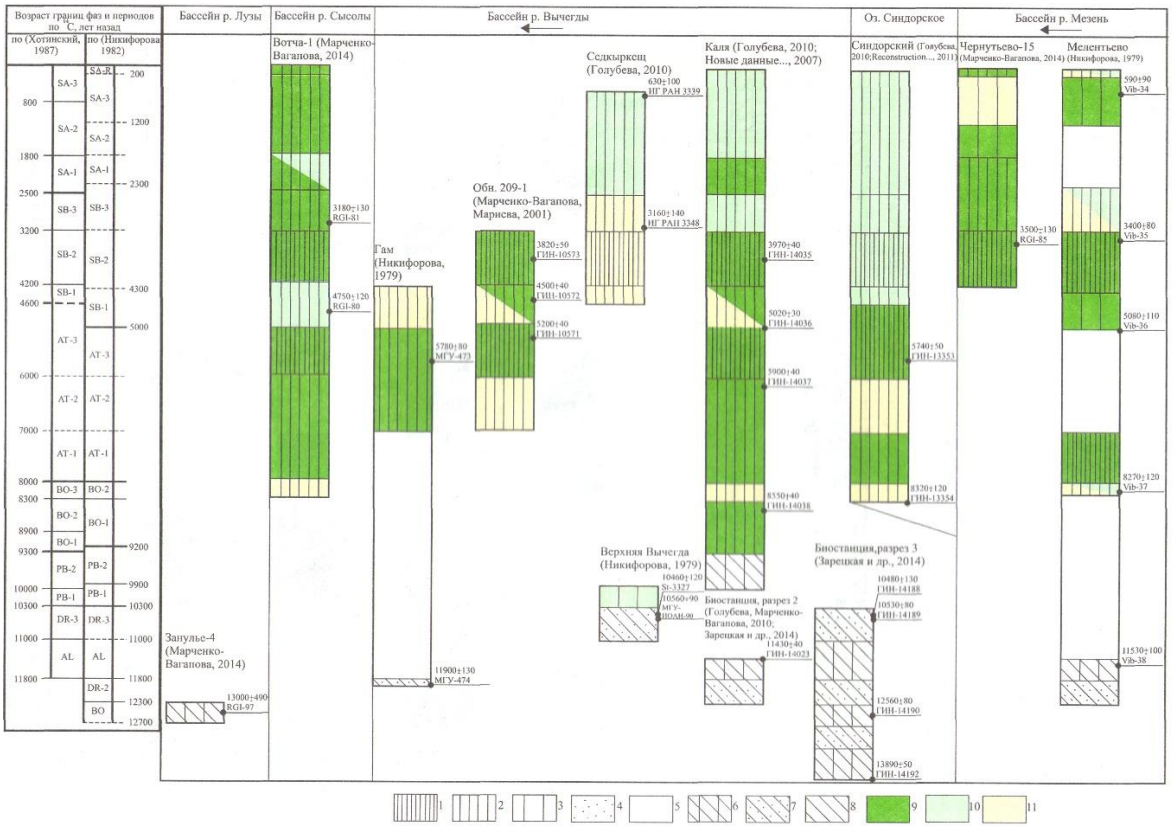


Рисунок 3.7 – Схема развития растительности по данным из опорных разрезов позднеледниковья и голоцена в Тимано-Печоро-Вычегодском регионе. Современные подзоны средней тайги (а) и северной (б) тайги [Андреичева и др., 2015].

1 – южная тайга, 2 – средняя тайга, 3 – северная тайга, 4 – лесотундра, 5 – тундра, 6–8 – перигляциальный комплекс растительности: 6 – с преобладанием редколесий, 7 – с преобладанием лесотундровых элементов, 8 – с преобладаниме тундровых элементов, 9 – темнохвойные леса (ель, пихта), 10 – светлохвойные леса (сосна), 11 – мелколиственные леса (береза).



Продолжение Рисунка 3.7, б

Средняя температура июля была около 17–18°С в южных и 16–17°С в северных районах, что на 1.5–2°С теплее, чем сейчас. Среднегодовые температуры были на 1.5–2.5°С выше современных. В конечной фазе суббореала (SB-3) снизилось участие широколиственных пород, кедра и пихты; летние средние температуры снизились на 1.5–2°С по сравнению с современными.

Субатлантический период (2500 – настоящее время). В первой фазе субатлантика (SA-1) в лесных сообществах снизилась доля ели и возросло участие сосны и березы. Средняя температура июля была холоднее, чем сейчас на 0.5°С на юге и 1–1.5°С – на севере. Средние температуры года были на 1–1.5°С ниже современных. В середине субатлантического периода (SA-2) широкое развитие приобрели темнохвойные леса. Этот период сопоставляют со средневековым климатическим оптимумом [Климанов, 1989]. В конце субатлантика произошло похолодание, в результате которого в составе лесных ассоциаций выросла роль березы, а на севере увеличилась площадь, занятая березовыми редколесиями.

Современный климат региона определяется близостью Северного Ледовитого океана, относительной удаленностью от Атлантики, сильным влиянием арктических

воздушных масс и воздействием циклонов. На большей части территории господствует умеренно-холодный (бореальный) климат с продолжительной и довольно суровой зимой и коротким, но сравнительно теплым летом [Овчинникова, 1964].

Зональные изменения климата происходят постепенно, но выражены довольно четко. Летом повышение температуры воздуха идет с севера на юг: в Воркуте средняя температура июля 8–10ºС, а на крайнем юге – 18ºС. Зимой температура воздуха зависит главным образом не от солнечного тепла, а от переноса тепла воздушными массами, и потому падение температуры происходит с запада на восток – по мере удаления от Атлантики. Средняя температура января на западе около – 15ºС, в Полярном Предуралье –-20ºС. Вторжение холодным масс воздуха с севера и востока может вызвать понижение температуры до –40ºС и даже –50ºС.

Климат региона избыточно влажный; годовое количество осадков превышает величину испаряемости; в среднем осадков выпадает более 400 мм (на западном склоне Урала – до 1000 мм).

Крайняя северная часть лежит в зоне тундры и лесотундры, остальная – относится к таежной зоне. Здесь представлены все подзоны тайги – северная, средняя и южная. Наряду с зональными (широтными) различиями физико-географических условий, наблюдаются и изменения в направлении с запада на восток – усиливается континентальность климата и возрастает роль сибирских элементов в биоте [Исаченко, 1964].

Отличительной особенностью климата изучаемого региона, как в неоплейстоцене, так и в современную эпоху, является избыточное увлажнение. Эта особенность ярко проявляется сейчас по данным инструментальных наблюдений и реконструируется в позднем неоплейстоцене по многочисленным прямым и косвенным признакам. По палинологическим данным [Дурягина, Коноваленко, 1992; Андреичева и др., 2015] часто реконструируются ландшафты с участием лесной растительности, что является одним из признаков существенно большего увлажнения в отличие, например, от степных условий, а также широкое развитие осок и других гидрофильных видов. В составе и структуре микротериофауны и в неоплейстоцене и в современных сборах погадков и в отловах часто доминирует сибирский лемминг – криогидрофильный вид. Одним из важных косвенных признаков избыточного увлажнения в прошлом являются изотопные характеристики костных остатков позднечетвертичных крупных

млекопитающих северо-востока Европы. По сравнению с данными из Западной Европы, Сибири и Аляски они оказались заметно более легкими по азоту в коллагене костей, что свидетельствует об обитании в относительно гумидном климате с растительностью, произраставшей на кислых почвах [Силаев и др., 2016; Silaev et al., 2017].

4. Методы исследований

Изучение разрезов местонахождений при проведении полевых работ проводилось по общепринятым методикам [Методическое руководство…, 1955; Методы изучения…, 1957; Методическое руководство…, 1987]. Проводилось детальное послойное описание разрезов и отбор образцов на палинологический и другие виды анализов. Раскопки и извлечение остатков мелких млекопитающих осуществлялись по стандартным методикам. Рыхлые отложения вскрывались участками по отдельным условным горизонтам мощностью не более 10см и затем промывались в воде на ситах с размером ячеи 0.6–1.0 мм. Смесь костей и обломков породы, полученная после промывки, высушивалась и из нее вручную выбирались остатки позвоночных.

Фаунистические реконструкции делались, в основном, на пещерном материале, т.к. в этих первичных ориктоценозах в максимально возможной полноте воспроизводятся естественные сообщества (см. Главу 5 Местонахождения ископаемых остатков…). Однако, даже в этом случае остро стоит проблема соответствия доли вида в ориктоценозе его доле в составе зооценоза. Считается, что обычно в составе ископаемого ценоза (ориктоценоза) будут преобладать остатки обитателей открытых пространств, т.к. они более заметные и уязвимые для пернатых хищников, являющихся основным агентом накопления костных остатков [Смирнов и др., 1990].

Здесь уместно рассмотреть такой момент, как зависимость количества найденных видов в ориктоценозе от количества остатков. Этот аспект очень важен в методическом плане, так как влияет на точность палеофаунистических реконструкций. То, насколько полно определен видовой состав локальной фауны, сильно зависит от ее структуры, т.е. характера распределения долей видов, доминирования отдельных таксонов [Смирнов, Садыкова, 2003]. При одном и том же количестве остатков, доли видов могу быть примерно равными или остатки одних видов могут преобладать над другими. Естественно, что в случае неравномерного распределения понадобится намного больший объем материала для того, чтобы обнаружить редкие виды. В работе Н. Г. Смирнова и Н. О. Садыковой [2003] приводятся данные о том, что для обнаружения семи видов при относительно равномерном распределении остатков 10 видов (45% приходится на два вида и 55% –

на восемь) требуется всего 20 зубов. В случае крайне неравномерного распределения остатков – 90% принадлежит двум видам, требуется 92 зуба. Для обнаружения не семи, а девяти видов необходима выборка уже в 115 и 255 моляров соответственно.

Опыт работ Н. Г. Смирнова в России на местонахождениях микромаммалий позднего валдая показывает, что повторяющиеся, надежные характеристики состава ориктоценозов получаются при наличии в материале тысячи моляров (общее количество) или минимальном количестве особей не меньше 100 [Смирнов, Садыкова, 2003]. Для обнаружения редких видов требуется разное количество материала. Иногда единичные остатки редких видов обнаруживаются среди полутора тысяч зубов, а в некоторых случаях и нескольких тысяч, что хорошо заметно и на материале данной работы, например, из местонахождения Седью-1. Здесь два зуба выхухоли были обнаружены среди более чем 4000 зубов грызунов.

Доля вида в составе фауны подсчитывается разными способами. Чаще всего используют общее количество зубов или минимальное количество особей (minimal number of individuals, MNI), которое обычно рассчитывается по максимальному количеству одноименных элементов (зубов). Как правило, используются те зубы, по которым надежно проводится видовая диагностика, например, первый нижний моляр у *Microtus* и др. Иногда проводится процедура коррегирования, т.к. у разных групп число зубов на одной стороне черепа неодинаково. Для этого делят общее число зубов на число зубов у одной особи вида на одной стороне черепа. В настоящей работе изменение состава микротериофауны в пространстве и во времени анализировалось по общему количеству моляров. Ввиду того, что у отдельных видов определению поддаются только первые нижние коренные зубы (род серых полевок в широком смысле), то для расчета всех зубов каждого вида полевок зубы, определенные как *Microtus* sp., распределялись по видам в соответствии с распределением первых нижних коренных.

Под локальной фауной понимается список таксонов из отложений одного слоя (нескольких условных горизонтов) [Смирнов, 2003].

Различные виды мелких млекопитающих, в зависимости от их доли в составе ориктоценоза, объединялись в пять групп [Кузякин, 1962; Малеева, 1983; Смирнов и др., 1990]: 1) очень многочисленные (30% и более); 2) многочисленные (от 10 до 29.9%); 3) обычные (1-9.9%); 4) редкие (0.2-0.9%); 5) очень редкие (менее 0.2%).

При описании морфологии моляров грызунов использовалась терминология, предложенная ван дер Мюленом [Meulen, 1973; Тесаков, 2004; Бородин, 2009] (Рисунок 4.1). Если передняя непарная петля (лопасть) имеет относительно большой размер, то она обозначается AL (anterior lobe), если же она небольшого размера, то AC (anterior cap). Тоже и для задних лопастей – PL (posterior lobe) и PC (posterior cap) [Nadachowski, 1982; Бородин, 2009]. Нумерация треугольных лопастей на втором и третьем верхних зубах начинается с T2 [Бородин, 2009].

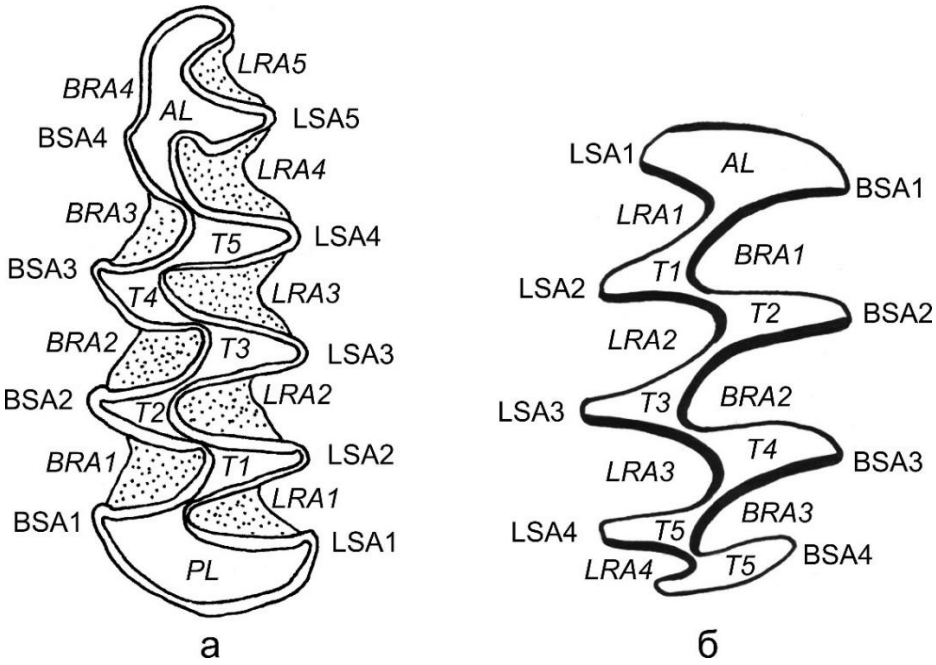


Рисунок 4.1 – Обозначения элементов жевательной поверхности моляров полевок.

а – первый нижний коренной зуб узкочерепной полевки *Microtus gregalis*,

б – первый верхний коренной зуб копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus*.

T1, T2 и т.д. – дентиновые поля (треугольники, треугольные петли, lobes) жевательной поверхности; AL (anterior lobe) – передняя непарная петля (лопасть); PL (posterior lobe) – задняя непарная петля (лопасть); BRA (buccal reentrant angle) – буккальный (щечный, лабиальный, наружный) входящий угол; BSA (buccal salient angle) – буккальный (лабиальный, наружный) выходящий угол; LRA (lingual reentrant angle) – лингвальный (внутренний) входящий угол; LSA (lingual salient angle) – лингвальный (внутренний) выходящий угол.

Общая длина и ширина измерялись по стандартной схеме (Рисунок 4.2). Морфологически сходные и труднодиагностируемые виды полевок – Миддендорфа и темной разделялись нами по методике, описанной Н. Г. Смирновым с соавторами [1997].

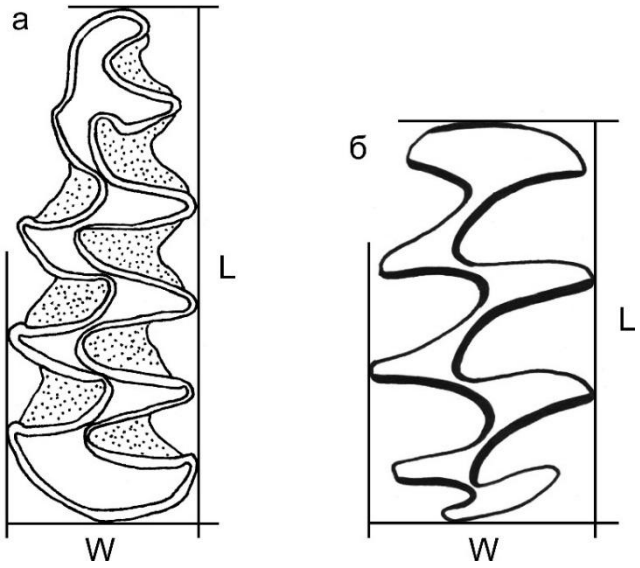


Рисунок 4.2 – Схема промеров зубов полевок. а – первый нижний коренной зуб узкочерепной полевки, б – первый верхний коренной зуб копытного лемминга.

Моляры трех видов родов *Craseomys* и *Myodes* идентифицировались согласно методу, предложенному А. В. Бородиным с соавторами [2005].

Для описания морфологии Lemmini, копытных леммингов и узкочерепной полевки использовались особые измерения или подсчет частот морфотипов, описания которых для удобства приводятся в Главе 6 Особенности морфологии видов….

Размеры измерялись только у взрослых животных. Морфотипические особенности узкочерепных полевок отмечались у моляров, как взрослых, так и ювенильных особей, т.к. форма жевательной поверхности узкочерепных полевок не изменяется с возрастом [Markova et al., 2013].

Измерения зубов проводились с помощью окуляр-микрометра в бинокулярном микроскопе МБС-10. Измерения углов выполнялись по фотоизображениям.

Морфологические исследования изменчивости размерных и морфотипических признаков важнейших групп грызунов – Lemmini, копытных леминго в и узкочерепной полевки проводились совместно с д.б.н. А. Ю. Пузаченко (ИГ РАН, г. Москва). А. Ю. Пузаченко выполнил статистическую обработку данных и принимал

значительное участие в обсуждении результатов исследований. Многомерные статистические методы использовались как для анализа частот фенов при изучении морфологии, так и при фаунистических исследованиях.

Для данных морфологических исследований использовались следующие варианты статистической обработки. Для «нормализации» распределения частот встречаемости фенов проводили арксинусное преобразование по формуле [Anscombe, 1948; Green, Suchey, 1976; Васильев и др., 2007]: $\Theta = \arcsin(1 - 2(\frac{f + 3/8}{n + 3/4}))$, f – число встреч фена, n – число наблюдений.

В первом варианте анализа определяли фенетические дистанции (MMD – mean measure of divergence) между всеми выборками по формулам, предложенным Хартманом [Hartman, 1980]. Для каждой величины MMD рассчитывалось усредненное среднеквадратическое отклонение (MSD – mean standard deviation) по формуле Съевольда [Sjøvold, 1977] для оценки статистической значимости фенетических дистанций [Васильев и др., 2007].

Матрица MMD обрабатывалась методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS – Non-metric MultiDimensional Scaling). Достаточное число осей NMDS определялось по схеме, предложенной в работах А. Ю. Пузаченко [2001] и И. Ф. Куприяновой с соавторами [2003].

Оси NMDS задают евклидово пространство. Дистанции между выборками в этом пространстве использовали для построения классификационных (NJ) деревьев [Saitou, Nei, 1987].

Анализ фаунистических данных также проводился с применением многомерных статистических методов [Ponomarev et al., 2013]. При этом исходили из того, что сами сообщества являются сложными объектами, структура которых сформирована под воздействием большого числа природных факторов в разных соотношениях и среди этих факторов зачастую трудно выделить решающие, особенно если это касается экосистем, не имеющих современных природных аналогов, таких как плейстоценовые «мамонтовые» степи (тундро-степи). Локальные сообщества могут быть описаны через варьирование их признаков, которыми выступают частоты остатков входящих в них видов.

Исходные данные представлены в виде частот (%) встречаемости таксонов в местонахождениях. Для каждого местонахождения провели арксинусное преобразование (Фишера) данных по формуле $\varphi^R = 2\frac{\pi}{180^\circ}\arcsin\sqrt{p}$, где p – доля таксона ($0<p\leq1$) [Плохинский, 1970]. Это преобразование несколько повышает вес редких и малочисленных видов, вероятность обнаружения которых в процессе раскопок при прочих равных ниже, и понижает вес массовых видов. Трансформированные данные обрабатывались методом главных компонент.

Во втором варианте анализа вычисляли попарные дистанции между всеми местонахождениями. Рассчитывали дистанции Евклида и ранговые корреляции Кендалла. Матрицы дистанций использовали как исходные данные в процедуре неметрического многомерного шкалирования (МШ) [Kruskal, 1964; Davison, Jones, 1983; James, McCulloch, 1990]. Метод МШ является непараметрическим аналогом метода главных компонент.

Метод главных компонент и МШ применяются для описания отношений между объектами исследования в пространстве признаков небольшой размерности, задаваемом ортогональными переменными («факторами») – главными компонентами или осями МШ. В обоих вариантах анализа оптимальное число факторов определялось по методу, предложенному в работе А. Ю. Пузаченко [2001] для МШ.

В тексте аббревиатурой PC обозначены главные компоненты. Оси МШ, полученные на базе евклидовых дистанций обозначаются буквой E, ранговых корреляций Кендалла – K.

Радиоуглеродные датировки калибровали в компьютерной программе «Calib» (http://calib.qub.ac.uk/calib/), используя шкалу intcal09 [Reimer et al., 2009].

5. Местонахождения ископаемых остатков четвертичных мелких млекопитающих Европейского Северо-Востока

5.1. Тафономия местонахождений

Тафономические исследования на современном этапе представляют собой весьма развитую отрасль палеобиологии. Они включают уже целый ряд направлений от выявления собственно агента накопления остатков, их пространственно-временной однородности до микробиологического, биогеохимического, в том числе экспериментального, изучения случаев уникальной сохранности отдельных клеток. В практике четвертичной палеозоологии в задачи тафономического исследования входит, в основном, установление природы фактора концентрации костей, степени различий между биоценозом (сообществами живых существ) и ориктоценозом (совокупности ископаемых в горной породе), случаев смешения разновозрастных комплексов. Такие работы особенно важны в методическом плане, так как, раскрывая аспекты избирательности в накоплении костных остатков, они являют собой очень важное промежуточное звено – «мост» между геологическим прошлым и настоящим, ценные сведения, демонстрирующие, насколько точно фоссильные данные воспроизводят естественные сообщества. Впервые в основных чертах процесс формирования захоронений был описан И. А. Ефремовым [1950], а в отношении мелких млекопитающих позднего кайнозоя, он был значительно уточнен и детализирован в работах таких крупных отечественных исследователей, как И. М. Громов [1961], А. К. Агаджанян [1979, 2009], Н. Г. Смирнов [Смирнов и др. 1986, 1990; Смирнов, Садыкова, 2003] и др.

Накопление костных остатков мелких млекопитающих происходит, в основном, в норах (логовах) хищников или вблизи них, в местах отдыха (“присадах”) или гнездах хищных птиц, колоний неспециализированных хищников типа чаек и на участках многолетних колоний грызунов [Агаджанян, 2009]. Если в дальнейшем такие скопления не подвергались размыву и переотложению, то они формируют первичные (автохтонные) захоронения, что случается относительно редко. Чаще всего встречаются местонахождения вторичного типа, иногда образованные из первичных в результате разного рода процессов размыва временными и постоянными потоками, осыпания и др. В результате костные остатки могут транспортироваться относительно далеко от места гибели животных, переотлагаясь при этом не один раз. Такое генетическое чередование

костеносных фаций, обычно завершается дельтовыми и лагунными прибрежно-морскими осадками, где происходит окончательное накопление костей. Кроме того, вторичные (аллохтонные) местонахождения чаще формируются не за счет размыва и переотложения первичных ориктоценозов, а в результате концентрации их рассеянных остатков после естественной гибели зверьков русловыми и склоновыми процессами или волноприбойной деятельностью по берегам водоемов [Гуслицер, 1979; Агаджанян, 1979, 2009; Смирнов и др., 1986].

5.1.1. Сохранность костных остатков мелких млекопитающих и ее оценка

Предваряя рассмотрение различных типов местонахождений микромаммалий в регионе, уместно привести краткие сведения об одном из подходов к описанию сохранности костных остатков в ориктоценозе, разработанном Н. Г. Смирновым с соавторами [1986] и применяемым предшественниками для тафономического анализа ряда местонахождений Европейского Северо-Востока [Кочев, 1993]. Данный подход представляется весьма продуктивным, позволяющим делать выводы о степени однородности ископаемых комплексов и степени соответствия ориктоценозов первичным природным сообществам.

Суть метода заключается в расчете ряда показателей сохранности и сравнении их для каждого местонахождения с эталонными данными, в качестве которых выступали первичные танато- и ориктоктоценозы: скопления погадок на присадах хищных птиц в тундровой зоне, отложения у входа в лисью нору на Среднем Урале, скопления разрушенных погадок на поверхности пола или в рыхлых отложениях скальных ниш на Южном Урале.

1. *Равномерность сохранности щечных зубов (I).* Этот показатель рассчитывается как средняя доля каждого зуба к числу экземпляров того зуба, который находится в максимальном количестве. Вычисляется по формуле:

$I = \frac{\Sigma Xi}{n-1}$, где I – показатель равномерности сохранности щечных зубов, Xi – процент количества каждого щечного зуба от суммы наиболее многочисленного моляра, n – количество коренных зубов у данного вида на одной стороне. Показатель изменяется от 0% если найдены остатки только одного зуба, например, M2, до 100% если все моляры в одинаковом количестве.

2. *Средний процент нижних моляров в челюсти (K).* Рассчитывается доля каждого нижнего моляра, находящегося в челюсти, от общего количества экземпляров данного

зуба. Затем эти цифры суммируются по всем нижним зубам, делятся на количество зубов в челюсти и получается окончательная величина. Показатель демонстрирует насколько хорошо сохранились нижние зубы в челюстях. У полевок первыми обычно выпадают m3, немного крепче держатся m2, а прочнее всего сидят m1 [Смирнов и др., 1986].

3. *Средний процент верхних щечных зубов в челюсти (L)* рассчитывается аналогично предыдущему показателю.

Кроме перечисленных индексов, Н. Г. Смирновым и др. [1986] были предложены еще четыре показателя: процент количества лопаточных, плечевых и пяточных костей от количества m1, а также процент резцов с режущей гранью от общего количества резцов. При характеристике ископаемых сообществ Тимано-Североуральского региона использовались только три первых индекса: равномерность сохранности и доли зубов в челюстях [Кочев, 1993].

Авторы методики применили ее для анализа того, как изменялась сохранность костей при переходе от танатоценозов (скопления погадок), через первичные “эталонные” ориктоценозы (верхние части разрезов рыхлых отложений скальных ниш) к вторичным аллювиальным ориктоценозам в Западной Сибири и для выявления различий в сохранности костей разных видов внутри одного местонахождения. Отметим наиболее важные выводы этого интересного исследования. Во-первых, суммарные показатели для танатоценозов оказались значительно ниже теоретически максимально возможных. Это говорит о том, что уже на этапе образования скоплений (не захоронений) многие элементы скелета теряются или разрушаются. Причем, такая достаточно существенная потеря представлялась достаточно неожиданной, потому что речь шла не о трупах зверьков, рассеянных по поверхности, а о погадках хищных птиц, из которых часто формируются вторичные аллювиальные местонахождения. Следует отметить довольно высокие показатели равномерности сохранности моляров (50–90%), так как кости не подвергаются транспортировке, но процент зубов в челюстях (особенно верхних моляров) заметно снижается. Этот показатель варьировал от 90 до 60% в погадках из тундровой зоны и от 90 до 30% в погадках из скальных ниш Южного Урала. Из этих данных был сделан вывод о том, что процесс разрушения остатков начинается с разрушения черепа и выпадения зубов из верхних челюстей, затем выпадают зубы из нижних, причем первым теряется третий моляр.

При переходе от танатоценозов к захоронениям такие показатели, как сохранность плечевых костей, лопаток, пяточных костей и резцов остались практически

неизменными. Резко изменилась сохранность моляров – уменьшилась доля зубов в челюстях: верхних – 3–17%, нижних – 27–43%.

Изучение особенностей сохранности костей у разных видов показало, что сохранность значительно варьирует, что связано, вероятно, с размерами животных. Так, остатки более крупных зверьков разрушаются медленнее, чем мелких. Например, различия в сохранности *Lemmus* и *Craseomys-Myodes* (*Clethrionomys*) достигают в сумме 30%. Самый главный вывод из этого исследования заключается в том, что при выяснении причин неоднородной сохранности ископаемых всегда необходимо помнить о разной устойчивости остатков разных родов к разрушению. В общем случае кости *Craseomys-Myodes* разрушаются сильнее других, *Microtus* несколько меньше, а лемминги меньше всех.

Здесь же важно отметить, что не только сохранность костей различается у разных групп грызунов, но и их окрашенность. Цвет костей может варьировать из-за пестроты окраски вмещающей породы, что нередко случается, а также вследствие весьма различной проницаемости скелетных тканей разных видов для веществ, вызывающих окраску. Так, сильнее других окрашиваются зубы копытных леммингов, а самыми бледными остаются моляры рыжих полевок, что связано с соотношением эмали и дентина в зубах [Смирнов, Садыкова, 2003].

Что касается аллювиальных местонахождений, то суммарный индекс сохранности колеблется от 10 до 30%, равномерность зубов варьировала от 30 до 90%, а процент зубов в челюстях – от 0 до 40%. Таким образом, показатели сохранность костных остатков во вторичных ориктоценозах уменьшаются по сравнению с танато- и тафоценозами (первичными ориктоценозами). В первую очередь, уменьшается доля зубов в челюстях, часто до 0, интегральный показатель в среднем составляет около 15–20%.

Рассмотренная методика описания сохранности костей применялась и для тафономического анализа местонахождений, исследуемых в настоящей работе [Кочев, 1993]. В данном случае, рассчитывались не все показатели, а только три первых, связанных с сохранностью щечных зубов. Результаты этой работ приведены в Таблице 5.1.

Таблица 5.1 – Показатели сохранности моляров грызунов из местонахождений северо-востока Европы [Кочев, 1993]

Местонахождение	Род	*I*	*K*	*L*	*F**
Гавриловка	*Dicrostonyx*	34	4	0	13
	Lemmus	58	0	2	20
	Microtus	30	0	0	10
Б. Слуда	*Dicrostonyx*	46	4	14	19
	Lemmus	54	0	0	18
	Microtus	39	0	4	14
Акись	*Dicrostonyx*	48	1	11	20
	Lemmus	39	0	49	29
Чулей	*Dicrostonyx*	39	0	0	13
	Lemmus	27	0	0	9
Лая-3	*Dicrostonyx*	30	1	35	22
	Lemmus	49	0	24	24
Лая-4	*Dicrostonyx*	43	15	35	31
	Lemmus	23	2	18	14
Серчейю-1	*Dicrostonyx*	55	0	0.3	18
	Lemmus	42	3	15	20
Куръядор	*Dicrostonyx*	61	0	43	35
	Lemmus	44	11	9	21
	Microtus	40	4	10	18
Медвежья пещера, культурный слой (бурый сугл. Б)	*Dicrostonyx*	46	25	3	25
	Lemmus	68	7	0.6	25
	Microtus	49	27	5	27
Шапкина-1	*Dicrostonyx*	49	9	3	20
	Lemmus	66	0	0	22
	Microtus	25	0	0	8
Рябово	*Dicrostonyx*	64	0	1	21
	Lemmus	65	0	2	23
	Microtus	22	0	2	8
Современные (материал из погадок)	*Dicrostonyx*	68	32	20	40
	Lemmus	72	25	17	38
	Microtus	61	31	11	35

* усредненный показатель, рассчитываемый как среднее арифметическое от трех других, $F = (I + K + L)/3$.

5.1.2. Пещерные местонахождения

Этот тип ориктоценозов, наряду с аллювиальными местонахождениями, в регионе изучен достаточно подробно. Среди пещерных ориктоценозов следует различать местонахождения, концентрация костных остатков в которых происходила за счет деятельности пернатых хищников и/или млекопитающих от стоянок человека в

пещерах. Каждый из этих ориктоценозов имеет свою специфику, заметную особенно на материале крупных маммалий, которая, однако, далеко не всегда проявляется в сохранности костных остатков мелких млекопитающих. Кроме особо оговоренных случаев, под пещерными ориктоценозами здесь понимаются местонахождения скальных ниш, гротов и пещер, где кости накапливались в результате деятельности хищных птиц и, в редких случаях, млекопитающих. Детальные сведения о тафономии таких местонахождений имеются в работах И. М. Громова [Громов, Парфенова, 1950, 1951; Громов, 1961], Н. Г. Смирнова [Смирнов и др., 1990; Смирнов, Садыкова, 2003] и других отечественных и зарубежных специалистов [Mayhew, 1977; Оводов, 1979; Andrews, 1990 и др.].

Пещерные ориктоценозы являются первичными, кости в которых не транспортировались от места захоронения. Кроме того, они характеризуются тем, что остеологический материал накапливается в них, как правило, или на месте гибели животного или вблизи него. Возраст их, как правило, не древнее позднего неоплейстоцена. Костные остатки накапливаются в результате деятельности хищных птиц и млекопитающих, которые используют сухие, защищенные карстовые полости или карнизы в качестве присад, логов или гнезд. Хотя некоторые исследователи [Оводов, 1979] ставят под сомнение деятельность хищных птиц как основного агента накопления костей, многочисленные наблюдения, как автора, так и коллег показывают, что погадки в значительных количествах концентрируются в нишах, гротах и т.п., что явно со временем привет к их попаданию в отложения. Ископаемые остатки, как правило, хорошей сохранности, чему способствуют благоприятные условия консервации костных тканей (плохая аэрация, высокая карбонатность пород, отсутствие значительных перепадов температуры, относительно постоянная влажность).

Концентрация костей в отложениях пещерных ориктоценозов достигает иногда колоссальных значений. Достаточно часто встречаются породы, буквально состоящие только из костей мелких млекопитающих с примесью остатков других позвоночных. Скорость осадконакопления во входных частях или предвходовых площадках карстовых полостей изменяется в значительных пределах от 0 до 100 см, но в среднем примерно одинакова и составляет около 10 см за тысячу лет, что соответствует одному элементарному образцу [Смирнов, Садыкова, 2003].

Несмотря на то, что кости в этих местонахождениях находятся в первичном залегании, с тафономической точки зрения пещерные захоронения представляют более сложные объекты по сравнению с ориктоценозами открытого типа, даже вторичными. Дело в том, что наряду с абиотическими факторами, в накоплении костей принимают участие биотические, причем степень влияния последних гораздо более значительна. К абиотическим факторам, влияющим на формирование ориктоценозов пещерного типа, относятся антропогенные и разного рода геологические факторы (гидрогенные, ледово-мерзлотные и др). Среди биотических факторов выделяются пищевая деятельность пернатых и четвероногих хищников, которая сама является сложной характеристикой, зависящей от большого числа факторов, а также троглофильное поведение животных, направленное на поиски места зимовки, или просто проявление исследовательского инстинкта [Оводов, 1979]. Деятельность любого агента формирования местонахождения сопровождается определенной выборочностью. В случае, когда пещерный танатоценоз формируется за счет хищников, выборочность накопления зависит от вида хищника и спектра его питания, доступности добычи, предпочитаемости корма, особенности биологии жертв (колебания численности), а кроме того, от природной зоны, окружающих биотопов, сезона года, а также условий среды, в которой находились кости.

Так, например, в работах И. М. Громова [1961] и Н. Г. Смирнова [Смирнов и др., 1990; Смирнов, Садыкова, 2003] было показано, что пернатые хищники облавливают территорию очень «основательно», так что в их погадках встречаются практически все, даже самые редкие виды. Естественно, что соотношение остатков не отражает относительную численность видов в природе, а именно, всегда оказывается завышенной доля видов открытых местообитаний, по сравнению с сомкнутым древостоем. Другим важным фактором, влияющим на соотношение остатков, является доступность добычи, когда отлавливаются, например, более крупные виды, независимо от того, как изменяется численность всех видов в спектре питания, что также приводит к искажениям в структуре ископаемых сообществ, по сравнению с естественными. Сравнение данных изучения содержимого погадок, с результатами отловов зверьков канавками и субфоссильных материалов из отложений скальных ниш, где долгие годы наблюдалось гнездование филина, показало, что в погадках и отложениях велика доля относительно крупных жертв (белка и ондатра). Погадки накапливаются в годы

успешного гнездования филина, которые совпадают с пиками численности видов добычи, а так как вспышки численности у разных видов не совпадают, то в целом, в элементарном образце усредняется структура локального животного населения [Смирнов, Садыкова, 2003].

Существует и другой важный аспект выборочности накопления остатков хищными птицами, детально рассмотренный в работе Н. Г. Смирнова и Н. О. Садыковой [2003]. Он связан со смешением в элементарном образце ископаемых из районов, разнородных территориально, например, включающих речные долины и залесенные междуречья. Наличие разнообразных биотопов может приводить к тому, что в погадках, а затем и в отложениях разных, но близко расположенных местонахождений будут накапливаться различающиеся комплексы остатков. В дальнейшем при интерпретации таких материалов будет остро стоять вопрос об объединении их в одну локальную фауну, если нет точных изотопных датировок.

Так, например, на Северном Урале в двух позднеголоценовых местонахождениях Шежим и Пихтовка, удаленных на несколько километров друг от друга, были найдены остатки видов типичной таежной фауны. Доли остатков видов микроразмерной группы (*Microtus, Craseomys, Myodes*) почти не различались. Основные отличия этих субфоссильных сообществ наблюдались в соотношении остатков видов мезоразмерной группы – белки и водяной полевки. В Пихтовке доля остатков водяной полевки составляла 50%, белки – 16.5%. В ориктоценозе Шежима доминировала белка – 30%, а водяная полевка составляла всего 10.7%. То есть по данным материалам четко выделяется два типа ориктоценозов: один с доминированием белки, а второй – водяной полевки. Наиболее вероятно, что такие отличия отражают особенности охоты филина над двумя типами участков: лесистые склоны каменных гряд и пойменные участки с луговой и околоводной растительностью. Безусловно, такого рода случаи, обусловленные не временной, а территориальной неоднородностью материала, очень важно различать [Смирнов, Садыкова, 2003].

Выше было показано (раздел 5.1.2.) как изменяется сохранность зубов мелких млекопитающих в погадках и захоронениях, образующихся на их основе. Если же рассматривать сохранность всего комплекса остатков, формировавшегося за счет разложения погадок хищных птиц, то в качестве примера такого местонахождения можно взять грот Пижма-1, расположенный в зоне средней тайги. Среди мелких

млекопитающих здесь преобладают грызуны, среди крупных – заяц. Встречаются остатки песца, лисицы, *Martes* sp., мелких куньих и даже единичные кости северного оленя. Остатки зайца представлены всеми элементами скелета, а наиболее многочисленны изолированные зубы, позвонки, ребра и фрагменты черепа. Раздробленность костей относительно невысока, при этом заметна относительно большая доля целых позвонков, метаподий, фаланг и тазовых костей. Следы воздействия пищеварительных ферментов встречаются примерно на двух процентах костей.

Остатки белки также представлены всеми элементами скелета. Преобладают изолированные зубы, фаланги, метаподии и позвонки. Раздробленность костей невысокая. Среди крупных трубчатых костей встречаются целые экземпляры, но большинство представлены диафизами, диафизами с одним из концов или не с приросшими эпифизами. Лопатки представлены целыми суставными впадинами. Среди тазовых костей найдены целые, но большинство представлено целыми acetabulum. Небольшая часть костей несет следы воздействия пищеварительных ферментов.

Грот Зверобой, расположенный в тундровой зоне, представляет пример местонахождения, которое формировалось совместно волком и пернатыми хищниками. В видовом составе фауны крупных млекопитающих преобладают остатки северного оленя, зайца и песца – видов, составляющих основу питания волка в тундре и лесотундре. Остатки зайца представлены всеми элементами скелета. Наиболее многочисленны изолированные зубы, позвонки, метаподии, мелкие кости и фаланги, а наименее многочисленны – плечевая, лучевая кости и нижняя челюсть. Кости сильно раздроблены. Большая часть целых костей осталась среди карпальных, тарзальных, сесамовидных костей и третьей фаланги. Позвонки, ребра, метаподии и тазовые кости представлены почти исключительно фрагментами. У бедренной и большеберцовой костей фрагменты преобладают над целыми эпифизами и диафизами. Среди плечевых и лучевых костей наблюдается большое количество целых эпифизов, которые, однако, в большинстве несут следы погрызов и действия пищеварительных ферментов.

Остатки песца представлены всеми элементами скелета и сильно раздроблены, а распределение элементов скелета этого вида схоже с таковым зайца-беляка.

Остатки северного оленя представлены всеми элементами скелета, за исключением грудины. Преобладают карпальные, тарзальные, сесамовидные, первая и

вторая фаланги, фрагменты метаподий, первая и вторая добавочные фаланги. Раздробленность костей очень высока. Так, фрагменты размером до 1 см составляют около 10%, от 1 до 3 см - около 80% и более 3 см - около 10%. Все неопределимые до вида кости имеют размер менее 3 см. Ребра, лопатка, центральная кость заплюсны, третья и вторая фаланги, позвонки и пяточная представлены почти исключительно фрагментами. Лучше всего сохранились мелкие кости. Крупные трубчатые кости представлены в основном фрагментами диафиза, которые образуются в результате разгрызания кости. Разная сохранность костей обусловлена их разной механической прочностью.

Очевидно, что кости крупных млекопитающих накапливались за счет волков. Что касается остатков грызунов, то они могли аккумулироваться как в результате жизнедеятельности волка, так и хищных птиц. Сохранность зубов мелких млекопитающих в этом ориктоценозе практически не отличается от других местонахождений в небольших карстовых полостях, где пернатые хищники были основным или единственным источником костных остатков. На этом основании можно заключить, что накопление костей грызунов и отчасти зайца, песца и мелких куньих происходило за счет разложения погадок.

По сохранности костного материала можно судить даже о том, дневными или ночными пернатыми хищниками оставлены погадки, за счет которых формировался ориктоценоз. Различия обусловлены способом поедания добычи и способностью дневных хищников ее переваривать, что в итоге приводит к существенным различиям в сохранности ископаемого материала [Mayhew, 1977]. Так, погадки сов отражают точное число добытых жертв, а кости в них имеют хорошую сохранность. Это связано с тем, что совы отрыгивают непереваренные остатки добычи сразу после поедания (проглатывания целиком). Некоторые виды сов не поедают верхнюю часть добычи, из-за чего в погадках отсутствуют челюсти. Совы, как считается, чаще отлавливают редкие виды [Mayhew, 1977].

Погадки дневных хищников содержат относительно небольшое количество костей из-за того, что они сначала разрывают добычу, и их более плохую сохранность из-за последующего переваривания. В одной погадке дневных хищников содержатся обычно остатки от 2 до 4 особей, в то время как у ночных хищников – одна особь [Mayhew, 1977]. Зубы и кости в погадках дневных хищников иногда хорошо сохраняются, но все

равно сильно отличаются от костей из погадок сов, тем, что они частично растворены и эродированы. В отличие от зубов из погадок ночных хищников (Рисунок 5.1, ж), у которых эмаль сохраняется блестящей и гладкой, зубы из погадок дневных хищников (Рисунок 5.1, в) имеют частично растворенную эмаль, шероховатую поверхность, матовый цвет и округлую форму [Mayhew, 1977].

Рассмотрим особенности сохранности зубов грызунов в пещерных местонахождениях региона на примере ориктоценозов Приполярного Урала [Кряжева, 2012]. Многие зубы разрушены точно так же, как зубы современных грызунов из погадок дневных и ночных хищников, найденных на Среднем Тимане и Приполярном Урале. При этом погадки собранные на Среднем Тимане в долине р. Печорской Пижмы и на Приполярном Урале в долине р. Кожима, содержали намного больше костей, чем зубов. Кости были практически неизмененные, зубы также в отличном состоянии без признаков эрозии с гладкой, блестящей эмалью (Рисунок 5.1, д, е).

В погадках собранных в долине р. Щугера на Приполярном Урале содержалось относительно большое количество зубов, (Рисунок 5.1, а, б, в), причем зубы были сильно подвержены эрозии, т.е. имели шероховатую поверхность, сглаженные углы, изолированные зубы часты имели округлую форму.

Следует так же отметить, что большинство погадок с Приполярного Урала содержат от трёх до четырёх особей на погадку, в то время как в погадках со Среднего Тимана – всего одна особь.

При этом, очевидно, что такие различия не связаны с механическим износом или растворением в породе, т.к. сохранились и мелкие, тонкостенные раковины гастропод, а зубы часто затронуты изменением только на жевательной поверхности, что характерно для моляров, находящихся в альвеолах во время переваривания [Mayhew, 1977].

5.1.3. Аллювиальные местонахождения

Аллювиальные местонахождения – одни из самых распространенных в регионе. Отличительные особенности ориктоценозов в аллювии, механизмы их формирования, поисковые признаки местонахождений описаны в работах Б. И. Гуслицера [1979], А. К. Агаджаняна [2009] и др. Выделяется несколько фаций аллювия, в которых часто встречаются кости мелких млекопитающих: в приустьевой и русловой частях небольших рек, прирусловом аллювии.

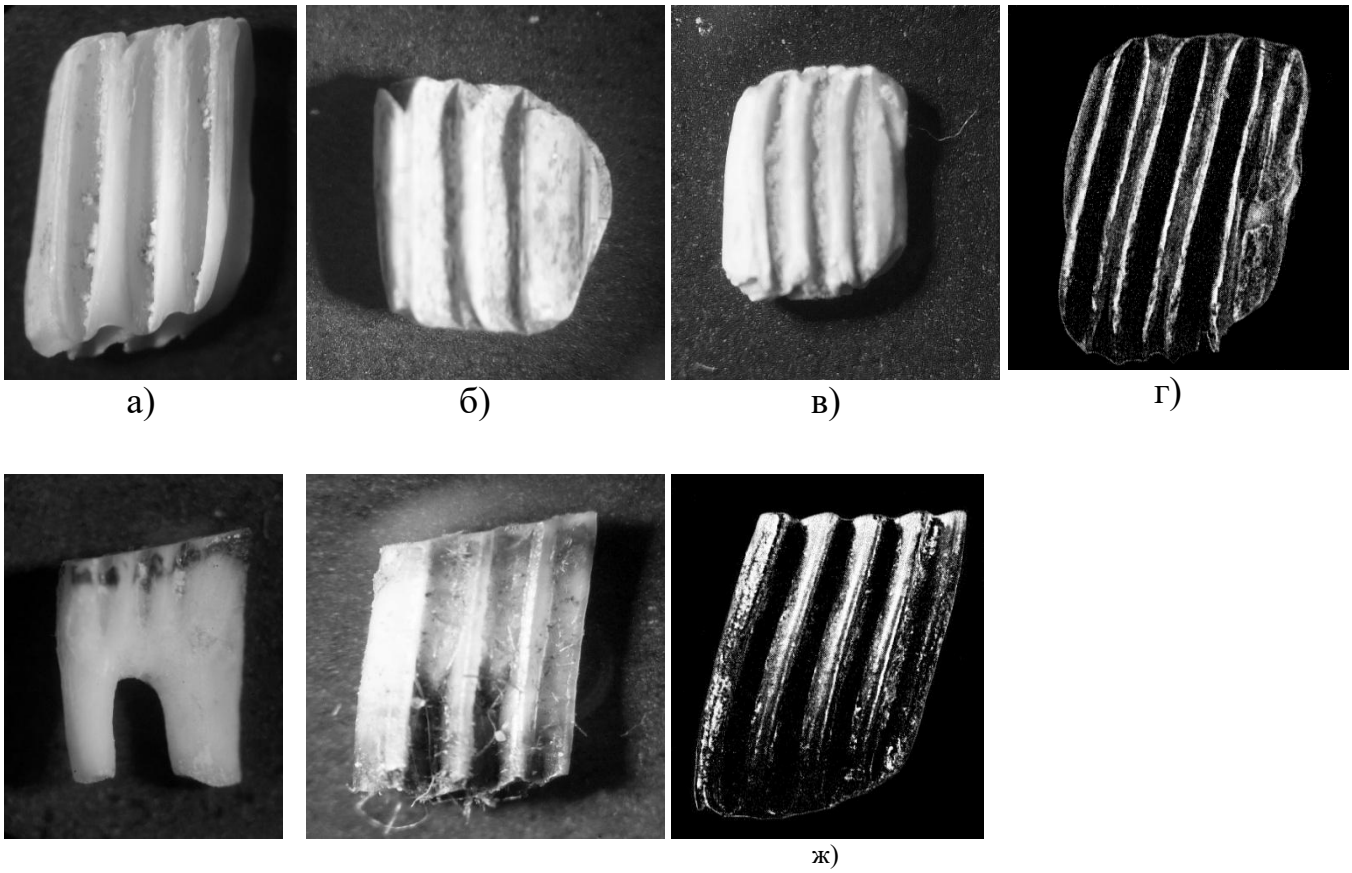


Рисунок 5.1 – Особенности сохранности зубов: из погадок дневных хищников – а, б, в (Приполярный Урал), г [Mayhew, 1977]; из погадок сов – д, е (Приполярный Урал), ж [Mayhew, 1977; Кряжева, 2012]

1. Нередко кости накапливаются в приустьевых частях небольших речек, в местах их впадения или в дельтовых отложениях. Тела мелких млекопитающих или погадки хищных птиц, рассеянные на береговых склонах в течение зимы, смываются весной и в паводок перемещаются в устье.

Здесь при слабом течении они тонули и захоронялись под осадком. Вероятно, летом при понижении базиса эрозии водоема, захоронения в устье перемываются течением или перерабатываются волнами, что приводит к укрупнению частиц осадка, но при этом костный материал не переносился на значительное расстояние или оставался на месте.

Для таких местонахождений характерны горизонтальная, реже косая слоистость. Костные остатки залегают в песчаных линзах, которые, в свою очередь, располагаются в более грубых гравийно-галечных отложениях, часто вместе с костями крупных

млекопитающих. Возможно, к этому типу захоронений относится местонахождение в верхнем горизонте Кипиево [Гуслицер, 1979].

2. В русловых отложениях небольших рек, в отличие от крупных водотоков, часто формируются богатые местонахождения костей, причем, чем *уже* долина и русло реки, тем выше концентрация ископаемого материала. Такая закономерность объясняется тем, что костные остатки, сносимые с берегов, сосредотачиваются на меньшей площади. Следует отметить, что в русловом аллювии крупных рек, таких как Печора, Волга костные остатки не только более редки, но и часто переотложены в силу масштабов русловых процессов и того факта, что в платформенном режиме крупные реки многократно перемывали и переоткладывали свои собственные породы [Горецкий, 1970].

Поисковыми признаками таких захоронений выступают: нечеткая горизонтальная, иногда однонаправленная косая слоистость, слабая сортированность породы, полимиктовый состав грубопесчано-гравийно-галечной фракции, средняя и слабая степень окатанности большинства обломков, окатыши глин, обломки каменного угля. Раковины пресноводных моллюсков, кости рыб и крупных млекопитающих встречаются нечасто. Как правило, костеносные галечные породы встречаются в понижениях кровли основных морен. По-видимому, здесь скапливаются грунтовые воды, что способствует консервации костей. Самые высокие концентрации костей встречаются в прослоях менее грубого материала (гравийные пески с косой слоистостью).

Местонахождения такого типа известны в русловых галечниках ряда обнажений северных рек: Лаи и Серчейю. Кроме того, перестройка речной сети, глубинная и боковая эрозия крупных рек приводят к тому, что в их обнажениях выступает русловой аллювий мелких палеорек. К такому типу принадлежат захоронения Акись, Гавриловка и Рябово.

По мнению Б. И. Гуслицера [1979] чаще всего встречаются местонахождения костей мелких млекопитающих в отложениях прирусловой фации аллювия, представленной песчаными породами. Такого рода захоронениями являются местонахождения Нижний Двойник и нижний горизонт Кипиево.

Поисковыми признаками таких захоронения являются крупная однонаправленная косая слоистость, среднезернистый песчаный состав основной части породы; грубопесчано-мелкогравийный состав костеносных косых слойков, примесь гравия,

глинистых окатышей, обломков каменного угля, реже растительного детрита, окатышей торфа и фрагментов раковин моллюсков.

Обобщая характерные признаки костесодержащих аллювиальных пород, следует отметить, что гидродинамическая крупность минеральных частиц таких отложений примерно соответствует крупности костей грызунов. К числу этих пород относятся косослоистые крупнозернистые пески с мелким гравием, образующие линзы и прослои в толщах более грубых (галечные) или более тонкозернистых отложений. В случае более грубого матрикса, скорость потока уменьшается и кости оседают, а в противном случае размываются относительно мелкодисперсные породы. Наивысшие концентрации костей наблюдаются в косослоистых песчано-гравийных породах, содержащих обломки каменного угля, глинистые окатыши, растительный детрит и в некоторых случаях кости крупных млекопитающих.

Сохранность костей в аллювии ниже, чем в первичных ориктоценозах. Часто зубы несут следы окатанности, практически отсутствуют целые черепа и челюсти, а видовой состав аллювиальных ориктоценозов сильно обеднен из-за того, что костные остатки в нем собраны со значительной территории и разных местообитаний. Естественно, что в случае перемыва первичного захоронения весьма велика вероятность смешения разновозрастных остатков. Однако, не всегда признаки окатанности удается уверенно диагностировать, так как они похожи на следы действия пищеварительных ферментов, встречающиеся у значительной части погадочного материала.

5.1.4. Местонахождения в покровных отложениях, палеопочвах

Местонахождения этого типа встречаются в целом нечасто (Агаджанян, 2009). В регионе известно только одно предположительно почвенное захоронение – Куръядор [Гуслицер, 1979; Андреичева, 2011]. Здесь в отложениях глинистого алеврита с неясной горизонтальной слоистостью, серого цвета, с линзами торфа в основании были найдены погребенные норы с костями мелких млекопитающих. Кроме того, Б. И. Гуслицер [1979] различал в этих породах два горизонта ископаемых почв. Однако следует признать, что генетическая интерпретация местонахождения остается не вполне ясной. Слой глинистого алеврита с прослоями и линзами торфа, по мнению автора, сформировался в субаквальных условиях. Л. Н. Андреичева [2011] считает эти осадки отложениями застойного (зарастающего) водоема с признаками периодического осушения. Наличие псевдоморфоз по ледяным клиньям в нижней части слоя

свидетельствует о развитии холодных климатических условий. В 2010 г. нами были отмыты кости грызунов (сибирского, копытного леммингов и *Microtus* sp.), однако осталось непонятным, откуда происходили остатки грызунов – из нор или из основной массы породы. Возможно, костные остатки находились не только в норах, но и были рассеяны в породе. В связи с этим неясно, к какому типу захоронений относить местонахождение Куръядор – озерному или почвенному. Непонятен и механизм накопления костей. Кроме того, остро стоит вопрос о синхронности костных остатков в норах вмещающей породе. Продвинутая морфология моляров копытных леммингов, типичная для леммингов позднеледниковья и последнего ледникового максимума, наличие морозных деформаций слоя и нахождение костных остатков в норах позволяют предположить, что ископаемый комплекс Куръядора не синхронен вмещающей породе, датированной по ^{14}C 35–43.6 кал. тыс. лет назад, а по ^{230}Th/U – 42.8 и 47.8 тыс. лет назад [Максимов и др., 2015].

5.1.5. Местонахождения в слоях стоянок древнего человека

А. К. Агаджанян [2009] обобщил богатый опыт тафономических исследований стоянок и описал возможные факторы накопления остатков мелких млекопитающих на археологических памятниках. Кости микромаммалий концентрируются здесь как остатки животных, привлеченных хозяйственной деятельностью людей, как остатки добычи человека, а также как остатки добычи животных, так или иначе сопровождающих человека: собак, песцов, хищных птиц (использующих искусственные возвышенности вблизи человеческого жилья как присады) и др.

Местонахождение такого типа в регионе – Медвежья пещера. По сохранности костные остатки мелких млекопитающих из этого захоронения не отличаются от костей из других пещерных местонахождений. Кости крупных млекопитающих накапливались здесь за счет хищников и человека. В слоях палеолитических стоянок, расположенных во входных гротах пещер, выделить часть костных остатков принесенных человеком практически невозможно. По-видимому, деятельность человека при формировании захоронений такого типа проявляется так же, как и деятельность крупных хищников, а выборочность накопления здесь определяется как наличием и численностью промысловых видов, так и охотничьими возможностями первобытного человека. Люди использовали Медвежью пещеру, вероятнее всего, в качестве святилища, о чем говорит резкое преобладание рогов северного оленя среди всех остатков. В годы отсутствия

людей, большой входной грот пещеры, удобно расположенный высоко над дном карстового лога, использовался хищными млекопитающими и птицами в качестве логова, укрытия и «присады» («наблюдательного пункта»). Таким образом, захоронение в Медвежьей пещере по своему типу относится к чисто пещерному типу, так как степень влияния человеческой деятельности на формирование местонахождения невелика или практически не может быть установлена сколь-нибудь точно.

В заключении следует указать, что в настоящее время даже детальные характеристики сложного и многоступенчатого процесса формирования основных типов местонахождений от танатоценоза до вторичного ориктоценоза могут считаться твердо установленными. Вторичные ориктоценозы, естественно, характеризуются худшей сохранностью остатков, чем пещерные, из-за их транспортировки. Однако категорически невозможно согласится с мнением, в явном или неявном виде высказываемом многими геологами [Лавров, Потапенко, 2005] о том, что практически все остатки млекопитающих в аллювиальных толщах переотложены. Огромный практический опыт, накопленный зоологами-четвертичниками, обобщенный в данном разделе, показывает, что в вертикальном распределении ископаемых фаун (в конкретных разрезах или же в обобщенном разрезе) прослеживается четкая закономерность в соответствии с фундаментальными принципами стратиграфии – Хаксли-Смита, Сулави-Смита. Очевидная суть этих закономерностей заключается в том, что нижележащие ископаемые явно древнее, примитивнее, чем комплексы из вышележащих пород. Как отмечалось [Смирнов и др., 1986], случаи переотложения, смешения разновозрастных остатков достаточно легко выявляются, в том числе и методами, рассмотренными выше, а основная сложность заключается в том, чтобы разделить остатки из смешанного комплекса.

5.2. Местонахождения остатков мелких млекопитающих Европейского Северо-Востока

5.2.1. Местонахождения Полярного Урала

Расположение всех рассматриваемых в работе местонахождений показано на Рисунке 5.2. В данном разделе рассматриваются местонахождения не только Полярного Урала, но и гряды Чернышова (Пымвашор), расположенные примерно на одной широте.

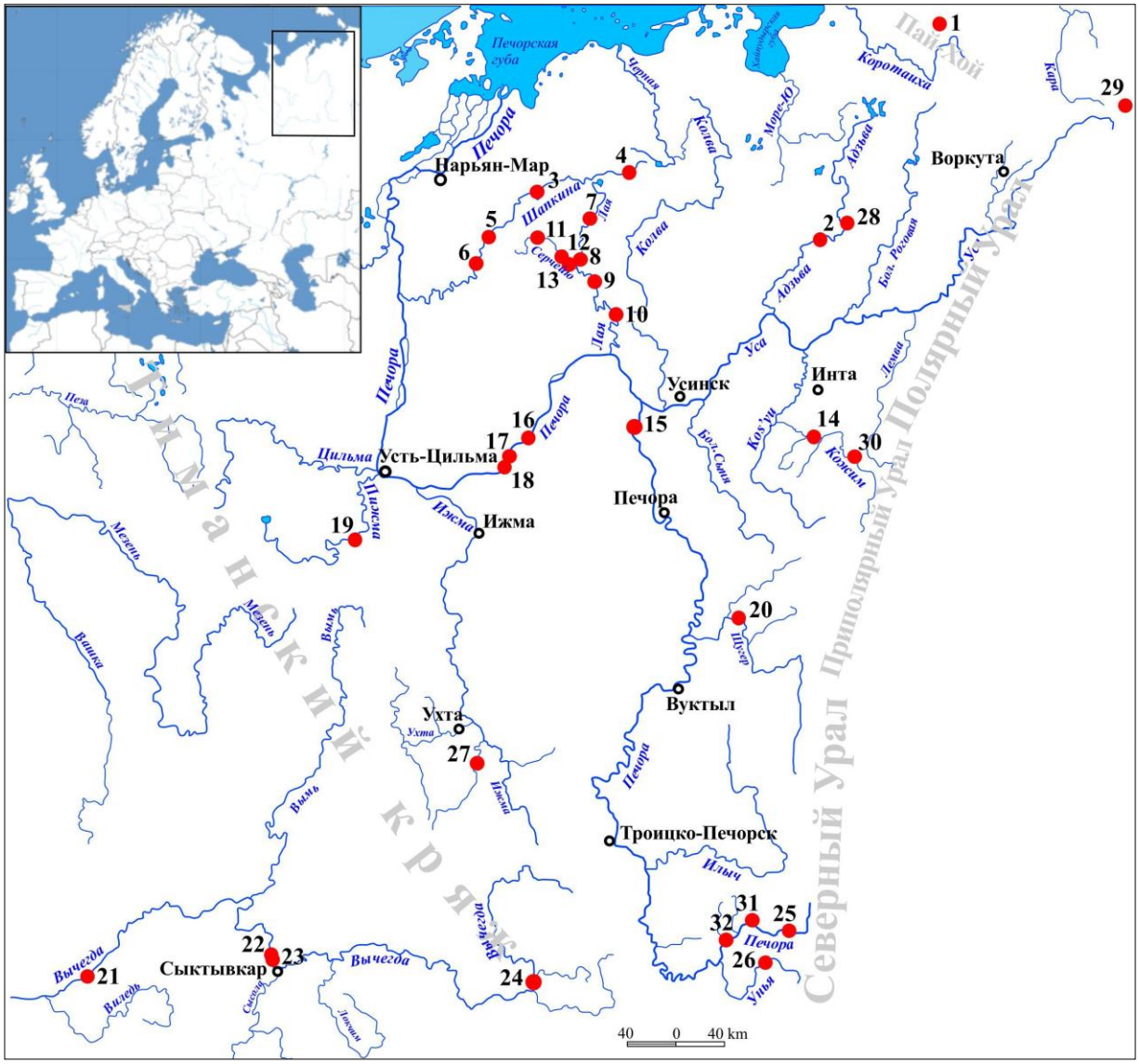


Рисунок 5.2 – Карта местонахождений костных остатков мелких млекопитающих северо-востока Европы.

1 – Пай-Хой, совр.; 2 –Адзьва, совр.; 3 – Шапкина, совр.; 4 – Шапкина-1; 5 – Шапкина-3; 6 – Шапкина-4; 7 – Лая-2; 8 – Лая-3; 9 – Лая-5; 10 – Лая-4; 11 – Серчейю-1; 12 – Серчейю -3; 13 – Серчейю -4, 5, 6; 14 – Кожим-1, 2; 15 – Акись; 16 – Нижний Двойник; 17 – Кипиево; 18 – Чулей; 19 – Пижма-1, 3, 4; 20 – Щугер-1, 2, 4, 5; 21 – Рябово, 22 – Гавриловка; 23 – Большая Слуда; 24 – Куръядор; 25 – Студеная и Медвежья пещеры; 26 – Уньинская пещера; 27 – Седью-1, 2; 28 – Пымвашор; 29 – Зверобой, Янгапа-Пэ-3, 4, Наун-Пэ; 30 – Соколиный; 31 – Шежим; 32 – Пихтовка.

Здесь известны несколько местонахождений, раскопки в которых проводились в конце 90-х годов 20 века под руководством палеозоологов уральской школы – Н. Г. Смирнова и П. А. Косинцева. Кроме Пымвашора, остальные местонахождения расположены в

одном относительно компактном районе в восточных предгорьях Полярного Урала, на склонах хребтов Янгана-Пэ и Наун-Пэ (67°42’с.ш., 67°50’в.д.) (Рисунок 5.3).

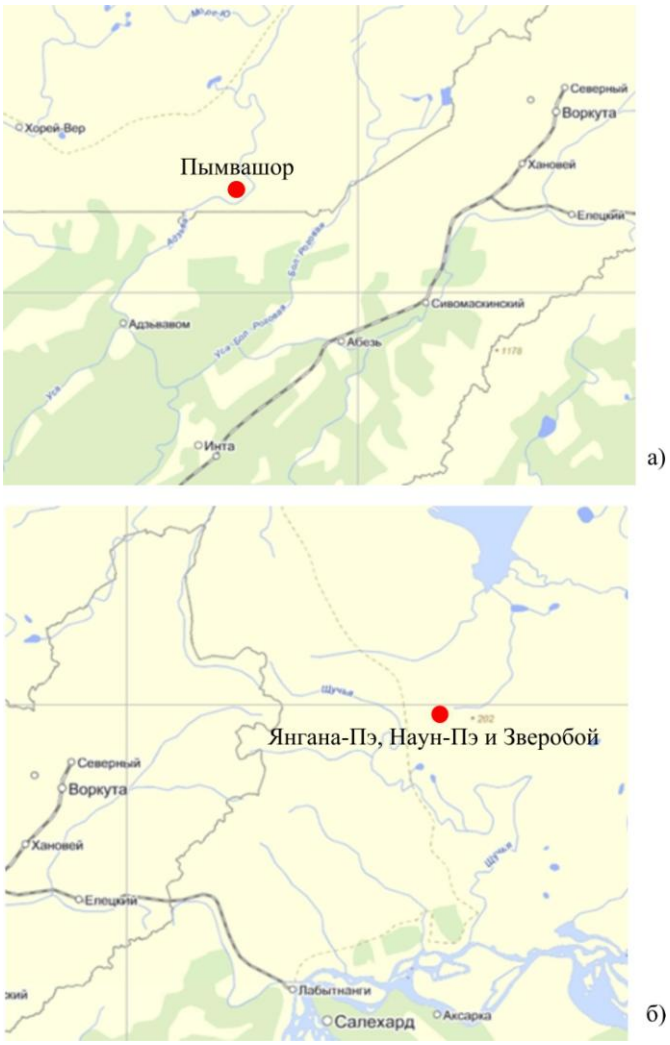


Рисунок 5.3 – Схема расположения: а) местонахождения Пымвашор, б) местонахождений восточного склона Полярного Урала

Пымвашор

Описание местонахождения Пымвашор приводится по опубликованным данным [Материалы к характеристике…; Smirnov, Golovachov, 1999; Mangerud et al., 1999; Golovachov, Smirnov, 2009; Svendsen et al., 2010].

Местонахождение Пымвашор является археологическим памятником верхнего палеолита и располагается в долине ручья Пымвашор, в 2 км от берега р. Адзьвы в ее среднем течении, примерно в 70 км выше пос. Харута (67°09’с.ш., 60°50’в.д.). Участок долины ручья со скалистыми берегами протяженностью примерно один километр интересен тем, что здесь выходят на поверхность гидротермальные источники с теплой

водой. Наличие источников, а также расчлененный характер местности обусловил обитание в этом небольшом районе древесной растительности (берез и елей) и лесных видов млекопитающих, отсутствующих за пределами долины ручья. Например, в этом изолированном лесном островке со времен голоценового оптимума обитает лесная мышовка.

Местонахождение представляет собой площадку у небольшой разрушенной пещеры в скале высотой 30 м. В 1994-95 гг. здесь проводились раскопки рыхлых отложений, площадь раскопа составила 32 м^2.

В разрезе отложений памятника вскрываются шесть горизонтов разной литологии (сверху вниз) [Материалы к характеристике…]:

1. Торф мощностью от 0.1 до 0.25 м.

2. Щебень и небольшие глыбы известняка почти без заполнителя. Мощность от 0.2 до 0.4 м.

3. Черная гумусированная супесь с небольшим количеством грубообломочного материала (известняка). Мощность до 1 м.

4. Коричневый суглинок (супесь) практически без грубообломочного материала. Мощность до 1.05 м.

5. Мелкозернистый песок серого цвета с незначительным количеством грубых обломков известняка. Мощность изменяется от 0.1 до 0.4 м.

6. Щебнистые отложения в сером песчаном заполнителе. В нижней части переходит в дресву известняка с заполнителем из известковой «муки». Максимальная мощность 0.4 м.

Схематическое изображение геологического строения памятника приведено на Рисунок 5.4. Кремневые артефакты были найдены в нижней части разреза. Слои с 3 по 6 содержали костные остатки позвоночных животных (Таблица 5.2). Из горизонтов памятника были получены радиоуглеродные датировки по костям млекопитающих: слой 3 – 8500±250 лет (ГИН 90005); слой 4 (предположительно верхняя часть, так как остатки из этой части слоя более многочисленны) – 10000±250 лет (ГИН 90004); слой 5 (по кости северного оленя) – 11125±80 лет (TUa 1394); верхняя часть слоя 6 – 13090±60 лет (CAMS 38221); нижняя часть слоя 6 – 21910±250 (TUa 11501) [Golovachev, Smirnov, 2010].

Интересно привести результаты изучения содержимого современных погадок, собранных в районе местонахождения [Смирнов и др., 1999]. По соотношению m1 доли видов распределяются следующим образом: копытный лемминг 44.8%, лесная мышовка 19.4%, водяная полевка 7.5%, сибирский лемминг 6%, лесной лемминг 6%, узкочерепная полевка 6%, рыжие полевки 4.5%, полевка экономка 4.5%, темная полевка 1.5%. Очевидно, что в картине распределения остатков мелких млекопитающих отражены особенности данного района – лесного острова, окруженного кустарниковой тундрой.

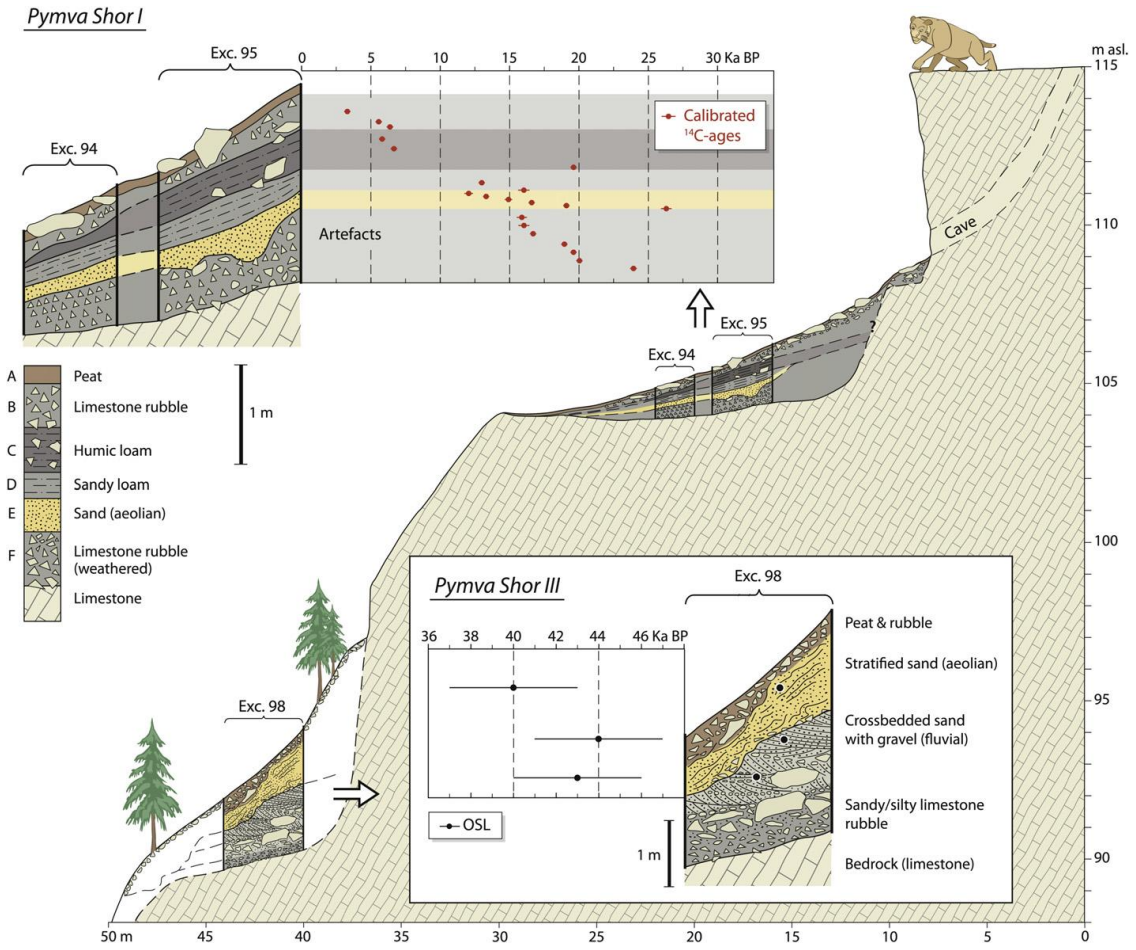


Рисунок 5.4 – Схема местонахождения Пымвашор [Svendsen et al., 2010]. Pymva Shor I – Пымвашор

Зверобой

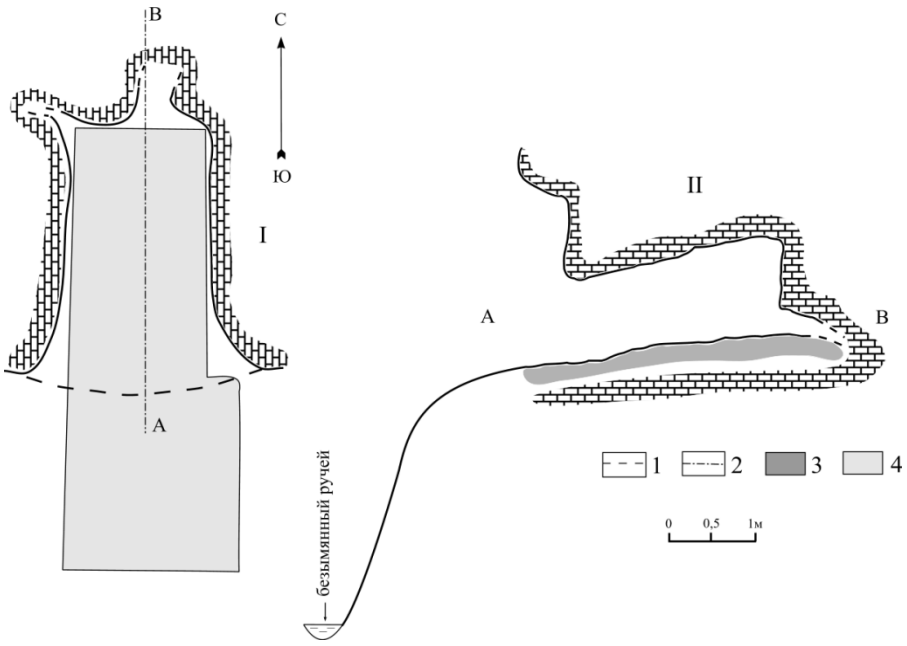
Грот Зверобой расположен в восточных предгорьях Полярного Урала на склоне одного из ущелий хребта Янгана-Пэ (Рисунок 5.3) и имеет южную экспозицию (67°42’с.ш., 67°50’в.д.). Он находится в подзоне южных тундр, но благодаря горному рельефу здесь образовался изолированный участок лесотундры. Грот небольшой по размерам: высота 1 м, ширина 1.5 м, длина 3 м (Рисунок 5.5). Перед входом имеется относительно ровная площадка. Раскопками были охвачены все внутренние части полости грота и часть предвходовой площадки. Общая площадь раскопа составила 9 м^2.

Таблица 5.2 – Соотношение остатков грызунов (%) из отложений местонахождения Пымвашор

Виды	Слой 6 низ	Слой 6 верх	Слой 5 низ	Слой 5 верх	Слой 4 низ	Слой 4 верх	Слой 3
Sicista betulina	–	–	–	–	–	–	+
Craseomys rufocanus	–	–	–	–	–	0.6	17.7
M. ex gr. *rutilus-glareolus*	–	–	–	1.5	–	0.6	15.6
Dicrostonyx sp.	93.5	89.5	45.6	49.6	49.1	56.4	4.1
Lenmus sibiricus	6.5	9.3	35.9	26.3	23.4	21.2	4.1
Myopus schisticotor	–	–	–	4.1	12.6	6.7	8.8
Arvicola terrestris	–	–	–	–'	–	1.7	12.9
Microtus gregalis	–	1.1	18.5	18	14.9	10.6	2
Alexandromys oeconomus	–	–	–	–	–	1Д	32
Microtus agrestis	–	–	–	–	–	0.6	2
Alexandromys middendorffii	–	–	–	0.4	–	0.6	0.7

Грот был обнаружен полевым отрядом Института экологии растений и животных УрО РАН под руководством Н. Г. Смирнова. Раскопки проводились под его руководством в 1995 и 1996 гг. В 1997 г., когда автор принимал участие в сборе материала, раскопками руководил П. А. Косинцев. Остатки крупных млекопитающих, полученные за все годы раскопок, были исследованы автором [Пономарев, 1998, 1999, 2001] при консультациях и непосредственном участии П. А. Косинцева. Мелкие млекопитающие изучались Н. Г. Смирновым и И. Б. Головачевым и опубликованы в ряде работ [Головачев, 1998; Смирнов и др., 1999; Smirnov, Golovachev, 1999; Golovachov, Smirnov, 2009].

а)



б)

Рисунок 5.5 – Общий вид (а) и план-схема (б) местонахождения Зверобой.

I – план, II – продольный профиль по лини АВ, 1 – граница навеса; 2 – линия продольного профиля; 3 – рыхлые отложения; 4 – раскоп.

Описание разреза отложений приводится по данным Н. Г. Смирнова с соавторами [1999]. В разрезе рыхлых отложений грота сверху вниз вскрываются четыре горизонта разного литологического состава (Рисунок 5.6):

1. Оторфованный почвенный горизонт с большим количеством корней растений и неравномерным содержанием щебня известняка. Мощность изменяется от 0.03 м во внутренних частях до 0.8 м на предвходовой площадке.

3а. Рыхлая светло-серая супесь. Достигает максимальной мощности – 0.6 м в пристеночных участках, где залегает на осадках слоя 3б. По направлению к осевой части грота замещается отложениями слоя 3б.

3б Бурая супесь со щебнем известняка. Залегает под осадками слоя 3а. Максимальная мощность 1 м.

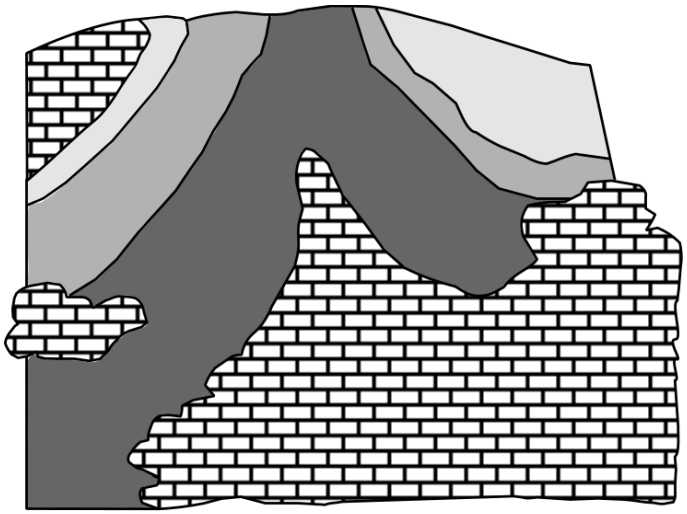
4. Бурый суглинок со щебнем известняка. У северной стенки в осевой части осадки слоя 4 достигают максимальной мощности – 1.1 м и развиты от поверхности до скального дна. В южном направлении слой 4 выклинивается, а в пристеночных частях мощность этих отложений уменьшается и не превышает 0.3 м.

Все слои содержали костные остатки позвоночных, в основном млекопитающих, птиц и рыб (Таблица 5.3). Кости из слоя 1 прокрашены гуминовыми кислотами в коричневый цвет, из слоя 3а – светлые. Кости из слоев 3б и 4 неравномерно прокрашены от желто-коричневого до темно-коричневого цвета.

Радиоуглеродное датирование материала из нижней части раскопа (слои 4 и 3б), проведенное Л. Д. Сулержицким (ГИН РАН), показало возраст 4100±200 лет (ГИН-9006) [Смирнов и др., 1999]. Таким образом, костные остатки млекопитающих из рыхлых отложений грота Зверобой характеризуют поздние этапы голоценового оптимума (около 4 тыс. лет назад) – нижняя часть разреза и поздний голоцен (субатлантик).

Практически все костные остатки крупных млекопитающих, за исключением бурого медведя, попали в отложения грота в результате жизнедеятельности четвероногих хищников и птиц. Последние, вероятно, оказывали большее влияние на накопление остатков мелких млекопитающих.

Остатки крупных млекопитающих накопились главным образом в результате жизнедеятельности волка. К этому выводу приводят следующие особенности остеологического материала.



а)

б)

Рисунок 5.6 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений грота Зверобой 1 – слой 3а; 2 – слой 3б; 3 – слой 4; 4 – коренные породы.

1. В структуре комплекса остатков крупных млекопитающих наблюдается наличие ярко выраженных доминантов – зайца-беляка, северного оленя и песца. Эти виды составляют основу питания волка в лесотундре (Волк, 1985).

2. Раздробленность костей северного оленя, зайца и песца очень высока. Так, среди остатков северного оленя фрагменты размером до 1 см составляют около 10%, от 1 до 3 см – около 80% и более 3 см – около 10%. Все неопределимые до вида кости

имеют размер менее 3 см. У северного оленя целыми остались только большая часть мелких костей, у крупных трубчатых костей преобладают фрагменты диафиза. Среди остатков зайца-беляка только третьи фаланги и мелкие кости остались в большинстве целыми.

Большая часть костей всех видов несет следы погрызов и воздействия пищеварительных ферментов.

3. Среди изученного материала отсутствуют кости, несущие следы обработки человеком.

Таблица 5.3 – Соотношение остатков грызунов (%) из отложений грота Зверобой [Смирнов и др., 1999]

Вид	Слои								
	1 верх	1 низ	3а верх	3а низ	3б верх	3б низ	4 верх	4 сер	4 низ
Craseomys rufocanus	2.3	2.8	10.5	36.7	36.5	29	33.3	47.4	52.5
M. ex gr. *rutilus-glareolus*	8	9.3	4.5	10	7.7	9.7	20	11.9	8.5
Dicrostonyx torquatus	14.9	11.1	9.8	6.7	7.7	3.2	16.7	1.7	1.7
Lemmus sibiricus	19.5	14.8	21.8	–	19.2	–	3.3	1.7	–
Myopus schisticolor	12.6	13.9	9.8	23.3	11.5	25.8	3.3	3.4	6.8
Arvicola terrestris	1.1	–	–	3.3	–	3.2	3.3	1.7	1.7
Microtusgregalis	16.1	15.7	18	–	1.9	3.2	6.7	–	3.4
Alexandromys oeconomus	1.1	2.8	1.5	6.7	5.8	19.4	6.7	32.2	20.3
Microtus agrestis	10.3	7.4	7.5	6.7	7.7	–	–	–	–
Alexandromys middendorffii	13.8	22.2	16.5	6.7	1.9	6.5	6.7	–	5.1

Янгана-Пэ-3

Описание местонахождения приводится по данным И. Б. Головачева [1998], проводившего исследования памятника в 1998 г. под руководством П. А. Косинцева. Местонахождение находится в западной части хребта Янгана-Пэ и представляет собой узкую невысокую (от 0.1 до 1.0 м высотой) полость шириной 12 м и длиной более 10 м. Перед входом в полость имеется 15-20 м ровная площадка. Вглубь скалы пол каверны поднимается под углом 30-35° и разделяется на два узких хода шириной 30-40 см и высотой 10-20 см, закрытых льдом. Дно полости местами покрыто льдом, который не

успевает полностью растаять даже за летние месяцы. Рыхлые отложения практически отсутствуют во внутренней части полости, т.к. в результате действия склоновых процессов основная их часть накапливается у входа и на предвходовой площадке, образуя вал. Рыхлые отложения представлены серыми и буровато-серыми массивными супесями. Мощность отложений варьирует от 0.45 м у входа до 1.0 м на площадке перед входов. Раскопки проводились как перед, так и внутри каверны. Общий объем промытых отложений составил 850 литров. Общее количество определенных зубов грызунов составило 2247 (Таблица 5.4). Радиоуглеродная датировка была выполнена по материалу из части разреза 23-103 см – 2450±80 лет (GIN-10214), а верхняя часть – 0-23 см сформировалась примерно 2000 лет назад [Golovachov, Smirnov, 2009].

Таблица 5.4 – Соотношение остатков грызунов (%) из отложений местонахождения Янгана-Пэ-3 [Головачев, 1998]

Виды \ глубина, см	0-23	23-53	53-3	73-103
Craseomys rufocanus	3.7	9.2	11.5	12.5
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	15.9	7.8	10.5	15
Dicrostonyx torquatus	37	15.8	11	11.1
Lemmus sibiricus	34.8	24.5	22.9	23.6
Myopus schisticolor	–	–	1.1	1
Arvicola terrestris	–	–	1.7	1
Microtus gregalis	–	1.4	4.5	–
Alexandromys oeconomus	–	–	2.7	6.3
Microtus agrestis	–	3.2	2.7	4
Alexandromys middendorffii	8.5	38.2	31.2	25.5

Янгана-Пэ-4

Местонахождение описывается по данным Е. А. Кузьминой и И. Б. Головачева [1999], проводивших здесь полевые исследования в 1998 г. под руководством П. А. Косинцева. Местонахождение расположено в пределах хребта Янгана-Пэ и представляет собой участок под брошенным гнездом канюка. Гнездо находится на высоте 6-7 м от уровня воды в ручье Мраморном и недосягаемо для наземных хищников. Сверху оно прикрывается скальным навесом. Рыхлые отложения под гнездом общей мощностью 0.4 м представлены (сверху вниз):

1. почвенно-растительным слоем темно-бурого цвета с высоким содержанием древесного детрита и костных остатков позвоночных, в основном млекопитающих, птиц и рыб.

2. Щебнистые отложения с редким заполнителем из растительного детрита и рыжеватого суглинка. Также содержит значительное количество фаунистических остатков.

Очевидно, что местонахождение формировалось из «кухонных отбросов» пернатого хищника. Характеризуя сохранность костного материала, следует отметить большую долю в нем целых черепов грызунов и птиц. Всего было определено около 3500 зубов из нижнего слоя и примерно 2000 моляров из верхнего (Таблица 5.5). Возраст слоя 2 по данным радиоуглеродного датирования 1720±120 (GIN-10157), а слой 1 предположительно моложе 1000 лет [Golovachov, Smirnov, 2009].

Таблица 5.5 – Соотношение остатков грызунов (%) из отложений местонахождения Янгана-Пэ-4 [Кузьмина, Головачев, 1999]

Виды	Слой 1	Слой 2
Craseomys rufocanus	0.9	1.6
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	3.5	7.8
Dicrostonyx torquatus	29.7	24.5
Lemmus sibiricus	37.2	25.2
Myopus schisticolor	–	2
Arvicola terrestris	–	0.1
Microtus gregalis	14.1	11.8
Alexandromys oeconomus	0.8	2.4
Microtus agrestis	1	3
Alexandromys middendorffii	12.8	21.6

Наун-Пэ

Местонахождение описывается по данным И. Б. Головачева [1998], исследовавшего памятник во время полевых работ в 1998 г. под руководством П. А. Косинцева. Местонахождение располагается в скалах хребта Наун-Пэ, представляет собой небольшую карстовую полость и имеет южную экспозицию. Размеры каверны: высота 0.5 м, ширина 0.7 м, глубина 0.5 м. Полость служит убежищем для волка и песца, в результате жизнедеятельности которых и происходило, скорее всего, накопление костных остатков. Основная часть рыхлых отложений мощностью 0.65 м накапливалась на небольшой площадке перед входом площадью менее 1 м^2. Они представлены серой супесью с небольшим количеством щебня известняка. Площадь раскопа составила 0.75 м^2, а объем промытой породы – 450 литров. Всего было определено более 3500 моляров грызунов (Таблица 5.6).

Радиоуглеродное датирование костного материала из нижней части разреза показало возраст 2400±120 (GIN-10213), а время формирования верхней части разреза (0-25 см) оценивается примерно в 2000 лет назад [Golovachov, Smirnov, 2009].

Таблица 5.6 – Соотношение остатков грызунов (%) из отложений местонахождения Наун-Пэ [Головачев, 1998]

Виды \ глубина, см	0-25	25-45	45-дно
Craseomys rufocanus	1.7	13.2	17.3
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	9.1	2.8	7.1
Dicrostonyx torquatus	27.2	20.8	14.3
Lemmus sibiricus	25.9	32.1	23.5
Arvicola terrestris	0.2	0	3.1
Microtus gregalis	13.4	11.3	11.2
Alexandromys oeconomus	1.2	9.4	15.3
Alexandromys middendorffii	21.3	10.4	8.2

5.2.2. Местонахождения Приполярного Урала

Местонахождения долины р. Щугера

По долине р. Щугера проходит граница между Приполярным и Северным Уралом [Матвеев, 1990]. Все местонахождения располагаются на правом берегу р. Щугера в скальном выходе каменноугольных известняков, называемом Верхние Ворота (64°21'с.ш., 58°28' в.д.), в 20-30 м выше по течению от ручья Велдор-Кыртаель на территории принадлежащей национальному парку “Югыд Ва” (Рисунок 5.7). Местонахождения находятся не более чем в 100 м друг от друга, на разной высоте от уреза воды в реке (Рисунок 5.8). Из погадок, собранных в долине Щугера, определены зубы лесного лемминга, рыжей и красной полевок, темной полевки, водяной полевки, полевки-экономки и белки с заметным преобладанием остатков белки и полевки-экономки.

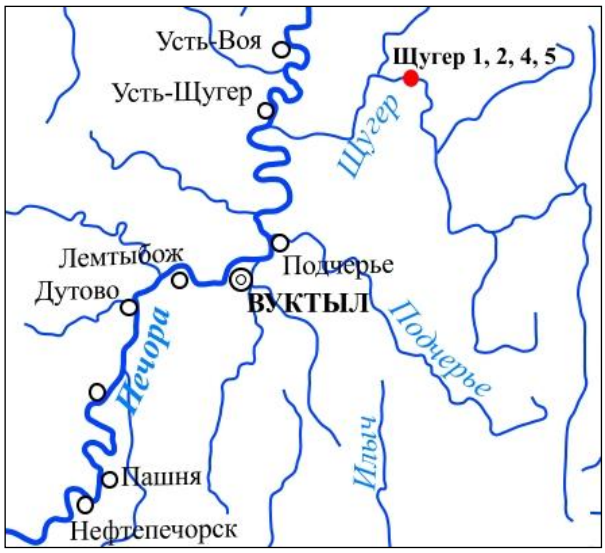


Рисунок 5.7 – Схема расположения местонахождений в долине р. Щугера

Рисунок 5.8 – Общий вид части скального обнажения в долине р. Щугера

Грот Щугер-1

Местонахождение Щугер-1 расположено на высоте 15 м от уреза воды. Это сквозная полость, один вход которой открывается в долину ручья Велдор-Кыртаель, а другой — в долину реки Щугера. Длина полости 10 м, со стороны реки высота входной части 0.8 м и ширина 1.8 м, а со стороны ручья ширина 1.3 м и высота 1 м (Рисунки 5.9, 5.10).

Рыхлые отложения местонахождения Щугер-1 (Рисунок 5.11) подразделяются на три горизонта (сверху вниз):

1. Пылеватый, светло-серый алеврит со щебнем, дресвой и глыбами известняка. Мощность слоя 15 см. Субфоссильных остатков не содержит. Граница с нижележащим слоем субгоризонтальная, по цвету.

2. Суглинок коричневого цвета с большим содержанием грубообломочного материала (около 60%). Мощность слоя 40 см. Содержит кости позвоночных. Граница с нижележащим слоем субгоризонтальная, по цвету.

3. Суглинок рыжевато-коричневого цвета с черными разводами и с высоким содержанием грубообломочного материала (около 90%). Субфоссильных остатков не содержит. Мощность слоя 25 см.

Слои 1 и 3 местонахождения Щугер-1 костных остатков не содержат. Из слоя 2 извлечено 358 зубов мелких млекопитающих. Костный материал светло-коричневого цвета, хорошей сохранности, типичной для молодых пещерных захоронений. В таблице 5.7 приведен состав фауны грызунов, количество зубов и их соотношение (в %).

Таблица 5.7 – Количество щечных зубов и соотношение остатков (%) грызунов из слоя 2 местонахождения Щугер-1

Вид	Кол-во зубов	%
Craseomys rufocanus	32	8.9
Myodes glareolus	19	5.3
Myodes rutilus	18	5
Dicrostonyx sp.	18	5
Lemmus sibiricus	40	11.2
Myopus schisticolor	18	5
Arvicola terrestris	53	14.8
Microtus gregalis	78	21.8
Alexandromys oeconomus	49	13.7
Microtus agrestis	33	9.2
Всего	358	100

а)

б)

Рисунок 5.9 – Виды восточного входа в грот Щугер-1 со стороны реки (а) и изнутри грота на восточный вход (б)

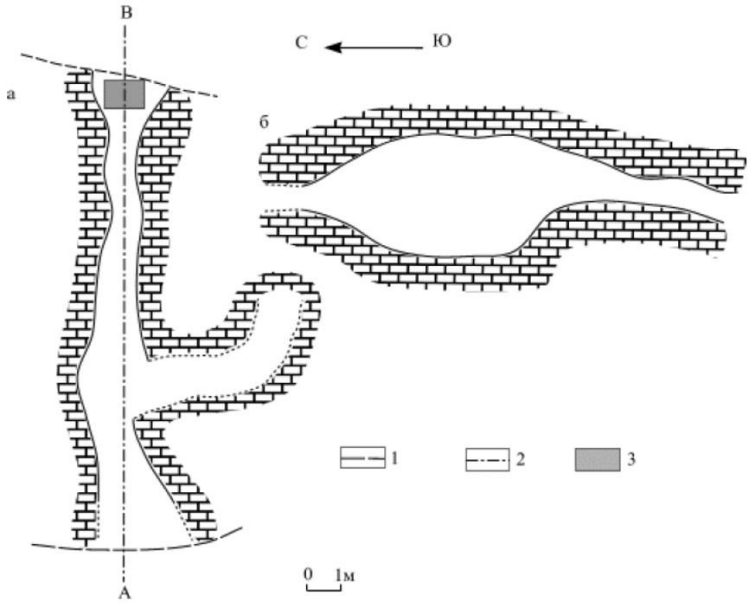


Рисунок 5.10 – План и продольный профиль грота Щугер-1. 1 – граница навеса, 2 – линия продольного профиля АВ, 3 – раскоп: а – план, б – продольный профиль

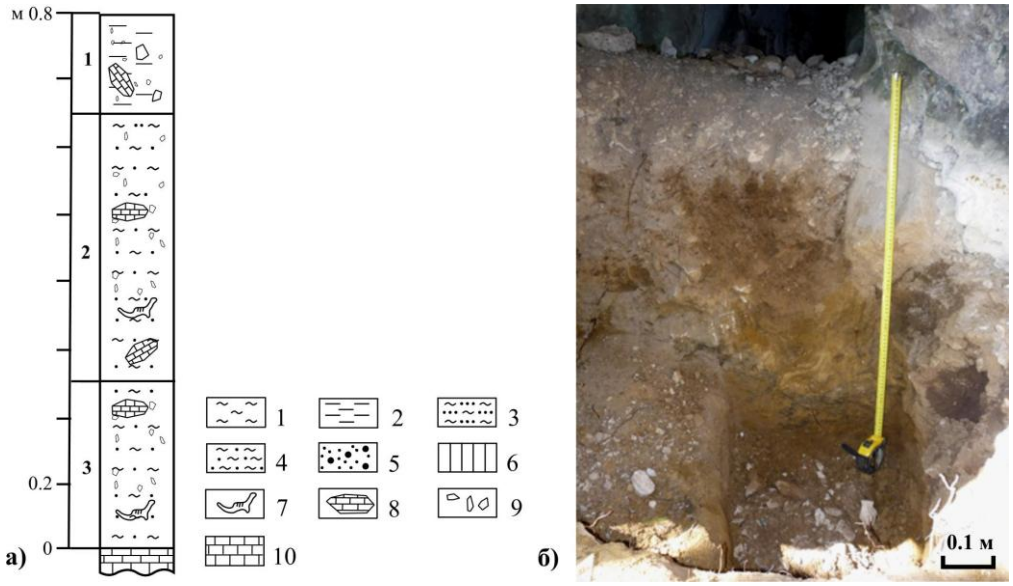


Рисунок 5.11 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений местонахождения Щугер-1. 1 – глина, 2 – алеврит, 3 – супесь, 4 – суглинок, 5 – песок и гравий, 6 – почвенно-растительный слой, 7 – костные остатки грызунов, 8 – глыбы известняка, 9 – щебень, 10 – коренные породы.

Ниша Щугер-2

Местонахождение Щугер-2 расположено у скалы под навесом на высоте около 25 м от уреза воды в 2 м выше по течению от местонахождения Щугер-1 (Рисунок 5.12).

Площадь раскопа составила 1 м^2. В разрезе рыхлых отложений вскрывается один слой, представленный коричневыми супесчаными отложениями с большим содержанием корней растений и грубообломочного материала. Мощность слоя 55 см.

Рисунок 5.12 – Схематический геологический разрез рыхлых отложений (а) и общий вид (б) местонахождения Щугер-2. Условные обозначения такие же, как на Рисунке 5.11 (стр. 83).

Из отложений Щугер-2 определено 1415 зубов грызунов. Кости мелких млекопитающих и других позвоночных коричневые, светлые, по сохранности не отличаются от других комплексов остатков других местонахождений в карстовых полостях. В Таблице 5.8 приведены состав фауны грызунов, количество зубов и соотношение их остатков (%) из местонахождения Щугер-2.

Таблица 5.8 – Количество щечных зубов и соотношение остатков (доли видов в слое, %) грызунов из местонахождения Щугер-2

Вид	Кол-во зубов	%
Sciurus vulgaris	165	11.7
Craseomys rufocanus	222	15.7
Myodes glareolus	66	4.7
Myodes rutilus	74	5.2
Lemmus sibiricus	46	3.3
Myopus schisticolor	82	5.8
Arvicola terrestris	594	42
Microtus gregalis	17	1.2
Alexandromys oeconomus	65	4.6
Microtus agrestis	84	5.9
Всего	1415	100

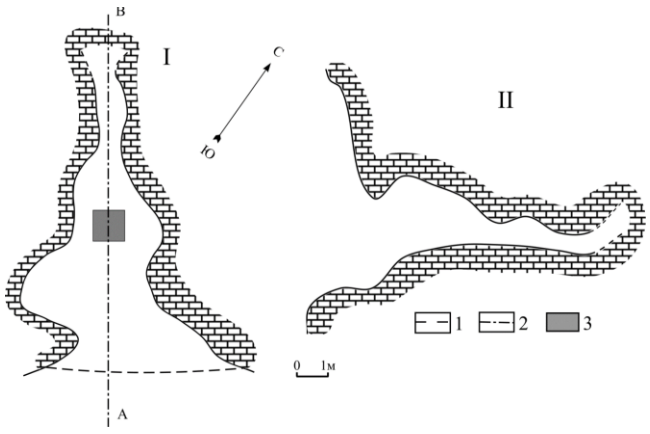
По нижней челюсти белки из нижней части разреза Х. ван дер Плихтом (Центр изотопных исследований университета г. Гронингена, Нидерланды) была выполнена AMS датировка 950±35 (GrA-49352), что приходится на поздний голоцен (субатлантик). Калиброванный интервал датировки (1 сигма) – 870–825 лет назад (1081–1127 гг.).

Грот Щугер-4

Местонахождение Щугер-4 представляет собой карстовую полость длиной 9 м, шириной 4 м, высотой 3 м (Рисунок 5.13). Грот ориентирован на юго-восток, он не имеет привходовой площадки, вход в него располагается на высоте 7 м от уреза воды р. Щугер.

Рыхлые отложения местонахождения Щугер-4 (Рисунок 5.14) подразделяются на четыре горизонта (сверху вниз):

а)



б)

Рисунок 5.13 – Общий вид (а) и схема (б) грота Щугер-4. 1 – граница навеса, 2 – линия продольного профиля АВ, 3 – раскоп, I – план, II – продольный профиль.

1. Пылеватый, красно-коричневый алеврит со щебнем, дресвой и глыбами известняка. Мощность слоя 10 см. Содержит кости позвоночных. Граница с нижележащим слоем субгоризонтальная, по цвету.

1а. Глыбово-щебнисто-дресвяные отложения почти без заполнителя. Мощность слоя 25 см. Субфоссильных остатков не содержит. Граница с нижележащим слоем субгоризонтальная.

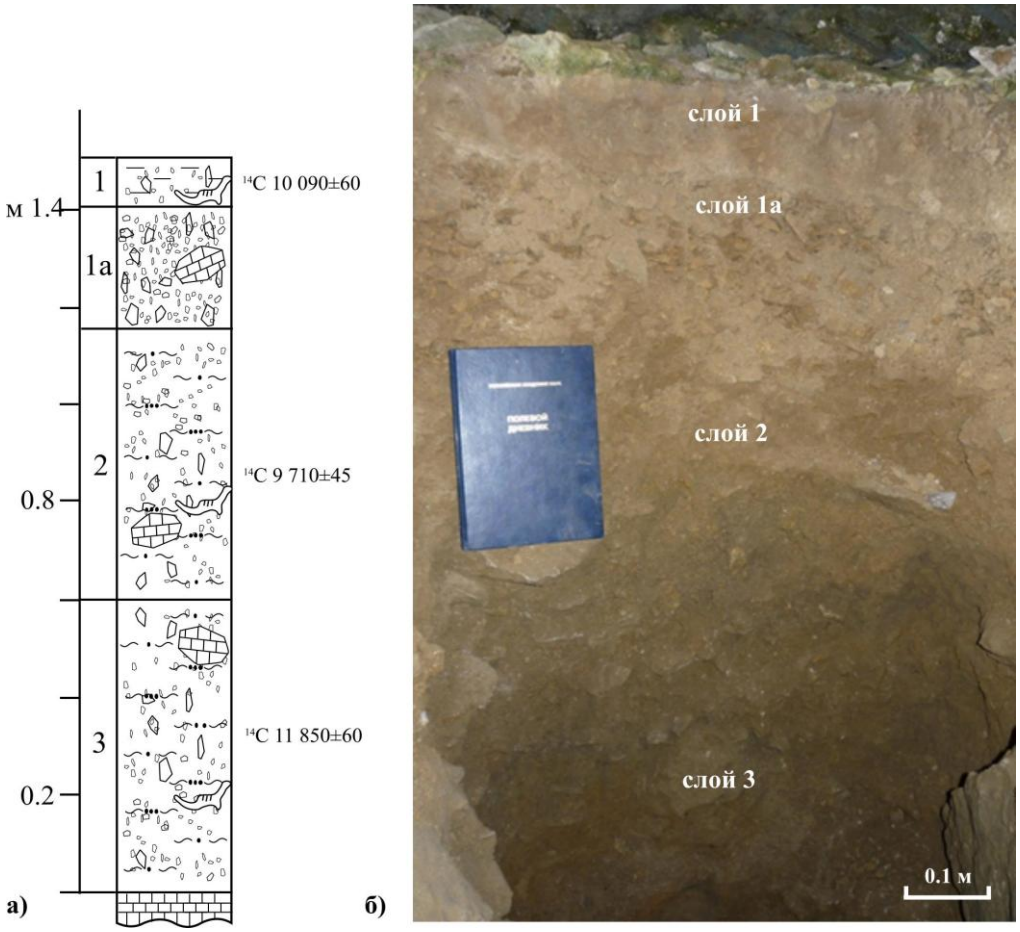


Рисунок 5.14 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений грота Щугер-4. Условные обозначения см. на Рисунке 5.11 (стр. 83).

2. Супесчано-суглинистые отложения темно-коричневого цвета с большим содержанием грубообломочного материала (около 80 %). Мощность слоя 55 см. Содержит кости позвоночных. Граница с нижележащим слоем субгоризонтальная, по цвету.

3. Ярко-коричневый суглинок с немного меньшим содержанием грубообломочного материала, чем в слое 2. Мощность слоя 60 см. Содержит кости позвоночных.

Костные остатки позвоночных из всех горизонтов не отличаются по внешнему виду. Они светлые, коричневато-желтого цвета, хорошей сохранности, типичной для пещерных захоронений. Всего из отложений Щугер-4 определенно 4666 зубов мелких млекопитающих (Таблица 5.9).

Й. ван дер Плихтом (Центр изотопных исследований университета г. Гронингена, Нидерланды) были получены три AMS датировки по костям мелких млекопитающих из трех горизонтов. Слой 1 датирован по кости копытного лемминга 10 090±60 лет (GrA-

49440). Возраст слоя 2, установленный по фрагменту диафиза плечевой кости северного оленя, составил — 9710±45 лет (GrA-49351), а слоя 3 (по черепу *Lemmus*) — 11 850±60 лет (GrA-49439). Калиброванные даты: слой 3 — 13 710 лет назад, слой 2 — 11 165 лет назад и слой 1 — 11 860 лет назад.

Таблица 5.9 – Количество щечных зубов и соотношение остатков (в %) мелких млекопитающих из местонахождения Щугер-4

Вид	Сл. 1	%	Сл. 2	%	Сл. 3	%
Ochotona pusilla	–	–	20	0.8	6	1.8
Craseomys rufocanus	77	4.6	21	0.8	–	–
Myodes glareolus	44	2.6	18	0.7	–	–
Myodes rutilus	104	6.2	32	1.2	4	1.2
Dicrostonyx sp.	234	13.9	416	15.8	53	15.7
Lemmus sibiricus	318	18.9	954	36.2	139	41.2
Myopus schisticolor	90	5.4	173	6.6	15	4.5
Arvicola terrestris	130	7.7	49	1.9	2	0.6
Microtus gregalis	407	24.2	666	25.3	99	29.4
Alexandromys oeconomus	122	7.3	95	3.6	8	2.4
Microtus agrestis	155	9.2	190	7.2	4	1.2
Всего	1680	100	2634	100	337	100

Несмотря на то, что некалиброванная дата указывает на пребореал, правильнее рассматривать локальную фауну из слоя 1 как позднедриасовую, потому что калиброванная датировка «попадает» в позднедриасовый интервал во временных границах, предложенных по данным изучения изотопии Гренландского ледника [Svensson et al., 2008]. Этому выводу не противоречит холодолюбивый облик фауны.

Датировка слоя 2 оказалась немного моложе даты вышележащего слоя 1, что свидетельствует о загрязнении образца из слоя 2 молодым углеродом. Состав и структура фауны мелких млекопитающих из слоя 2 почти полностью идентична структуре комплекса слоя 3 и заметно отличается от сообщества из слоя 1. По мнению автора, эти факты говорят о том, что возраст слоя 2, скорее всего, близок дате слоя 3 и ископаемый комплекс из этих двух нижних горизонтов, вероятно, представляет собой единый тип сообщества, воспроизводящий один этап развития териофауны.

Грот Щугер-5

Местонахождение Щугер-5 представляет собой карстовую полость длиной 8 м, шириной 5 м и высотой 1.5 м (Рисунок 5.15). Грот ориентирован на юго-восток, он не

имеет привходовой площадки, вход в него располагается на высоте 4 м от уреза воды р. Щугер.

В разрезе рыхлых отложений грота (Рисунок 5.16) вскрываются три горизонта разного литологического состава (сверху вниз):

1. Почвенно-растительный слой серовато-коричневого цвета, алевритистые отложения насыщенные гумусом, корнями растений и с высоким (до 70 %) содержанием крупнообломочного материала в виде дресвы, щебня и мелких глыб известняка. Граница с нижележащим слоем неровная, по цвету. Содержит костные остатки позвоночных. Мощность 20 см.

2. Коричневые супесчаные отложения, содержащие корни растений и более низкое количество крупнообломочного материала, чем в отложениях слоя 1 (примерно 40 – 50%). Граница с нижележащим слоем субгоризонтальная, по цвету. Содержит немногочисленные костные остатки позвоночных животных. Мощность 50 см.

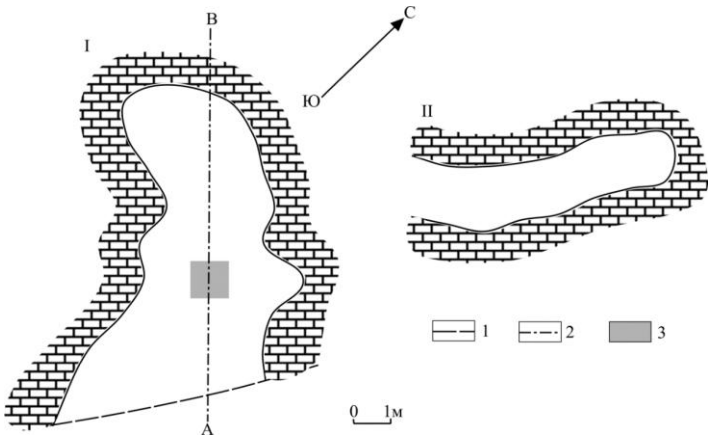
3. Мелко-тонкозернистый песок зеленовато-серого цвета. Слой содержит полимиктовый грубозернистый песок и мелкий хорошо окатанный гравий. Субфоссильных остатков не содержит. Мощность 30 см.

Кости позвоночных из слоя 2 окрашены в темно коричневый (почти черный) цвет, а из слоя 1 – светло коричневого оттенка. Сохранность ископаемого материала характерная для захоронений, сформировавшихся на основе погадок. Всего из отложений Щугер-5 определенно 337 зубов мелких млекопитающих (Таблица 5.10).

Таблица 5.10 – Количество щечных зубов и соотношение остатков (в %) грызунов из местонахождения Щугер-5

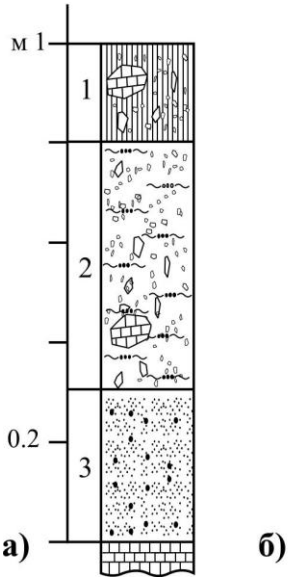
Вид	Слой 1	%	Слой 2	%
Sciurus vulgaris	3	2.7	1	0.4
Craseomys rufocanus	22	19.8	52	23
Myodes glareolus	12	10.8	9	4
Myodes rutilus	21	18.9	33	14.6
Dicrostonyx sp.	–	–	5	2.2
Lemmus sibiricus	–	–	14	6.2
Myopus schisticolor	35	31.5	28	12.4
Arvicola terrestris	8	7.2	36	15.9
Microtus gregalis	–	–	9	4
Alexandromys oeconomus	2	1.8	20	8.8
Microtus agrestis	8	7.2	19	8.4
Всего	111	100	226	100

а)



б)

Рисунок 5.15 – Общий вид (а) и схема (б) грота Щугер-5. 1 – граница навеса, 2 – линия продольного профиля АВ, 3 – раскоп, I – план, II – продольный профиль.



а)

б)

Рисунок 5.16 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений местонахождения Щугер-5. Условные обозначения такие же, как на Рисунке 5.11 (стр. 83).

Местонахождения долины реки Кожима

По долине р. Кожим проходит граница между Полярным и Приполярным Уралом [Матвеев, 1990]. В долине реки Кожим на территории, принадлежащей национальному парку “Югыд Ва”, обнаружено три местонахождения пещерного типа. Местонахождения расположены на правом берегу р. Кожима, два из них (Кожим-1 и 2) находятся в 5 км выше устья р. Сывью и в 1 км ниже по течению от скалы Каюк-Нырд в скальном выходе известняков ордовика на расстоянии 50 м друг от друга (65°40'с.ш., 59°51'в.д.). Третье местонахождение (грот Соколиный) находится в 1.5 км от устья р. Лимбекхаю (65°29'с.ш., 60°29'в.д.) в скальном выходе известняков ордовика (Рисунок 5.17). В погадках, собранных в долине р. Кожима, найдены зубы лесного лемминга, рыжей полевки, полевки экономки, водяной полевки (больше остатков других видов) и белки.

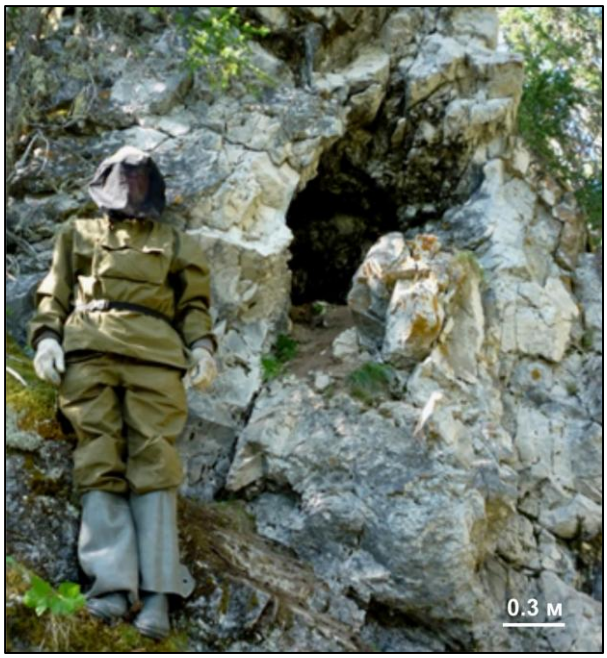
Грот Кожим-1

Местонахождение Кожим-1 представляет собой карстовую полость длиной 2.4 м, шириной 1.1 м, высотой 1.1 м (Рисунок 5.18). Раскоп размером 1×0.9 м заложен в центре грота. Грот ориентирован на юго-восток.

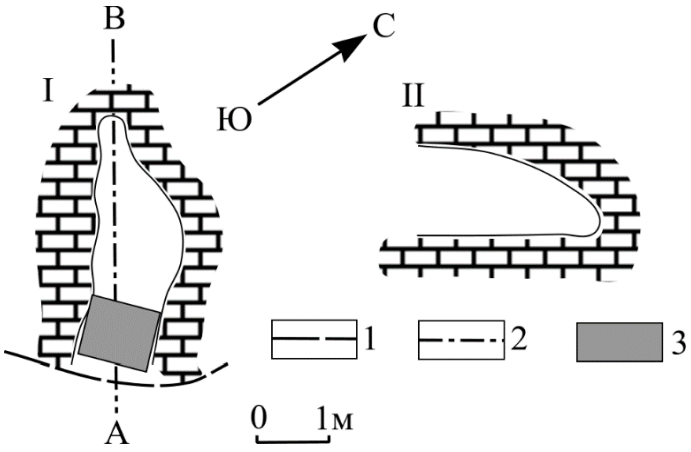
а)

б)

Рисунок 5.17 – Схема расположения местонахождений (а) и общий вид части скального обнажения (б) в долине р. Кожим



а)



б)

Рисунок 5.18 – Общий вид (а) и схема (б) грота Кожим-1. 1 – граница навеса, 2 – линия продольного профиля АВ, 3 – раскоп, I – план, II – продольный профиль.

В разрезе рыхлых отложений грота (Рисунок 5.19) вскрываются три горизонта разного литологического состава (сверху вниз):

1. Пылеватый, светло-серый алеврит со щебнем, дресвой и глыбами известняка. Содержит кости позвоночных. Граница с нижележащим слоем субгоризонтальная, по цвету. Мощность слоя 3 см.

2. Суглинок темно-коричневого цвета с большим содержанием грубообломочного материала (около 80%). Содержит кости позвоночных. Граница с нижележащим слоем субгоризонтальная, по цвету. Мощность слоя 46 см.

3. Дресвяно-щебнисто-глыбовые сильно ожелезненные отложения почти без заполнителя. Мощность слоя 10 см. Субфоссильных остатков не содержит.

Костные остатки позвоночных из слоя 2 яркого коричневато-желтого цвета, а из слоя 1 – светлые. Сохранность костного материала погадочного происхождения хорошая. Всего из отложений грота Кожим-1 определенно 1825 зубов мелких млекопитающих (Таблица 5.11).

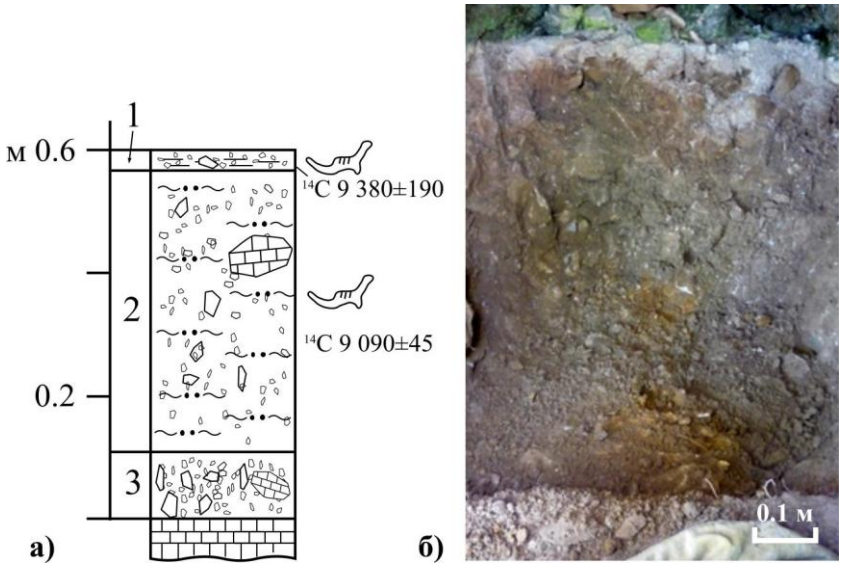


Рисунок 5.19 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений грота Кожим-1. Условные обозначения такие же, как на Рисунке 5.11 (стр. 83).

УМС датировка по нижней челюсти водяной полевки из слоя 2, выполненная Х. ван дер Плихтом (Центр изотопных исследований университета г. Гронингена, Нидерланды), показала возраст 9090±45 лет (GrA-49353), что приходится на ранний голоцен (период раннебореального потепления). Калиброванный диапазон (1 сигма) составляет 10 262–10 205 лет назад. Вторая датировка, выполненная по кости из слоя 1, дала возраст 9380±190 лет (GrA-62946). Разброс датировок и холодолюбивая структура фауны свидетельствуют скорее о пребореальном возрасте комплекса остатков из двух слоев.

Таблица 5.11 – Количество щечных зубов и соотношение остатков (в %) мелких млекопитающих из местонахождения Кожим-1

Вид	Слой 1	%	Слой 2	%
Ochotona pusilla			1	0.1
Sciurus vulgaris	4	1.9	–	–
Craseomys rufocanus	14	6.5	28	1.7
Myodes glareolus	15	7	15	0.9
Myodes rutilus	19	8.9	48	3
Dicrostonyx sp.	3	1.4	205	12.7
Lemmus sibiricus	6	2.8	163	10.1
Myopus schisticolor	13	6	27	1.7
Arvicola terrestris	83	38.8	493	30.6
Microtus gregalis	13	6.1	198	12.3
Alexandromys oeconomus	21	9.8	263	16.3
Microtus agrestis	23	10.7	170	10.5
Всего	214	100	1611	100

Местонахождение Кожим-2

Местонахождение Кожим-2 расположено у скалы под навесом на высоте около 20 м от уреза воды и представляет собой нишу шириной 2.5 м, высотой 1.6 м и глубиной 1.7 м (Рисунок 5.20). Ниша имеет западную экспозицию.

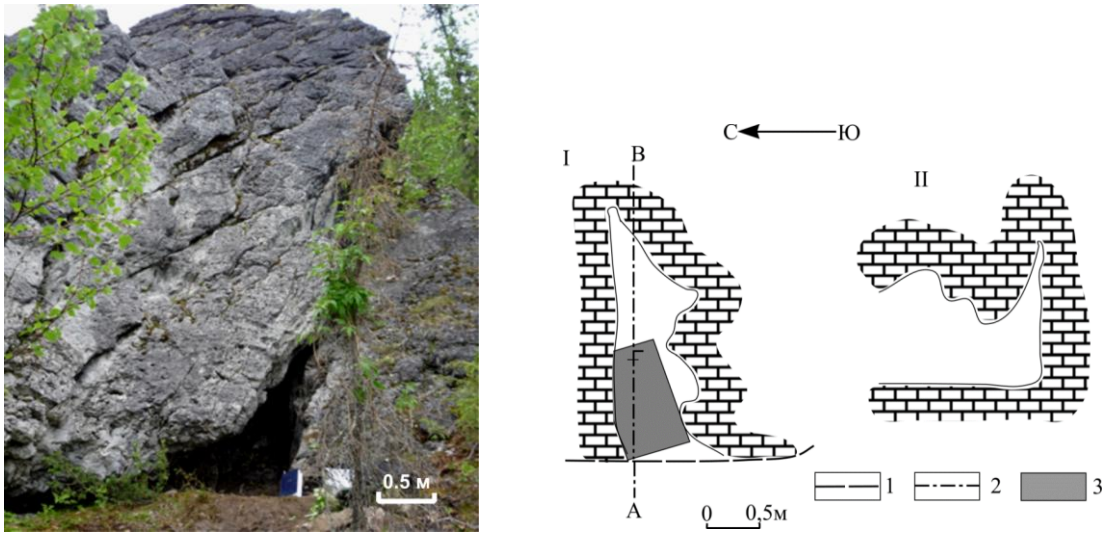
В разрезе рыхлых отложений вскрывается два горизонта (Рисунок 5.21) разного литологического состава (сверху вниз):

1. Серые песчано-алевритовые отложения со щебнем, дресвой и глыбами известняка. Граница с нижележащим слоем субгоризонтальная, по цвету. Мощность слоя 40 см.

2. Супесчаные осадки коричневого цвета со щебнем, дресвой и глыбами известняка. Мощность слоя 30 см.

Кости позвоночных животных светлые, из слоя 2 – коричневатого цвета, а из вышележащего слоя 1 имеют сероватый оттенок. Сохранность костей хорошая, характерная для субфоссильного погадочного материала пещерных ориктоценозов. Всего из отложений местонахождения Кожим-2 определенно 1165 зубов мелких млекопитающих (Таблица 5.12).

Для слоя 2 Й. ван дер Плихтом (Центр изотопных исследований университета г. Гронингена, Нидерланды) была выполнена УМС датировка 1655±35 (GrA-49355), что приходится на поздний голоцен (субатлантик). Калиброванный интервал (1 сигма) 1605-1520 лет назад (344-427 гг. от Р.Х.).



а) б)

Рисунок 5.20 – Общий вид (а) и схема (б) грота Кожим-2. 1 – граница навеса, 2 – линия продольного профиля АВ, 3 – раскоп, I – план, II – продольный профиль.

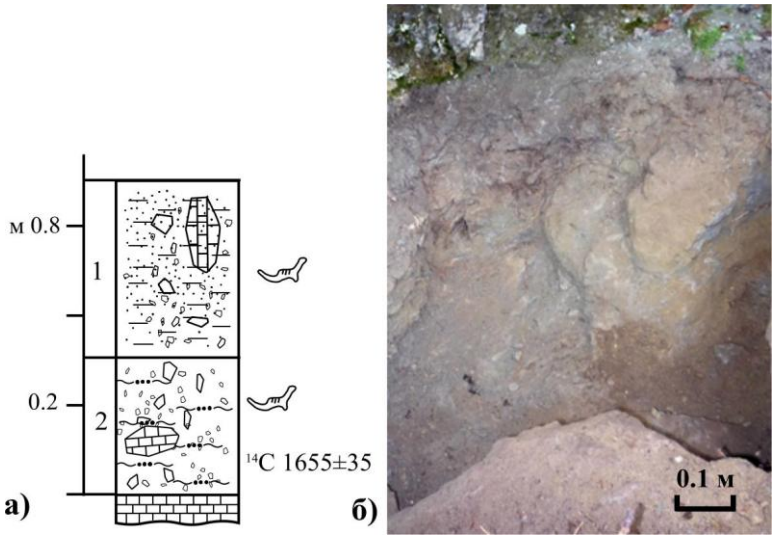


Рисунок 5.20 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений грота Кожим-2. Условные обозначения такие же, как на Рисунке 5.11 (стр. 83).

Грот Соколиный

Грот Соколиный расположен на склоне скального выхода известняков на правом берегу р. Кожим (западный склон Приполярного Урала) в 1.5 км ниже р. Лимбехаю на высоте около 30 м над урезом реки. Грот небольшой по размерам: длина 2.5 м, ширина до 2 м и высота 1.3 м (Рисунок 5.21). Раскопки полости проводились в 2000 г. В разрезе рыхлых отложений грота вскрываются три горизонта разного литологического состава (сверху вниз) (Рисунок 5.22):

Таблица 5.12 – Количество щечных зубов и соотношение остатков (в %) грызунов из местонахождения Кожим-2

Вид	Слой 1	%	Слой 2	%
Sciurus vulgaris	3	0.4	–	–
Sicista betulina	5	0.7	–	–
Craseomys rufocanus	43	6.3	34	7
Myodes glareolus	46	6.7	62	12.9
Myodes rutilus	78	11.4	94	19.5
Lemmus sibiricus	11	1.6	24	5
Myopus schisticolor	34	5	14	2.9
Arvicola terrestris	85	12.4	141	29.3
Microtus gregalis	7	1	13	2.7
Alexandromys oeconomus	83	12.1	24	5
Microtus agrestis	289	42.2	75	15.6
Всего	684	100	481	100

1. Слабоглинистый алеврит со щебнем и дресвой известняка коричневого цвета со слабым красноватым оттенком. Контакт с нижележащим слоем четкий, субгоризонтальный, неровный. Максимальная мощность 0.45 м.

2. Светло-серый, опесчаненый, слабоглинистый алеврит с обломками известняка. Упаковка обломков несколько более плотная, чем в слое 1. Контакт с нижележащим слоем нечеткий, неровный, устанавливается по цвету. Мощность 0 42 м.

3. Глинистый алеврит ярко-коричневого цвета со щебнем и дресвой известняка. Характерна мелкооскольчатая текстура. Мощность 0.35 м.

Во всех слоях были найдены кости позвоночных. Костные остатки светлые, из слоя 1 – окрашены в слабый красноватый оттенок, из слоя 2 – светло серые, а из слоя 3 – коричневого цвета. Сохранность ископаемого материала хорошая, типичная для ориктоценозов в пещерных захоронениях, формировавшихся за счет разрушения погадок. Всего из отложений грота Соколиный определено 3259 зубов мелких млекопитающих (Таблица 5.13).

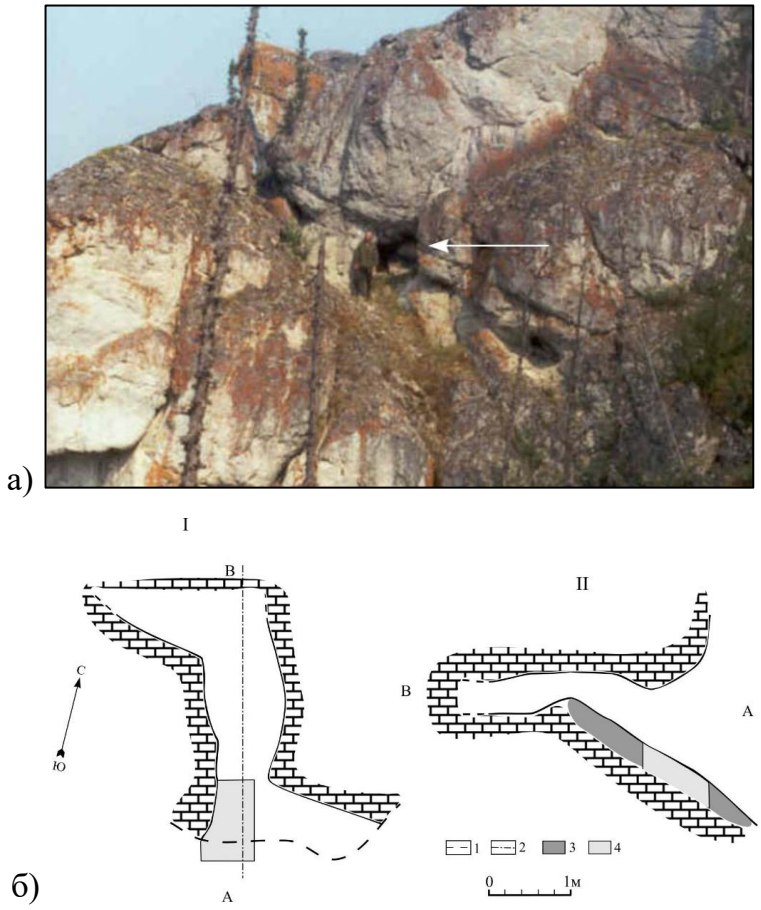


Рисунок 5.21 – Общий вид (а) и схема (б) грота Соколиный. I – план, II – продольный профиль по линии АВ. 1 – граница навеса, 2 – линия продольного профиля, 3 – рыхлые отложения, 4 – раскоп.

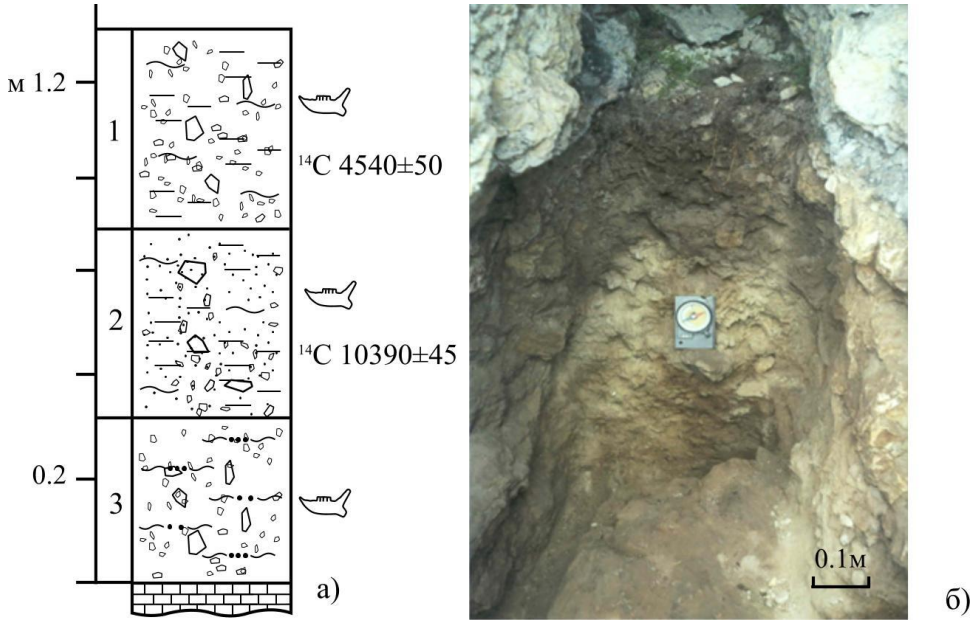


Рисунок 5.22 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений грота Соколиный. Условные обозначения такие же, как на Рисунке 5.11 (стр. 83).

Были сделаны две радиоуглеродные датировки для слоя 2. Первая датировка 7205±202 лет (ИМЭЖ-1300) была выполнена по смеси мелких костей и является, скорее всего, омоложенной. Позднее УМС датирование слоя 2 по нижней челюсти сибирского лемминга показало возраст 10390±45 лет (GrA-42215), что приходится на поздний дриас. Калиброванный диапазон этой даты – 12390-12140 лет назад. Слой 3, судя по его положению в разрезе и по составу и структуре фауны, сформировался в один из эпизодов позднеледниковья, скорее всего в течение интервала беллинг-аллеред. Недавно была получена УМС датировка слоя 1, показавшая возраст 4540±50 (GrA-66864), что приходится на суббореальный период голоцена.

Таблица 5.13 – Количество щечных зубов и соотношение остатков (в %) мелких млекопитающих из грота Соколиный

Вид	Слой 1	%	Слой 2	%	Слой 3	%
Craseomys rufocanus	652	26.7	70	9.9	4	3.5
Myodes glareolus	400	16.4	31	4.4	3	2.6
Myodes rutilus	488	20	42	6	4	3.6
Dicrostonyx sp.	10	0.4	38	5.4	14	12.4
Lemmus sibiricus	–	–	103	14.6	44	38.9
Myopus schisticolor	141	5.8	27	3.8	–	–
Arvicola terrestris	64	2.6	1	0.1	2	1.8
Microtus gregalis	8	0.3	239	33.9	38	33.6
Alexandromys oeconomus	130	5.3	73	10.4	–	–
Microtus agrestis	549	22.5	80	11.4	4	3.5
Всего	2442	100	704	100	113	100

5.2.3. Местонахождения Северного Урала

На Северном Урале находится несколько пещерных местонахождений, некоторые из которых являются комплексными памятниками природы и культуры, содержащими остатки различных групп позвоночных и артефакты верхнего палеолита. Прекрасный обзор геологического строения карстовых полостей и их рыхлых отложений с очерком истории изучения североуральских пещер был сделан Б. И. Гуслицером и В. И. Канивцом [1965]. В работе описание местонахождений позднечетвертичной фауны района ограничено только Медвежьей и Студеной пещерами, давшими наиболее массовый и датированный материал. Для характеристики позднеголоценового этапа истории фауны приводятся данные из двух недатированных местонахождений – Шежима и Пихтовки, представляющих собой поверхностные отложения в месте гнездования пернатого хищника. Примерный возраст этих памятников – несколько десятилетий. Все описанные местонахождения расположены в верховьях р. Печоры на территории Печоро-Илычского заповедника (Рисунок 5.23).

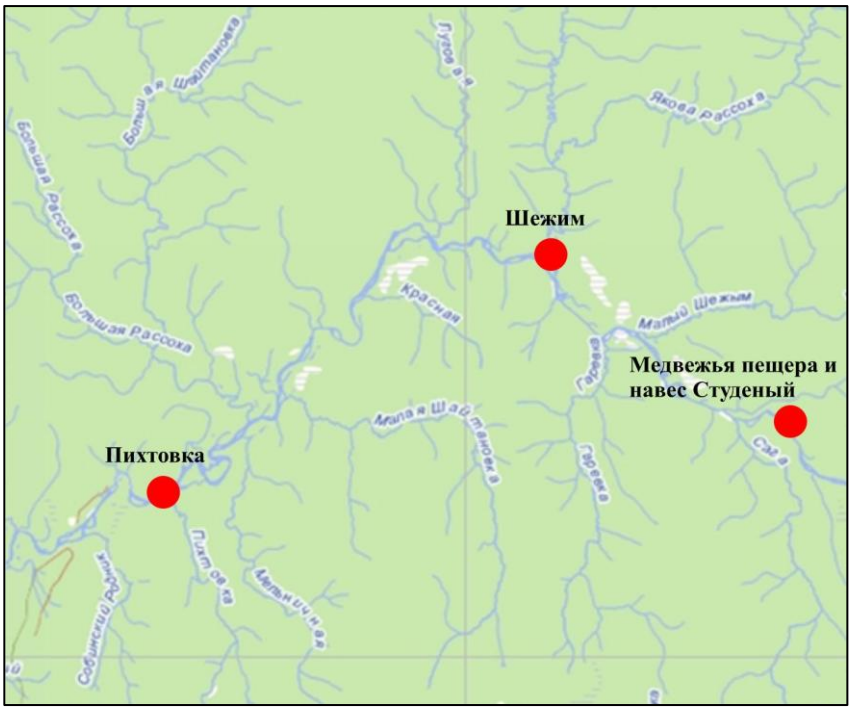


Рисунок 5.23 – Схема расположения местонахождений Северного Урала

Навес Студеный

Описание местонахождения приводится по данным Б. И. Гуслицера и др. [1989]. Памятник представляет собой крупный скальный навес высотой 14 м и шириной 30 м. Он находится в стороне (500 м) от правого берега р. Печоры, в 17 км выше устья р. Большого Шежима в приустьевой части карстового лога Иорданского, на высоте 18 м над урезом реки (62°01’с.ш., 58°38’в.д.). Перед навесом имеется крупная осыпь, образовавшаяся из разрушенного скального козырька. Вероятнее всего, навес представляет погребенную под осыпью часть крупной подземной полости. О существовании обширной системы внутренних ходов, идущих вглубь известнякового массива, свидетельствует наличие под навесом вечной мерзлоты, которая не оттаивает даже за жаркие летние месяцы. Очевидно, что холодный воздух, накопленный зимой, вытекает летом из скрытой крупной пещеры через рыхлые отложения у входа, замораживая их.

Раскопки рыхлых отложений в районе навеса Студеного проводились под руководством Б. И. Гуслицера в 1961 и 1984 гг. В разрезе шурфа сверху вниз были вскрыты следующие слои (Рисунок 5.24):

1. Почвенно-растительный слой. Черный гумус с растительными остатками, с обильной округлой, в результате гипергенных процессов, щебенкой известняка. Содержит редкие костные остатки млекопитающих. Интервал разреза 0.0–1.2 м.

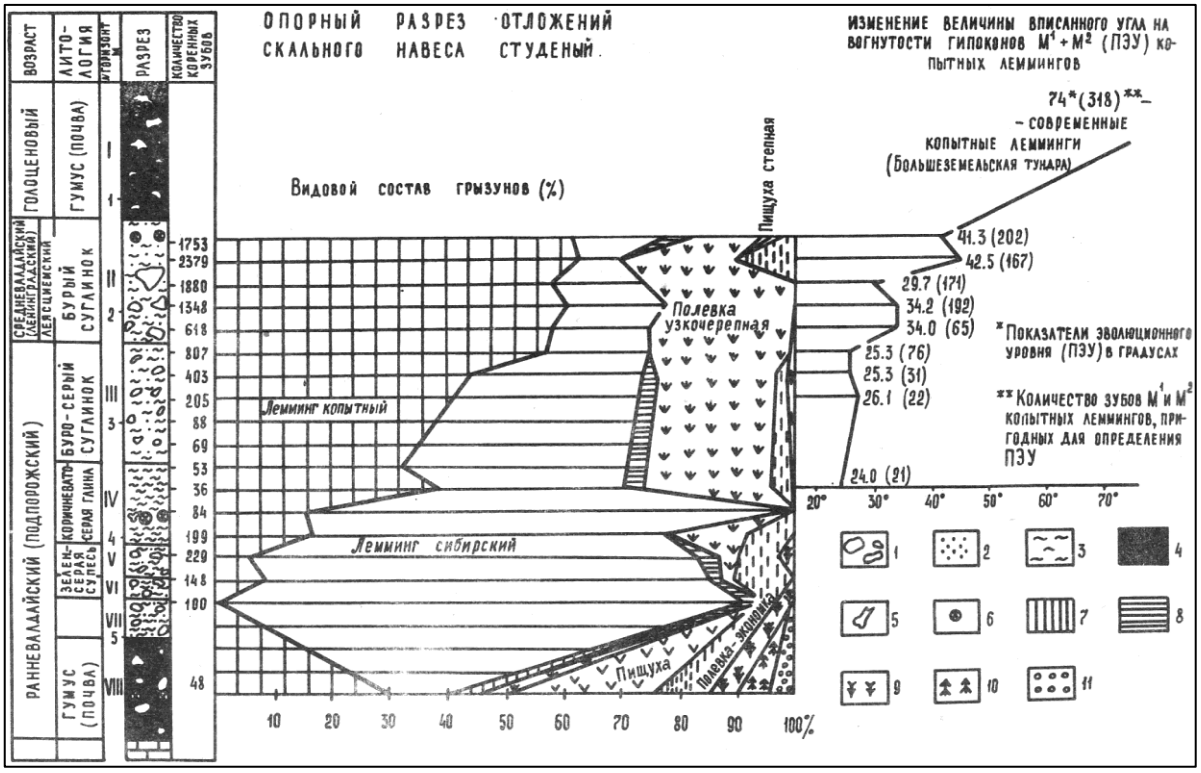


Рисунок 5.24 – Схематический геологический разрез рыхлых отложений навеса Студеный [Гуслицер и др., 1989]. 1 – глыбы и щебень известняка, 2 – песок, 3 – глина, 4 – гумус, 5 – кости крупных млекопитающих, 6 – кремневые отщепы и чешуйки, 7-11 – кости полевок: 7 – Миддендорфа, 8 – северосибирской, 9 – темной, 10 – лесных, 11 – водяной.

2. Бурый суглинок с крупными глыбами и угловатым щебнем известняка. Содержит многочисленные остатки позвоночных. На глубине 1.6 м наблюдался слой, мощностью 5 см, состоящий почти исключительно из костей мелких млекопитающих. Над этим прослоем найдены артефакты, близкие по материалу к изделиям из Медвежьей пещеры. Интервал разреза 1.2–2.3 м.

3. Буро-серый суглинок с некрупными угловатыми глыбами и щебнем известняка, содержащий костные остатки млекопитающих. Интервал разреза 2.3–3.4 м.

4. Коричнево-серая пластичная глина, вверху без грубообломочного материала, в основании содержит небольшое количество полуразложившего щебня известняка. Отложения разбиты на сеть трещин, подчеркнутых ожелезнением. Встречаются костные остатки крупных млекопитающих, а содержание костей микромаммалий невелико. В средней части слоя найдены каменные изделия. Интервал разреза 3.4–4.05 м.

5. Крупный щебень в зеленовато-сером супесчаном заполнителе, песчаную фракцию в котором составляют в основном неокатанные обломки сильно выветрелого кварца, поступавшего сюда из развитого на поверхности известнякового массива на высоте 55 м над урезом р. Печоры олигоценового и миоценового аллювия. Зеленый цвет породе придают обильные чешуйки хлорита и зерна эпидота, обильные в покровных суглинках, перекрывающих дочетвертичный аллювий. По мнению Б. И. Гуслицера и др. [1989] этот материал был переотложен со склона в основание навеса солюфлюкционными процессам и плоскостным смывом в условиях влажного климата и развития вечной мерзлоты. Содержит костные остатки млекопитающих. Интервал разреза 4.05–4.4 м.

6. Зеленовато-серая супесь с небольшим содержанием мелкого известнякового щебня, напоминающая породы вышележащего слоя 5. Кости маммалий немногочисленны. Интервал разреза 4.4–4.6 м.

7. Слой, представляющий собой переход к нижележащему гумусированному горизонту. Интервал разреза 4.6–4.9 м.

8. Сильно гумусированная почва темно-серого цвета, массивная, с полуразложившимися растительными остатками. Грубообломочный материал в виде глыб и щебня известняка подвергался процессам растворения гуминовыми и другими органическими кислотами. Содержит редкие кости млекопитающих (48 моляров). Интервал разреза 4.9–5.8 м.

Всего в результате раскопок было собрано 10448 зубов мелких млекопитающих (Таблицы 5.14, 5.15). Костные остатки из разных горизонтов слабо отличаются по цвету, будучи окрашены в разные оттенки коричневого цвета, чаше красноватые. Сохранность ископаемого материала характерная для первичных тафоценозов (без посмертного переноса). Следует отметить, что условные горизонты в Таблицах 5.14 и 5.15 не совпадают со слоями, выделенными Б. И. Гуслицером и др. [1989]’ при литологическом описании разреза, поэтому при сопоставлении таблиц и литологии следует ориентироваться на глубины.

Таблица 5.14 – Количество остатков грызунов (m1) из отложений Студеной пещеры [Кочев, 1993]

Вид	Условные горизонты, глубина (м)				
	Слой 1, 1.4–1.8	Слой 2, 1.8–2.4	Слой 3, 2.4–3.0	Слой 4 3.0–4.2	Слой 4, 4.2–6.0
Ochotona pusilla	+	–	–	–	+
Myodes sp.	4		1		1
Dicrostonyx sp.	946	685	53	28	17
Lemmus sibiricus	24	178	83	68	135
Microtus gregalis	109	239	39	11	5
Alexandromys oeconomus		1	4	9	6
Microtus agrestis			1		1
Alexandromys middendorffii	–	–	–	1	–
Количество m1	1083	1103	181	117	165

Таблица 5.15 – Соотношение остатков грызунов (%, m1) из отложений Студеной пещеры [Кочев, 1993]

Вид	Условные горизонты, глубина				
	Горизонт 1, 1.4–1.8	Горизонт 2, 1.8–2.4	Горизонт 3, 2.4–3.0	Горизонт 4, 3.0–4.2	Горизонт 4, 4.2–6.0
Ochotona pusilla	+	–	–	–	+
Myodes sp.	0.37	–	0.6	–	0.6
Dicrostonyx sp.	87.3	62.1	29.3	23.9	10.3
Lemmus sibiricus	2.2	16.1	45.9	58.1	81.8
Microtus gregalis	10.1	21.7	21.5	9.4	3
Alexandromys oeconomus	–	0.1	2.2	7.7	3.6
Microtus agrestis	–	–	0.56	–	0.6
Alexandromys middendorffii	–	–	–	0.86	–

При возрастной интерпретации разреза Б. И. Гуслицер и др. [1989] и В. А. Кочев [1993] придерживались точки зрения на средневалдайский возраст формирования культурного слоя Медвежьей пещеры, игнорируя радиоуглеродные датировки, считавшиеся ими омоложенными. На основании близости значений ПЭУ копытных леммингов из бурого суглинка Медвежьей пещеры и верхней части разреза навеса Студеного эти горизонты считались ими одновозрастными. Возраст нижней части разреза принимался как ранневалдайский. В дальнейшем Н. Г. Смирновым [1996] была показано, что радиоуглеродные датировки отложений Медвежьей пещеры хорошо сопоставляются с характеристикой фауны и особенностями климата и ландшафтов. По его мнению, возраст условных горизонтов 1 и 2 Студеной, где преобладают остатки копытного лемминга – последний ледниковый максимум, а нижняя часть разреза с

обилием остатков сибирского лемминга отлагалась в конце раннего – среднем валдае. С такой трактовкой расчленения разреза Студеной пещеры трудно не согласиться.

Недавно были опубликованы пять радиоуглеродных датировок остатков копытного лемминга из отложений Студеной пещеры [Palkopoulou et al., 2016] – от 22 380±170 лет (OxA-30034) до 24 790±220 лет (OxA-30032), калиброванные значения которых составляют диапазон 26 430 – 29 070 лет. Скорее всего образцы для датирования были взяты из слоёв с резким преобладанием остатков копытного лемминга – слои 1 и 2, что подтверждает предположение Н. Г. Смирнова [1996] о том, что возраст этих горизонтов – последний ледниковый максимум. Кроме того, есть также оценки абсолютного возраста костных остатков сибирского лемминга – 30-35 тыс. лет, которые получены по степени расхождения генетических линий в программе BEAST [Lagerholm et al., 2014]. Скорее всего костные остатки сибирских леммингов были взяты из нижней части разреза, где они преобладают. Эти косвенные оценки возраста, указывающие на средний валдай, также подтверждают мнение Н. Г. Смирнова [1996].

Медвежья пещера

Описание местонахождения приводится по опубликованным данным [Гуслицер, Канивец, 1965; Гуслицер, Павлов, 1988; Гуслицер и др., 1990]. Медвежья пещера – самая крупная на Печорском Урале, расположена в 0.5 км к северу от берега Печоры и в 200 м от устья лога Иорданского, в одной из скал его левого борта, на высоте 24 м от дна лога. Входной грот пещеры обращен на юг, его ширина 12 м, высота 3 м (Рисунок 5.24).

Раскопки местонахождения проводились в 1960-1962 гг. и 1982-1984 гг. на привходовой площадке грота. Общая площадь раскопов составила 184 м^2. Сводный разрез отложений грота состоит из следующих основных горизонтов (сверху вниз) (Рисунок 5.25):

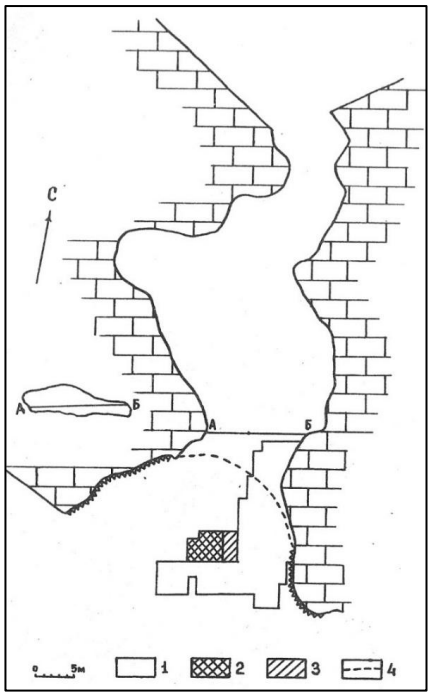


Рисунок 5.25 – План Медвежьей пещеры [Гуслицер, Павлов, 1988]. 1 – раскоп 1960-1962 гг.; 2 – раскоп 1983 г.; 3 – раскоп 1983 г.; 4 – граница нависания карниза грота

1. Сильно гумусированная почва со щебнем известняка. Мощность до 1.5 м.

2. Глыбы и щебень известняка с доломитовой мукой. Мощность до 1.5 м.

3. Зеленовато-серая, местами серая супесь. Мощность до 1.6 м.

4. Погребенная сильно гумусированная почва со щебнем известняка. Мощность до 0.8 м.

5. Бурый суглинок со щебнем известняка, состоящий из более песчанистого слоя «А», мощностью до 1.1 м и залегающего ниже более глинистого слоя «Б», содержащего верхнепалеолитические артефакты, мощностью до 0.8 м.

6. Известковистая супесь максимальной мощностью 0.2 м.

7. Коричневая глина. Мощность до 0.7 м.

Представления о возрасте отложений Медвежьей пещеры и содержащихся в них костных остатков млекопитающих существенно изменялись.

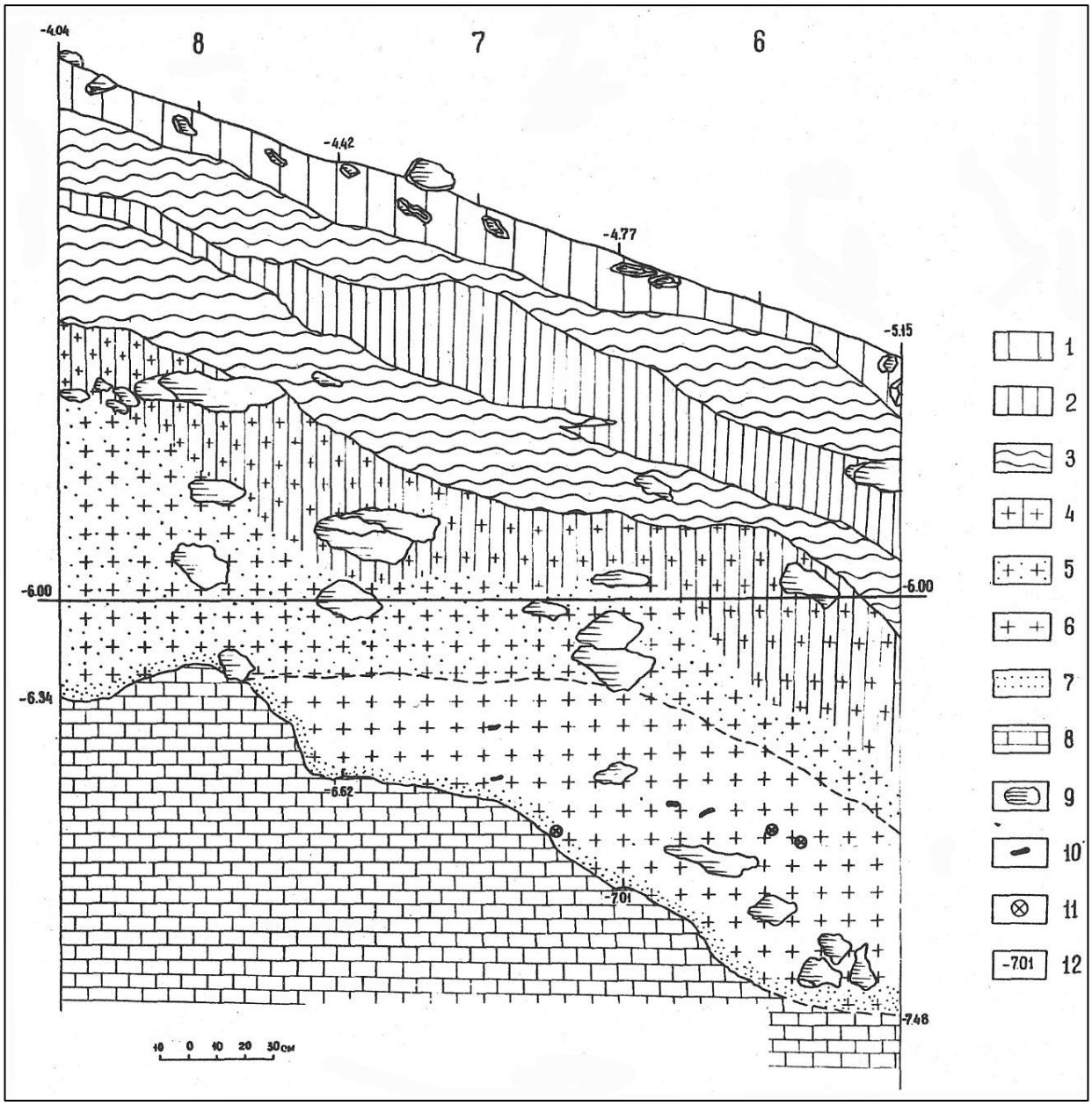


Рисунок 5.26 – Разрез восточной стенки раскопа 1983 г. [Гуслицер, Павлов, 1988]. 1 – гумус; 2 – интенсивно гумусированный суглинок черно-серого цвета; 3 – зеленовато-серая суглино-супесь; 4 – серо-бурый гумусированный суглинок; 5 – горизонт А бурого щебенистого суглинка; 6 – горизонт Б бурого щебенистого суглинка; 7 – песок; 8 – коренное ложе; 9 – глыбы и щебень известняка;10 – кость; 11 – кремень; 12 – отметки глубин в метрах.

И. Е. Кузьмина [1971], рассматривая историю формирования териофауны Северного Урала, объединила костные остатки позднеплейстоценовых видов из горизонтов серо-палевого и бурого суглинков Медвежьей пещеры, а также и из других местонахождений Северного Урала и считала, что возраст основной массы костей – поздний плейстоцен (около 15-20 тыс. лет назад). Б. И. Гуслицер и П. Ю. Павлов [1988] определяли возраст слоя бурого суглинка как бызовской (средневалдайский), хотя приводимые ими радиоуглеродные датировки свидетельствуют о полярном (поздневалдайском) возрасте слоя. Горизонт бурого суглинка имеет три датировки по ^{14}C: две для нижней части слоя – 16 300 ± 150 (ЛЕ-3060) и 17 980 ± 200 лет и одна для верхней части слоя 12 230 ± 100 лет (ЛЕ-3059) [Гуслицер, Павлов, 1988]. Эти данные, считавшиеся авторами неверными, нашли в дальнейшем свое подтверждение в работе Н. Г. Смирнова [1996]. На основе анализа материалов по составу и структуре фауны мелких млекопитающих он считает, что нижняя часть слоя бурого суглинка отлагалась в холодную фазу полярного времени, а верхняя часть – в позднеледниковье. Сейчас можно считать установленным, что осадки слоя бурого суглинка Б содержат костные остатки фауны последнего ледникового максимума, горизонт А датируется интерстадиалом бёллинг, а слой зеленоватой супеси, вероятно, имеет раннеголоценовый возраст.

Комплекс остатков микромаммалий собранных из отложений Медвежьей пещеры изучался В. А. Кочевым [1993] и Н. Г. Смирновым [1996]. Исследования показали похожие результаты (Таблицы 5.16, 5.17, 5.18). Кости позвоночных хорошей сохранности, коричневого цвета. По данным В. А. Кочева [1993] щечные зубы копытного и сибирского леммингов, серых полевок имеют равномерную сохранность, т.е. доля всех зубов относительно самого многочисленного моляра достаточно велика – 46-68%. Высок также и процент зубов в челюстях – 7-27%. Такие показатели сохранности являются типичными для пещерных местонахождений, как было показано ранее свердловскими палеозоологами [Смирнов и др., 1986].

Таблица 5.16 – Количество остатков грызунов (m1) из отложений Медвежьей пещеры [Кочев, 1993]

Вид	Слой, горизонт					
	Слой 1	Слой 2	Слой 3	Слой 4	Слой 5, гор. А	Слой 5, гор. Б
Ochotona pusilla	–	–	+	+	+	+
Myodes sp.	15		23	6	17	
Dicrostonyx sp.	–	7	18	2	175	2321
Lemmus sibiricus	–	6	32	4	326	136
Myopus schisticolor	–	–	–	–	–	–
Arvicola terrestris	–	–	8	1	8	2
Microtus gregalis	–	5	20	5	314	206
Alexandromys oeconomus	1	6	5	3	40	–
Microtus agrestis	1	–	2	2	2	–
Alexandromys middendorffii		–	1	–	3	–
Количество m1	17	24	109	23	885	2665

Таблица 5.17 – Соотношение остатков грызунов (%, m1) из отложений Медвежьей пещеры [Кочев, 1993]

Вид	Слой, горизонт					
	Слой 1	Слой 2	Слой 3	Слой 4	Слой 5, гор. А	Слой 5, гор. Б
Ochotona pusilla	–	–	+	+	+	+
Myodes sp.	88.2	–	21.1	26.1	1.9	–
Dicrostonyx sp.	–	29.2	16.5	8.7	19.8	87.1
Lemmus sibiricus	–	25.0	29.4	17.4	36.8	5.1
Myopus schisticolor	–	–	–	–	–	–
Arvicola terrestris	–	–	7.3	4.4	0.9	0.1
Microtus gregalis	–	20.8	18.4	21.7	35.5	7.7
Alexandromys oeconomus	5.9	25.0	4.6	13.0	4.5	–
Microtus agrestis	5.9	–	1.8	8.7	0.2	–
Alexandromys middendorffii	–	–	0.9	–	0.3	–

Таблица 5.18 – Соотношение остатков грызунов (%) из отложений Медвежьей пещеры [Смирнов, 1996]

Вид	Слои и глубина, м					
	Зел. супесь 0.15	Нижн. гумус, 0.35	Бур. сугл. А, 0.05	Бур. сугл. А, 0.45	Бур. сугл. Б, верх	Бур. сугл. Б, низ
Ochotona pusilla	+	+	+	+	+	–
Sciurus vulgaris	0.8	–	–	–	–	–
Craseomys rufocanus	11.4	16.7	1.0	1.0	0.3	–
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	17.1	16.7	1.5	2.0	0.5	–
Dicrostonyx sp.	8.9	8.3	17.0	20.4	73.9	80.5
Lemmus sibiricus	19.5	16.7	30.0	25.5	10.4	7.8
Myopus schisticolor	4.9	–	3.5	5.1	1.0	2.3
Arvicola terrestris	8.1	–	1.0	2.0	–	–
Microtus gregalis	13.0	20.8	32.5	36.7	13.7	9.4
Alexandromys oeconomus	6.5	12.5	6.5	6.1	–	–
Microtus agrestis	9.8	8.3	7.0	1.0	–	–
Alexandromys middendorffii	–	–	–	–	0.3	–
Всего мин кол-во особей	62	12	100	49	197	64

Шежим

Описание местонахождения приводится по данным Н. Г. Смирнова и Н. О. Садыковой [2003]. Памятник находится на левом берегу р. Печоры напротив кордона Шежим, примерно в 300 м от берега реки (62°05’с.ш., 58°24’в.д.). Местонахождение представляет собой скальную гряду, протянувшуюся вдоль русла реки по краю поймы. С заросшей травой поверхности скалы собраны отложения (мощностью 10 см) с обильными костными остатками (Таблица 5.19). По данным местных жителей, в этом месте в течение 30–40 лет обитал филин, но в последние годы не гнездился. Находки зубов ондатры в отложениях Шежима, акклиматизированной в Республике Коми в 1930-ые гг. также свидетельствуют о том, что комплекс остатков имеет возраст около 60-70 лет.

Пихтовка

Описание памятника приведено по данным Н. Г. Смирнова и Н. О. Садыковой [2003]. Местонахождение Пихтовка находится вблизи устья притока р. Печоры – р. Пихтовки (60°00’с.ш., 58°08’в.д.). Оно представляет собой скалистую гряду длиной около 500 м, протягивающуюся вдоль левого берега Пихтовки. Здесь также как и в

Шежиме, костные остатки находились в маломощных отложениях, развитых прямо на поверхности коренных пород. Определения видового состава костных остатков и их соотношения приведены в Таблице 5.20.

Таблица 5.19 – Количество и соотношение (%) остатков грызунов из отложений местонахождения Шежим [Смирнов, Садыкова, 2003]

Вид	Кол-во остатков	%
Sciurus vulgaris	22	29.3
Ondatra zibetica	1	1.3
Craseomys rufocanus	6	8
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	9	12
Myopus schisticolor	10	13.3
Arvicola terrestris	8	10.7
Alexandromys oeconomus	11	14.7
Microtus agrestis	8	10.7
Общее количество одноименных зубов	75	

Таблица 5.20 – Количество и соотношение (%) остатков грызунов из отложений местонахождения Пихтовка (Смирнов, Садыкова, 2003)

Вид	Кол-во остатков	%
Sciurus vulgaris	16	16.5
Eutamias sibiricus	2	2.1
Pteromys volans	1	1.0
Craseomys rufocanus	10	10.3
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	5	5.2
Myopus schisticolor	8	8.2
Arvicola terrestris	45	46.4
Alexandromys oeconomus	8	8.2
Microtus agrestis	2	2.1
Общее количество одноименных зубов	97	

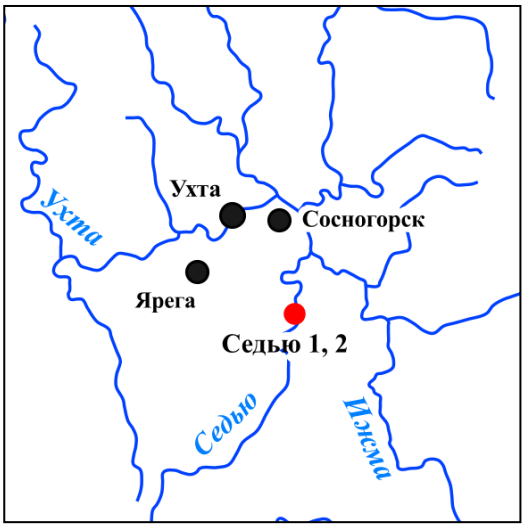
5.2.4. Местонахождения Тимана

На Тимане находятся пять местонахождений пещерного типа, материал из которых обсуждается в работе. Местонахождения Седью-1 и 2 расположены на Южном, а Пижма-1, 3 и 4 – на Среднем Тимане. Из погадок, собранных нами в долине р. Печорской Пижмы, определены зубы белки и красно-серой полевки.

Седью-1

Местонахождения Седью-1 и Седью-2 располагаются всего в полутора десятках метров друг от друга на правом берегу р. Седью (приток р. Ижмы) на высоте около 10 м от уреза реки, примерно в 1 км ниже по течению от пос. Седью в береговом обнажении палеозойских рифогенных известняков (63°30’с.ш., 53°95’в.д.) (Рисунок 5.25).

а)



б)

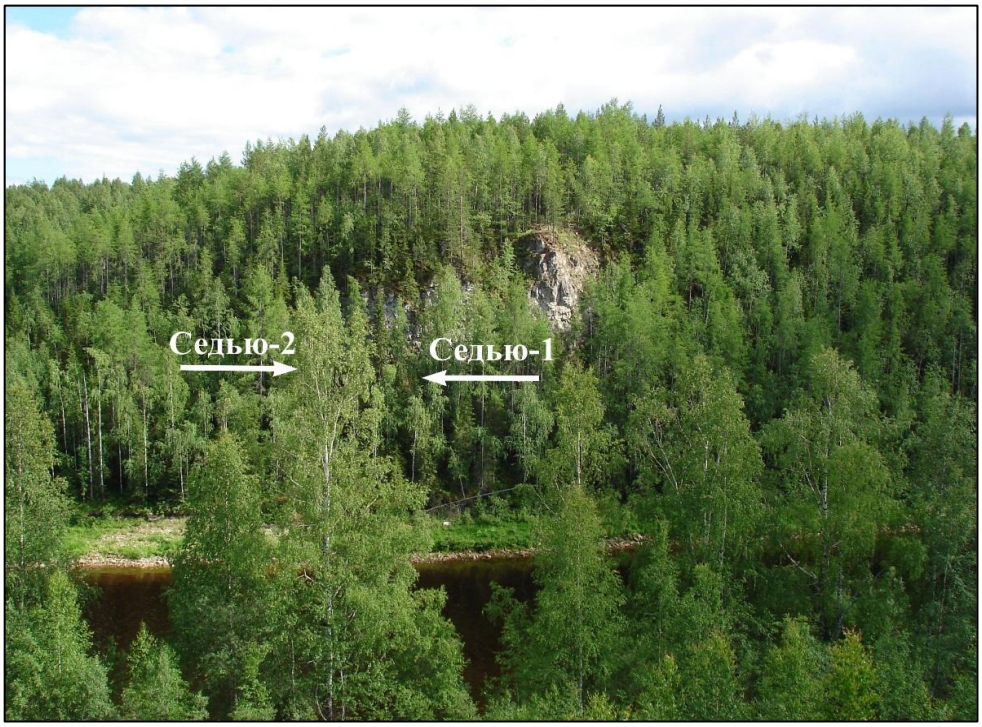
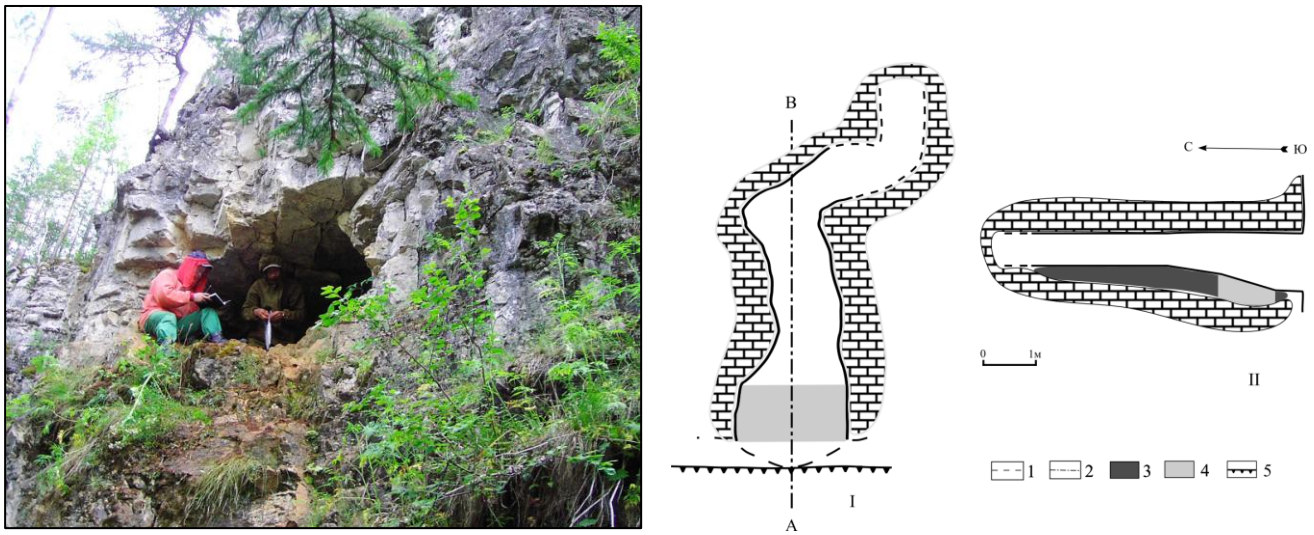


Рисунок 5.27 – Карта расположения южнотиманских местонахождений (а) и общий вид обнажения на правом берегу р. Седью (б).

Местонахождение Седъю-1 представляет собой небольшой грот: ширина его входной части и высота составляют 1 м, а глубина достигает 5 м (Рисунок 5.26). Раскопки проводились в 2003г. В разрезе рыхлых отложений (Рисунок 5.27) входного грота общей мощностью 0.6 м вскрывается два горизонта разного литологического состава (сверху вниз):



а) б)

Рисунок 5.28 – Общий вид (а) и схема (б) местонахождения Седью-1.

I – план, II – продольный профиль по лини АВ, 1 – граница навеса; 2 – линия продольного профиля; 3 – рыхлые отложения; 4 – раскоп, 5 – скальный обрыв.

1. Коричневый суглинок со щебнем и дресвой известняка, содержание которых около 15%. Контакт с нижележащим слоем нечеткий, субгоризонтальный, подчеркнут ожелезнением и омарганцеванием. Максимальная мощность 0.45 м.

2. Красновато-коричневая супесь. От вышележащего слоя 1 отличается по цвету и по повышенному содержанию обломочного материала псаммитовой размерности. Объем крупнообломочного материала такой же, как и в слое 1. Мощность 0.4 м.

Во обоих слоях были найдены кости позвоночных, из которых определено более 7000 щечных зубов мелких млекопитающих (Таблица 5.21). Большая часть костных остатков млекопитающих принадлежит грызунам и зайцеобразным.

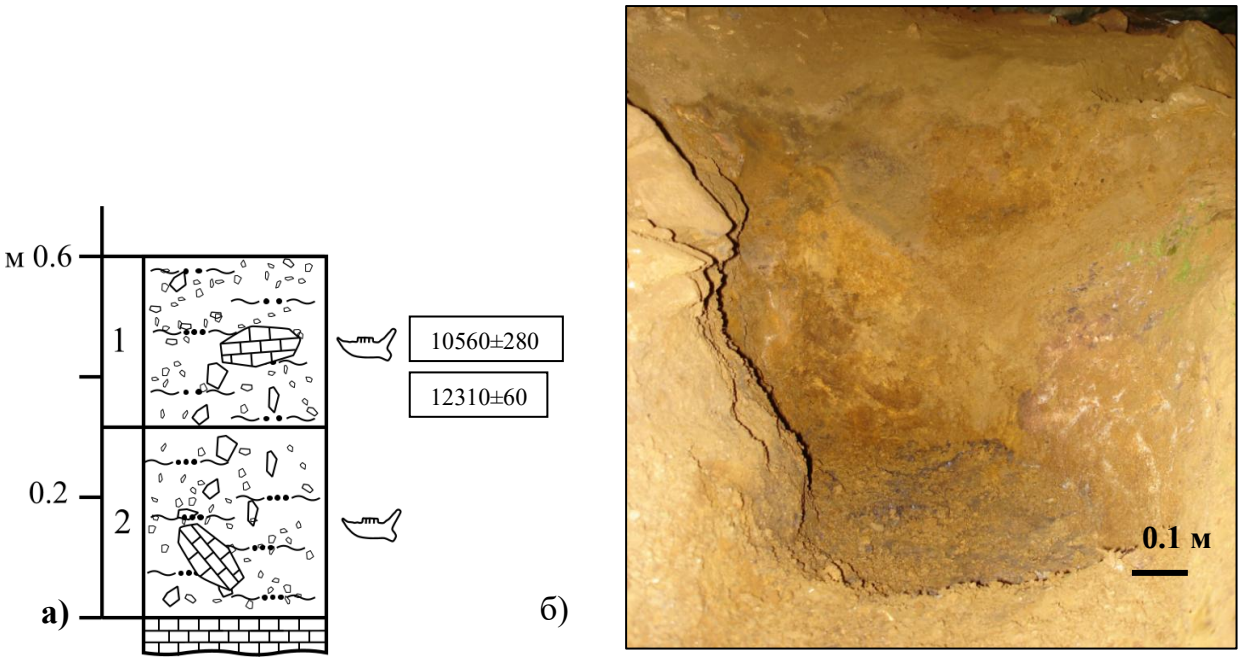


Рисунок 5.29 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений грота Седью-1. Условные обозначения такие же, как на Рисунке 5.11 (стр. 83).

Таблица 5.21 – Количество щечных зубов и соотношение остатков (в %) мелких млекопитающих из грота Седью-1

Вид	Слой 1, 0-20см	%	Слой 1, 20-45см	%	Слой 2	%
Desmana sp.	2	0.02	–	–	–	–
Ochotona pusilla	70	1.7	36	2.3	40	2.7
Pteromys volans	11	0.3	0	0.0	2	0.1
Sciurus vulgaris	6	0.1	2	0.1	1	0.1
Tamias sibiricus	4	0.1	–	–	1	0.1
Craseomys rufocanus	55	1.3	18	1.2	8	0.5
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	235	5.7	79	5.1	39	2.6
Dicrostonyx gulielmi	144	3.5	35	2.2	96	6.4
Lemmus sibiricus	2139	51.7	867	55.6	924	61.4
Myopus schisticolor	136	3.3	8	0.5	31	2.1
Arvicola terrestris	343	8.3	139	8.9	35	2.3
Microtus gregalis	373	9.0	142	9.1	252	16.7
Alexandromys oeconomus	418	10.1	153	9.8	56	3.7
Microtus agrestis	127	3.1	53	3.4	–	–
Alexandromys middendorffii	76	1.8	26	1.7	21	1.4
Всего	4139	100	1558	100	1506	100

Кроме грызунов, пищухи и выхухоли из отложений Седью-1 были также определены остатки *Sorex.* cf. *runtinensis, S.* cf. *caecutiens, S.* cf. *minutes, S.* cf. *araneus, Neomys* sp., *Lepus timidus, Martes* sp., *Mustela erminea, M. nivalis* (определение Т. В. Фадеевой), а также фрагмент диафиза плечевой кости северного оленя со следами погрызов. Значению находки остатков выхухоли в контексте разнообразных палеоэкологических, палеогеографических и палеогидрологических проблем посвящены ряд публикаций автора [Смирнов, Пономарев, 2007; Ponomarev et al., 2015; Пономарев, Косинцев, 2017].

Бóльшая часть костных остатков млекопитающих светлые, желтоватые, однородные по сохранности. Исключение составляют небольшое количество остатков белки, бурундука и летяги, которые отличаются от остальных белым цветом. Сохранность остатков типичная для материала погадочного происхождения. Преобладают в составе ископаемого комплекса мелкие млекопитающие, что свидетельствует о накоплении остатков в результате деятельности пернатых хищников, а наличие следов погрызов на костях говорит об участии в этом процессе маммальных хищников.

По смеси мелких костей из нижней части (20-35 см) верхнего слоя (слой 1) была выполнена радиоуглеродная датировка 10560±280 (ИГАН-3224). Позже были выполнены две УМС датировки отдельных костей: выхухоли 12310±60 (GrA 38567) и белки 1270±35 (GrA 38525). Разные датировки костей белки и выхухоли свидетельствуют о перемешивании ископаемого материала, которое, однако, имеет ограниченные масштабы. Об этом говорит то, что первая датировка, выполненная по смеси мелких костей не сильно отличается от УМС датировки выхухоли, то есть загрязнение образца молодым углеродом было незначительным. Вероятно, остатки некоторых видов, скорее всего те, которым необходим сомкнутый древостой (белка, летяга) и остатки которых отличаются от костей остальных видов по сохранности, а также небольшая часть костей других лесных видов попали в это местонахождение в позднем голоцене.

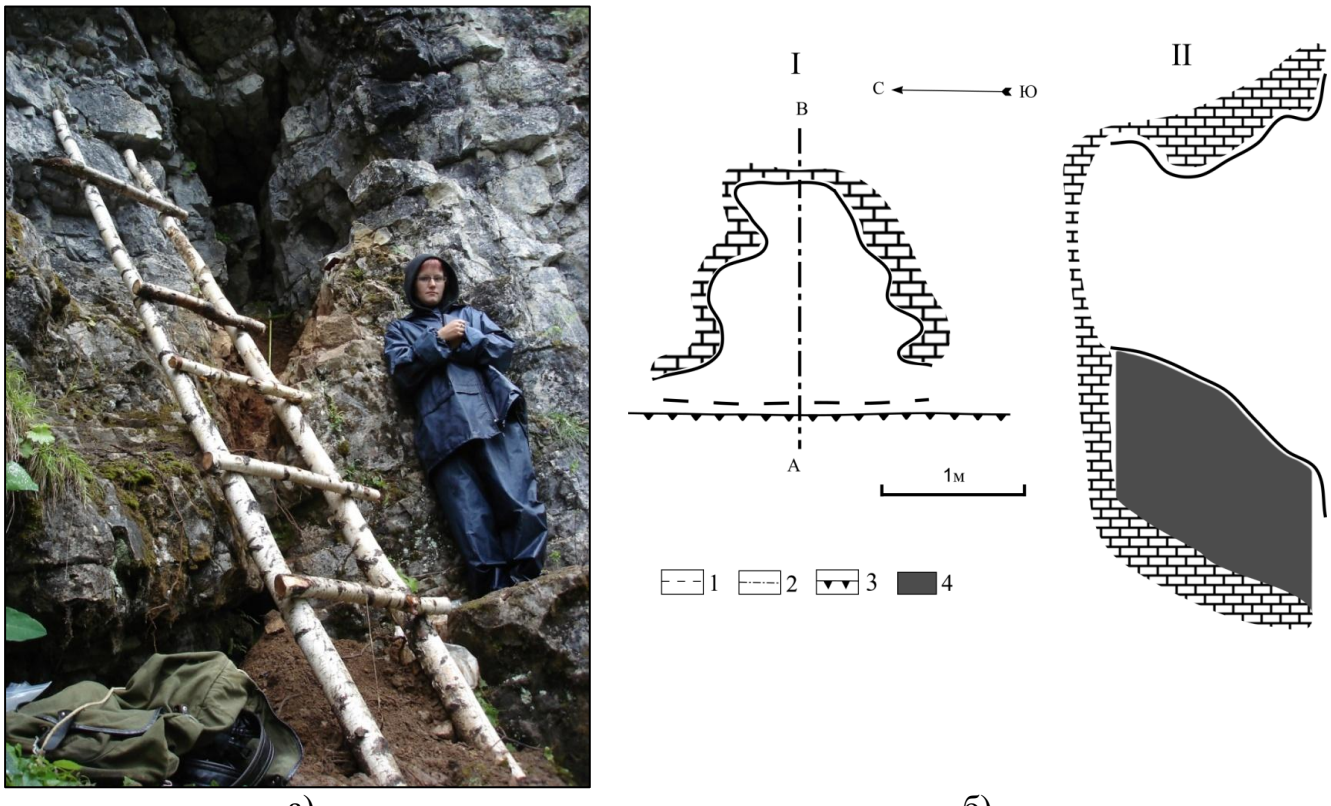
Седью-2

Местонахождение представляет собой нишу в береговом обнажении девонских рифогенных известняков. Оно имеет восточную экспозицию и располагается на правом берегу р. Седью (приток р. Ижмы) на высоте ~10 м от уреза реки всего в полутора десятке метров ниже по течению (севернее) от пещеры Седью- 1. Ширина ниши – 1.3 м, максимальная высота – 2.3 м, длина – 1.7 м (Рисунки 5.28 и 5.29). Раскопки рыхлых

отложений в нише проводились в 2006 году. Площадь раскопа составила около 1 м^2. В разрезе рыхлых отложений местонахождения вскрывается четыре горизонта разного литологического состава (сверху вниз):

1. Коричневая алевритистая супесь с корнями растений и низким (до 10-20%) содержанием крупнообломочного материала в виде дресвы, щебня и мелких глыб известняка. Граница с нижележащим слоем нечеткая, субгоризонтальная, по цвету. Мощность 0.25 м.

1а. Более светлая, серовато-коричневая супесь, по составу мелкозема почти не отличающаяся от осадков слоя 1. Содержание крупнообломочного материала заметно выше, чем в отложениях слоя 1 и составляет примерно 40-50%. В нижних 10см слоя содержание крупных обломков достигает 70-80%. В средней части слоя наблюдается изогнутая полоса ожелезнения мощностью 1см. Граница с нижележащим слоем нечеткая, субгоризонтальная. Мощность 0.35 м.



а) б)

Рисунок 5.30 – Общий вид (а) и схема (б) местонахождения Седью-2. I– план, II – продольный профиль по лини АВ, 1 – граница навеса; 2 – линия продольного профиля; 3 – скальный обрыв; 4 – рыхлые отложения.

2. Желто-коричневая супесь, гораздо более песчанистая, чем вышележащие осадки слоев 1 и 1а. Упаковка крупных обломков известняка такая же, как в нижней части слоя 1а. Граница с нижележащим слоем нечеткая, наклонная. Мощность 0.1 м.

3. Светлый, желтовато-серый глинистый известковый песок с большим количеством гравия и мелкой гальки. Песчаный, гравийный и мелкогалечный материал представлен окатанными обломками гипергенно измененных, выветрелых карбонатных отложений (известняков). Встречаются мелкие хорошо окатанные гальки некарбонатных пород. Местами осадки сильно ожелезнены и омарганцованы. Мощность 0.25 м.

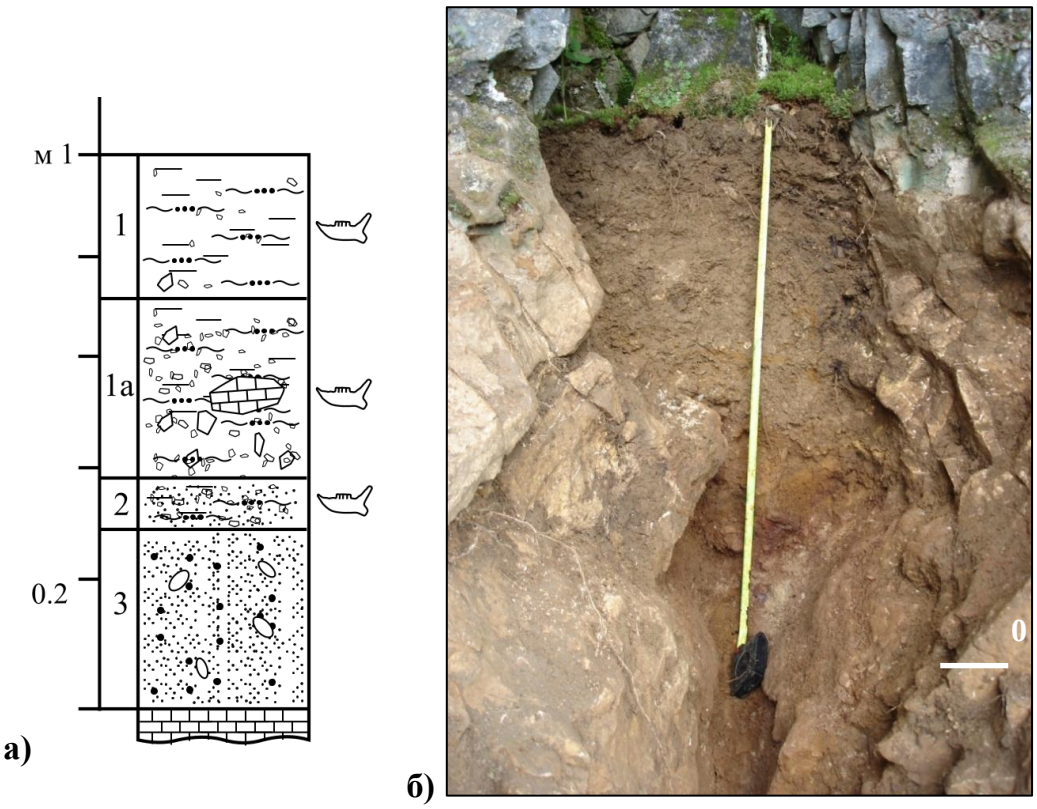


Рисунок 5.31 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений грота Седью-2. Условные обозначения такие же, как на Рисунке 5.11 (стр. 83).

Костные остатки позвоночных животных, в основном мелких млекопитающих, найдены в верхних трех слоях. Всего определено около 1800 щечных зубов мелких млекопитающих (Таблица 5.22).

Таблица 5.22 – Количество щечных зубов и соотношение остатков (в %) мелких млекопитающих из грота Седью-2

Вид	слой 1	%	слой 1а	%	слой 2	%
Pteromys volans	1	0.08	–	–	–	–
Tamias sibiricus	1	0.08	–	–	–	–
Sicista betulina	3	0.25	–	–	–	–
Craseomys rufocanus	102	8.41	133	22.28	25	39.68
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	948	78.15	353	59.13	31	49.21
Myopus schisticolor	47	3.87	49	8.21	1	1.59
Arvicola terrestris	1	0.08	1	0.17	–	–
Alexandromys oeconomus	59	4.86	33	5.53	–	–
Microtus agrestis	51	4.20	28	4.69	6	9.52
Всего	1213	100	597	100	63	100

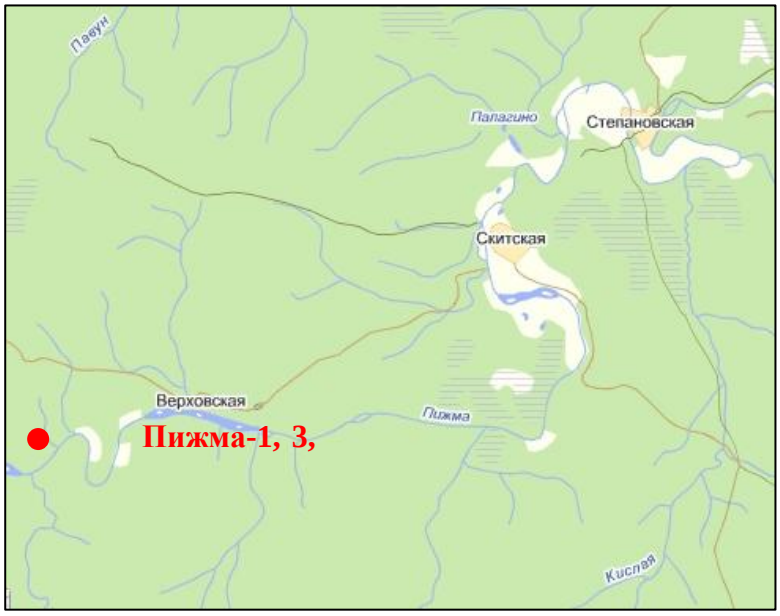
Среди тафономических особенностей данного местонахождения можно отметить резкую избирательность в накоплении костей. Очевидно отсутствие остатков одного вида из мезоразмерной группировки – белки и лишь единичные находки другого вида этой же размерной группы – водяной полевки. Это объясняется, по-видимому, тем, что накопление костей происходило, по всей видимости, за счет жизнедеятельности некрупного пернатого хищника. Отсутствуют остатки и лесной мышовки, которая обитает здесь в настоящее время [Куприянова, 1994] и остатки которой найдены в позднеголоценовых отложениях Среднего Тимана [Пономарев и др., 2005], что объясняется, вероятно, сравнительной редкостью вида в данных локальных местообитаниях. Невысокая доля околоводных видов связана также с избирательностью пернатого хищника, предпочитавшего охотиться в лесных стациях, а не в пойме реки.

Пижма-1

Местонахождения Пижма-1, 3 и 4 располагаются в пределах одного крупного (около 400 м в длину) выхода каменноугольных пород (Ефремов Заград), расположенного на левом берегу р. Печорской Пижмы (приток реки Печоры), в 1.5 км выше дер. Верховской на высоте ~50 м от уреза реки (64°55'с.ш., 51°40'в.д.) (Рисунок 5.30).

Грот Пижма-1 почти не имеет предвходовой площадки, ширина его входной части – 5 м, высота – 2.5 м, длина – 6.5 м (Рисунок 5.31). Раскопки проводились во внутренней части полости грота.

а)



б)

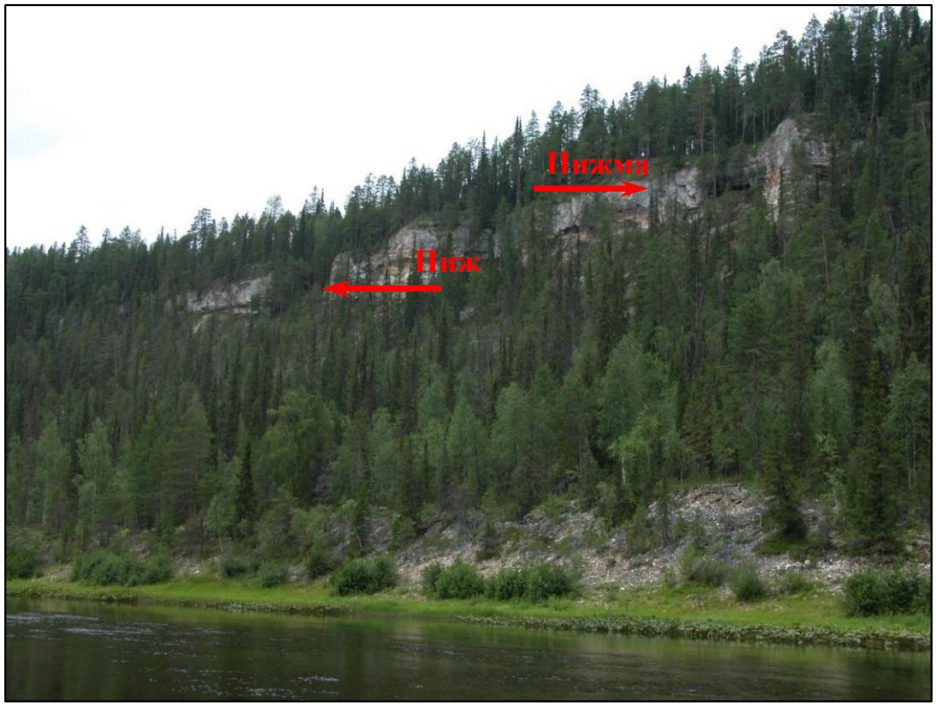


Рисунок 5.32 – Карта расположения среднетиманских местонахождений (а) и общий вид обнажения «Ефремов Заград» (б) на правом берегу р. Печорской Пижмы

В строении разреза рыхлых отложений (Рисунок 5.32) вскрываются шесть горизонтов разного литологического состава общей мощностью 1.5 м (сверху вниз):

1. Светло-серый алеврит с обломками известняка. Мощность 0.05 м.

2. Красновато-коричневый алеврит с корнями растений и обломками известняка. Граница с вышележащим слоем нечеткая, устанавливается по цвету. Мощность 0.15 м.

3. Щебень и мелкие глыбы известняка почти без заполнителя. Граница с вышележащим слоем четкая, по отсутствию заполнителя. Мощность 0.2 м.

4. Светло-серый алеврит с обломками известняка. Мощность варьирует от 0 до 0.05-0.07 м. Граница с вышележащим слоем нечеткая.

5. Желтовато-коричневая супесь с обломками известняка. Преобладают обломки щебнистой размерности и дресва. Упаковка обломков довольно плотная, содержание их в породе составляет ~60-70%. Встречается окатанный обломочный материал, представленный гравием и крупнозернистым песком полимиктового состава. Граница с вышележащим слоем четкая. Мощность 0.35 м.

6. Серо-коричневая супесь с обломками известняка. Упаковка обломков, их размер и относительное содержание такое же, как в слое 5. Встречается окатанный обломочный материал гравийной и мелкогалечной размерности. Его содержание несколько выше, чем в слое 5. В заполнителе наблюдаются линзовидные включения глинистого мелко- и тонкозернистого песка. Граница с вышележащим слоем четкая, устанавливается по цвету. Мощность 0.6 м.

Верхние пять слоев содержали костные остатки позвоночных, в основном мелких млекопитающих, птиц и рыб. Всего определено более 4000 зубов мелких млекопитающих (Таблицы 5.23 и 5.24) [Пономарев и др., 2005].

Кости из слоев 1. 3, 4 светлые, из слоя 2 прокрашены в красновато-коричневый цвет, из слоя 5 желто-коричневого цвета. Накопление костных остатков в разных горизонтах грота обусловлено, вероятно, разными причинами. Обращает на себя внимание неодинаковая сохранность костей зайца из слоев 1-4 и слоя 5. В слое 5 раздробленность и доля остатков со следами коррозии от пищеварительных ферментов выше, чем в остальных горизонтах. Кроме того, в слое 5 найдены остатки северного оленя со следами погрызов. Если накопление костей в слоях 1-4 вероятнее всего происходило в результате деятельности пернатых хищников, то в слое 5 – некрупных зверей и пернатых хищников.

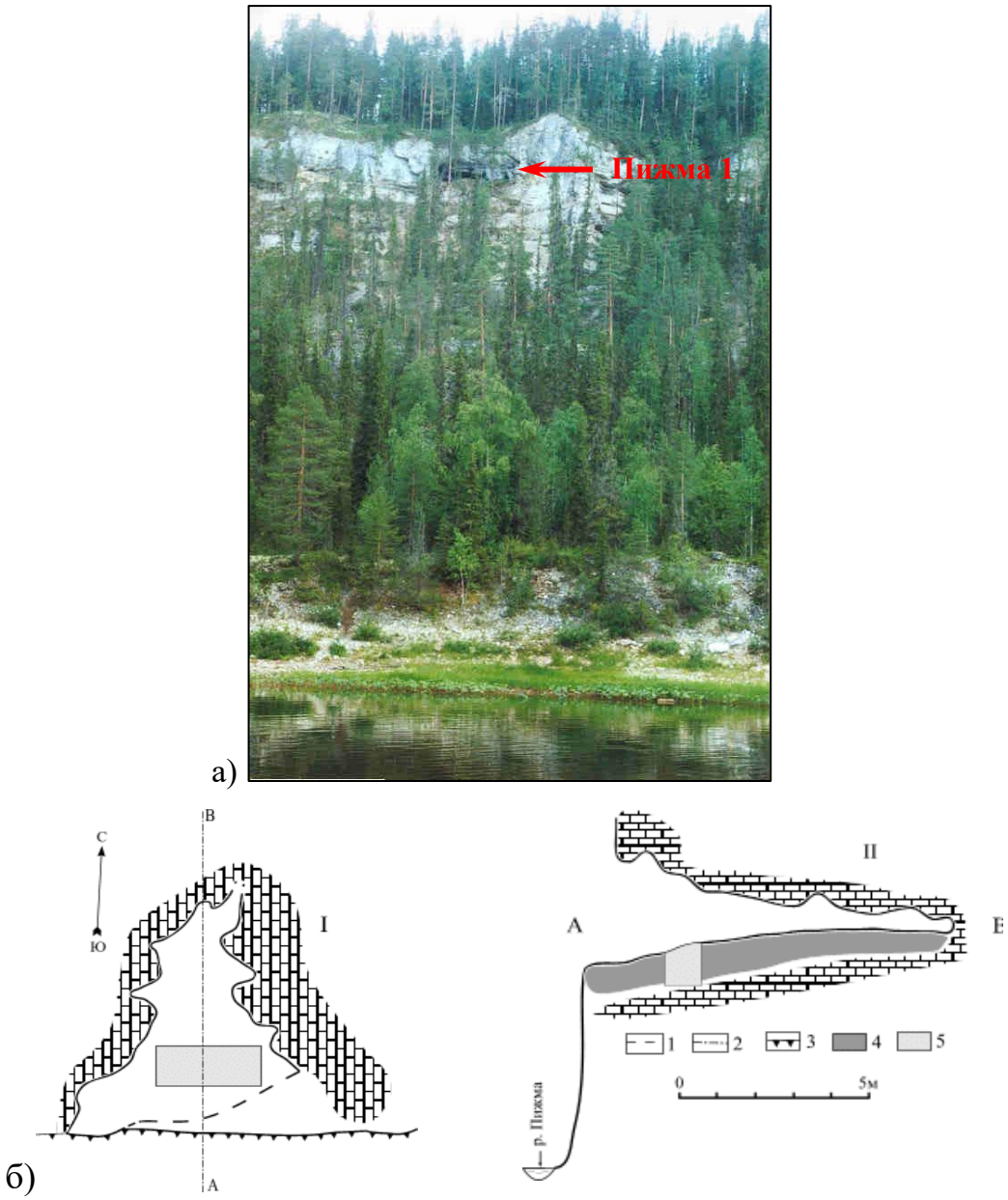


Рисунок 5.33 – Общий вид (а) и схема (б) грота Пижма-1. I – план, II – продольный профиль по линии АВ, 1 – граница навеса, 2 – линия продольного профиля, 3 – скалистый обрыв, 4 – рыхлые отложения, 5 – раскоп

Радиоуглеродное «традиционное» датирование смеси мелких костей и обломков костей из слоя 5 показало возраст 9940±150 лет (ГИН-10570). Позднее была сделана AMS датировка кости песца из слоя 5 — 10180+50-45 (GrA 42216). Следует отметить, что датировки очень мало отличаются, что говорит об отсутствии перемешивания материала.

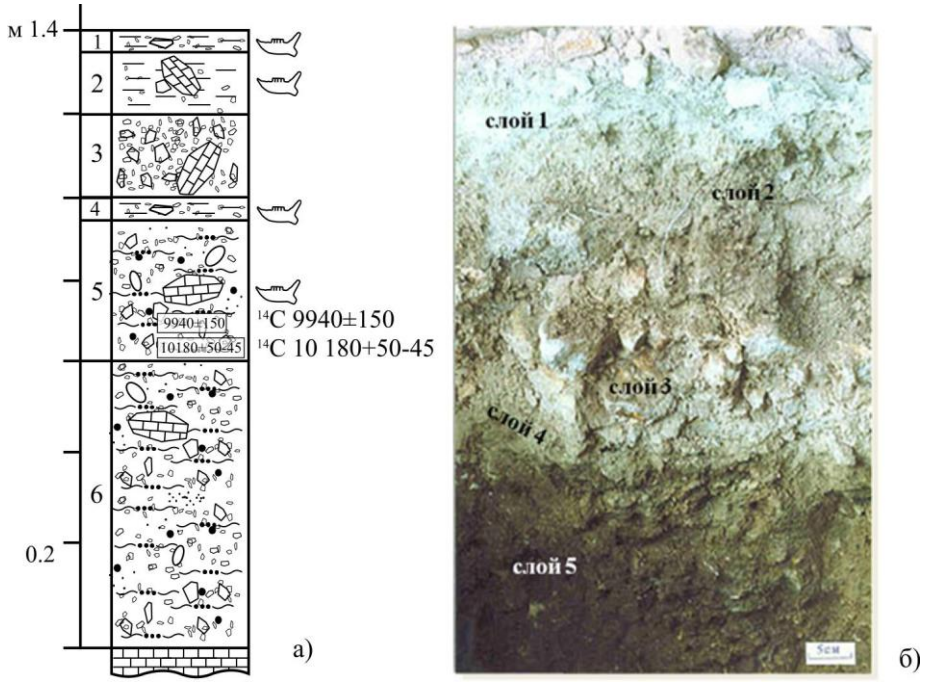


Рисунок 5.34 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений грота Пижма-1. Условные обозначения такие же, как на Рисунке 5.11 (стр. 83).

Палинологический анализ (палинолог Т. И. Марченко-Вагапова) был выполнен по образцам из двух верхних горизонтов грота, так как в остальных слоях были найдены только единичные зерна. В спорово-пыльцевых спектрах слоя 1 преобладает пыльца древесных пород (74%), споры составляют 24%, а роль пыльцы травянистых растений очень незначительна (1.5%). Среди древесных пород господствует пыльца *Pinus sylvestris* (57%) с заметным участием пыльцы ели (15%) и небольшой долей пыльцы древовидной березы и лиственницы. В группе травянистых отмечается небольшое количество пыльцы *Carex* (1.5% от общего числа спор и пыльцы). Среди спор преобладают папоротникообразные. Отмечаются также споры сфагновых мхов и лесных плаунов. Подобный состав растительности свидетельствует о развитии сосново-еловых лесов с березой и лиственницей. Палинологический комплекс слоя 2 характеризуется возросшей долей спор за счет сокращения доли пыльцы древесных растений. Группа пыльцы древесных пород составляет около 33%, количество пыльцы сосны снизилось (20%), хотя она и сохраняет доминирующее положение. Возросла роль древовидной березы, а доля пыльцы ели снизилась примерно до 1%.

Таблица 5.23 – Видовой состав и количество щечных зубов мелких млекопитающих из грота Пижма-1

Вид	Слой 1	Слой 2	Слой 3	Слой 4	Слой 5
Ochotona pusilla	–	–	–	–	3
Sciurus vulgaris	35	110	–	–	–
Sicista betulina	–	–	2	–	–
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	13	137	11	10	19
Craseomys rufocanus	15	156	11	11	7
Dicrostonyx gulielmi	6	4	62	192	1421
Lemmus sibiricus	–	–	19	81	570
Myopus schisticolor	9	54	–	–	69
Arvicola terrestris	10	53	9	1	5
Microtus gregalis	–	–	19	166	1174
Alexandromys oeconomus	16	132	27	19	13
Microtus agrestis	5	54	23	–	13
Всего	109	700	183	480	3294

Таблица 5.24 – Видовой состав и соотношение остатков (в %) мелких млекопитающих из грота Пижма-1

Вид	Слой 1	Слой 2	Слой 3	Слой 4	Слой 5
Ochotona pusilla	–	–	–	–	0,09
Sciurus vulgaris	32.11	15.71	–	–	–
Sicista betulina	–	–	1.09	–	–
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	11.93	19.57	6.01	2.08	0.58
Craseomys rufocanus	13.76	22.29	6.01	2.29	0.21
Dicrostonyx gulielmi	5.50	0.57	33.88	4–	43.14
Lemmus sibiricus	–	–	10.38	16.88	17.30
Myopus schisticolor	8.26	7.71	–	–	2.09
Arvicola terrestris	9.17	7.57	4.92	0.21	0.15
Microtus gregalis	–	–	10.38	34.58	35.64
Alexandromys oeconomus	14.68	18.86	14.75	3.96	0.39
Microtus agrestis	4.59	7.71	12.57	–	0.39

Среди спор главенствующее положение заняли споры лесных плаунов (37%). По-прежнему большую роль играют споры папоротникообразных (25.6%). Состав спорово-пыльцевых спектров говорит о распространении сосново-еловых лесов.

Пижма-3

Местонахождение Пижма-3 представляет собой сквозную полость и имеет два входа. Первый из них, возле которого был заложен раскоп, имеет северо-западную экспозицию, а второй восточную (Рисунок 5.33). Ширина полости изменяется от 0.7 до 2.5 м, высота – от 0.6 до 0.8 м, длина 7 м.

Вблизи северо-западного входа был заложен раскоп площадью 1.5 м^2. В разрезе рыхлых отложений (Рисунок 5.34) грота Пижма-3 вскрываются три горизонта разного литологического состава, из которых два верхних содержат остатки млекопитающих и других позвоночных животных (сверху вниз):

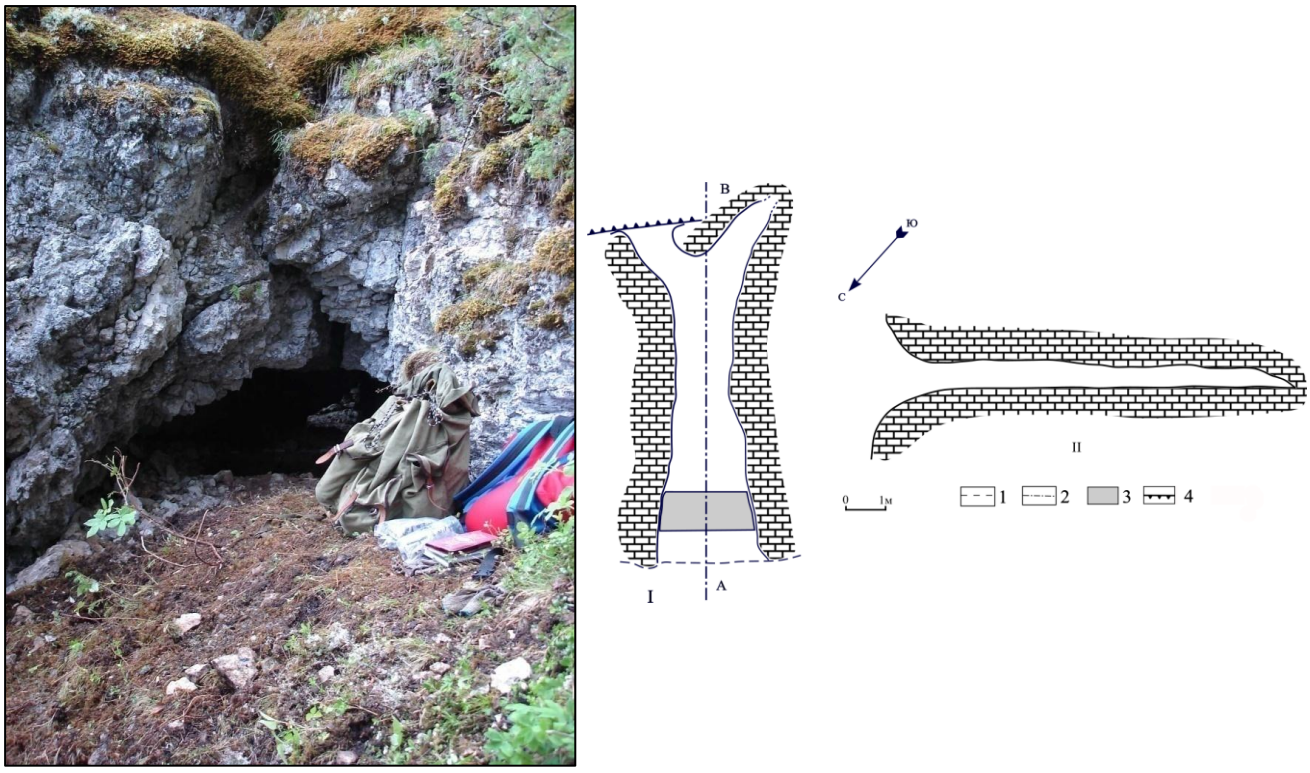
1. Красноватый серо-коричневый алеврит с неокатанными обломками известняка. Нижние 10 см представлены щебнисто-дресвяными отложениями практически без заполнителя. Содержит костные остатки позвоночных животных. Мощность 0.15 м.

2. Коричневая супесь (суглинок) с большим содержанием грубообломочного материала. Граница с вышележащим слоем неровная, нечеткая, по цвету. Содержит костные остатки позвоночных животных. Мощность 0.1 м.

3. Зеленовато-коричневая супесь (суглинок). От осадков слоя 2 отличается меньшим (примерно в два раза) содержанием грубообломочного материала. Включает значительное количество окатанных обломков полимиктового состава гравийной и галечной размерности. Граница с вышележащим слоем нечеткая, по цвету. Мощность 0.1 м.

4. Ярко-коричневая супесь с таким же содержанием неокатанных грубых обломков известняка, как и в слое 3. 90% обломочного материала песчаной и гравийной размерности представлено окатанными зернами полимиктового состава. Граница с вышележащими отложениями четкая, по цвету. Мощность 0.2 м.

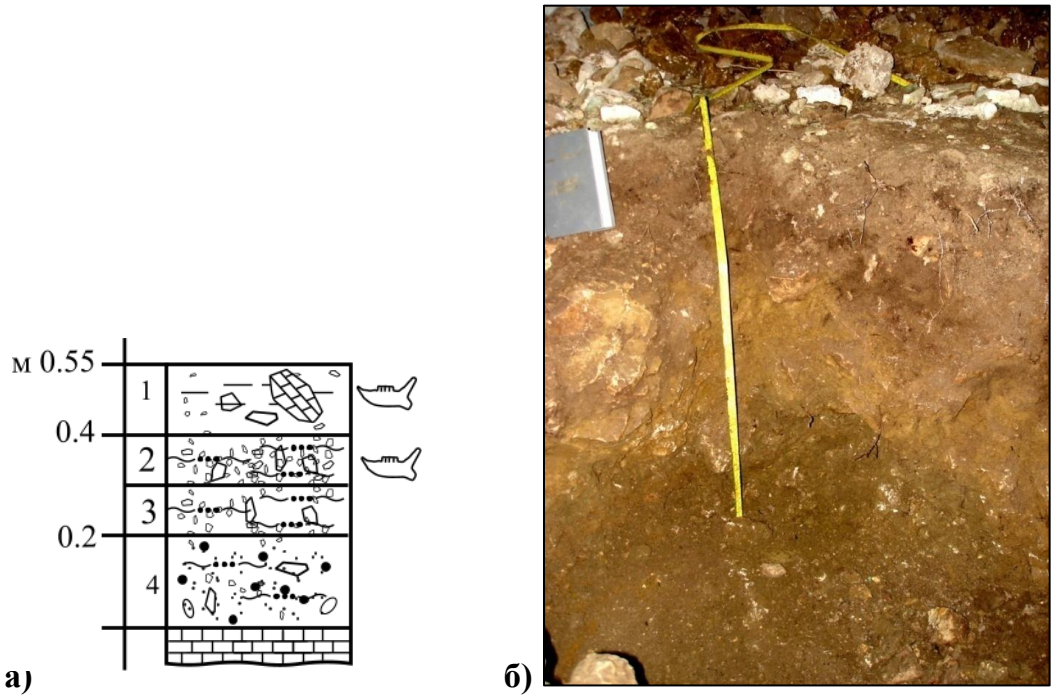
Два верхних слоя содержали костные остатки позвоночных, в основном мелких млекопитающих, птиц и рыб. Всего определено около 1000 зубов мелких млекопитающих (Таблица 5.25).



а) б)

Рисунок 5.35 – Общий вид (а) и схема (б) местонахождения Пижма-3.

I– план, II – продольный профиль по лини АВ, 1 – граница навеса; 2 – линия продольного профиля; 3 – раскоп, 4 – скальный обрыв.



а) **б)**

Рисунок 5.36 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений местонахождения Пижма-3. Условные обозначения такие же, как на Рисунке 5.11 (стр. 83).

Таблица 5.25 Количество щечных зубов и их соотношение (в %) мелких млекопитающих из отложений местонахождения Пижма-3

Род/вид	Слой 1	%	Слой 2	%
Ochotona sp.	–	–	5	1,64
Sciurus vulgaris	17	2.94	–	–
Sicista betulina	3	0.52	–	–
Craseomys rufocanus	64	11.07	18	5.92
M. ex gr. *rutilus-glareolus*	216	37.37	47	15.46
Dicrostonyx sp.	2	0.35	77	25.33
Lemmus sibiricus	–	–	69	22.70
Myopus schisticolor	38	6.57	–	–
Arvicola terrestris	53	9.17	12	3.95
Microtus gregalis	8	1.38	48	15.79
Alexandromys oeconomus	118	20.42	20	6.58
Microtus agrestis	59	10.21	8	2.63
Всего	578	100	304	100

Пижма 4

Местонахождение Пижма-4 располагается на крайней северо-восточной части узкой предвходовой площадки грота Пижма-1 на уровне пола грота Пижма-1 (Рисунок 5.34). Сверху эта площадка на высоте 2.5 м прикрыта навесом. В северо-восточной части площадки располагается скопление костных остатков позвоночных и здесь в пристеночной части площадки был заложен раскоп площадью 0.5 м^2. В разрезе рыхлых отложений местонахождения Пижма-4 вскрывается два горизонта разного литологического состава (сверху вниз) (Рисунок 5.35):

1. Почвенно-растительный слой, с обломками известняка разной размерности. Содержание костных остатков позвоночных в породе достигает 50%. Мощность 0.15 м.

2. Щебень, глыбы и дресва известняка почти без заполнителя. В нижней части слоя полости между грубыми обломками частично заполнены алевритистым известковым песком рыжего цвета. Граница с вышележащим слоем четкая, неровная, субгоризонтальная. Мощность 0.3 м.

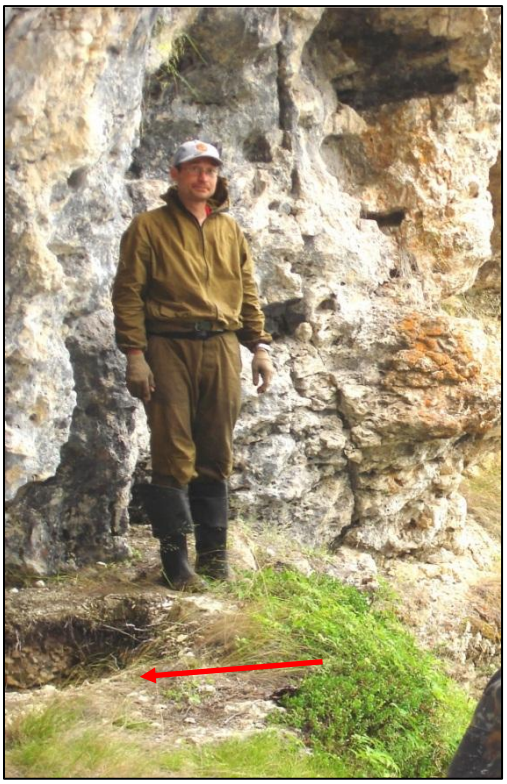
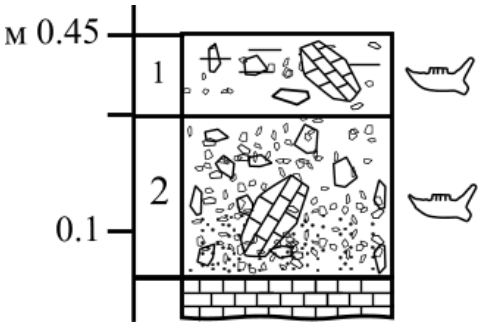


Рисунок 5.37 – Общий вид местонахождения Пижма-4. Раскоп на месте скопления костных остатков показан стрелкой.



а)

б)

Рисунок 5.38 – Схематический геологический разрез (а) и фото (б) рыхлых отложений местонахождения Пижма 4. Условные обозначения такие же, как на Рисунке 5.11 (стр. 83).

Из отложений двух слоев определено более 2000 зубов мелких млекопитающих (Таблица 5.26). Кости из слоя 1 светлые, по сохранности почти не отличимые от свежего погадочного материала, за исключением небольшого количества целых черепов в субфоссильном материале.

В тафономическом отношении местонахождение представляет собой гнездо или присаду (место отдыха) крупного пернатого хищника типа филина, предпочитавшего охотится на относительно крупных животных (зайца), а из грызунов – на водяную

полевку и белку. Большое количество видов околоводных биотопов здесь также связано с тафономией, предпочтением хищника добывать жертв в долине реки, а не над лесистыми грядами.

Таблица 5.26 – Количество щечных зубов и их соотношение (в %) грызунов из отложений местонахождения Пижма-4

Вид	Слои 1 и 2	%
Pteromys volans	20	0.9
Sciurus vulgaris	152	7.0
Tamias sibiricus	2	0.1
Craseomys rufocanus	46	2.1
Myodes glareolus	58	2.7
Myodes rutilus	120	5.5
Myopus schisticolor	47	2.2
Arvicola terrestris	911	42.0
Alexandromys oeconomus	608	28.0
Microtus agrestis	204	9.4
Всего	2168	100

5.2.5. Местонахождения р. Печоры

Кипиево

Описание двух местонахождений из одного разреза вблизи с. Кипиево дано по опубликованным данным Б. И. Гуслицера [1973] и Б. И. Гуслицера и К. И. Исайчева [1983]. Обнажение 220, находящееся в 2–7 км ниже с. Кипиево Ижемского р-на Республики Коми, вытянуто вдоль правого берега р. Печоры на 5 км (65°39’с.ш., 54°31’в.д.) (Рисунки 5.36 и 5.37). Высота обнажения изменяется вниз по течению от 20 до 45 м. В сводном разрезе выделяется четыре группы пород (Рисунок 5.37). Сверху вниз вскрываются:

I. Надморенный комплекс осадков.

1. Пылеватые, белесо-палевые, пористые, неслоистые алевриты. Мощность 1.1 м.

2. Алевриты и тонкозернистые, горизонтальнослоистые пески, с прослоем торфа. Мощность 0.5 м.

3. Отложения, представленные небольшими тонкими, плотными, окатанными пластинками глины с обильными включениями вивианита. В подошве горизонта – тонкие прослои супеси. Слой разбит морозобойными клиньями. Мощность 1.9 м.

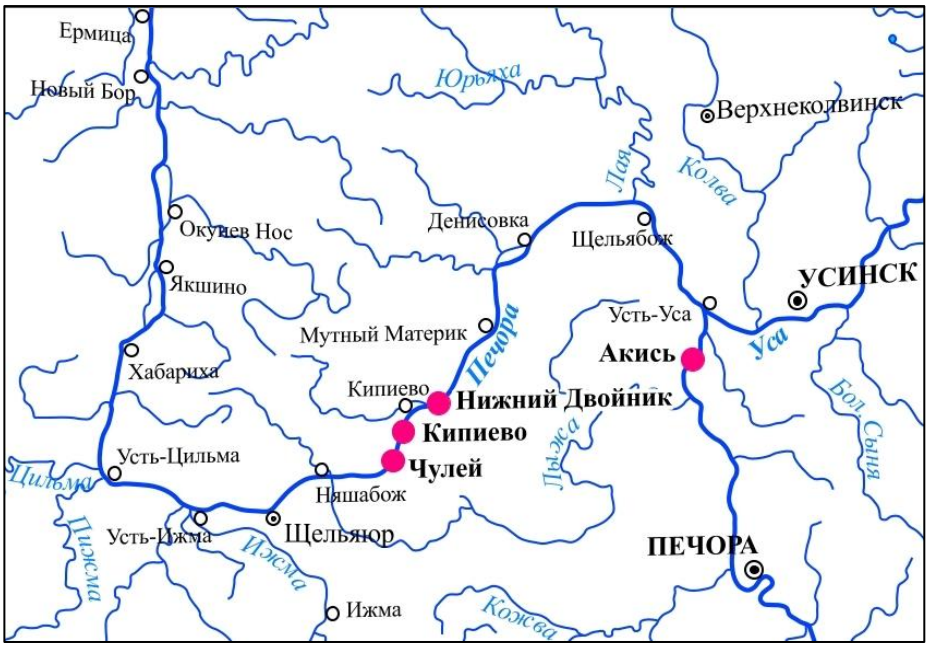


Рисунок 5.39 – Схематическая карта местонахождений р. Печоры

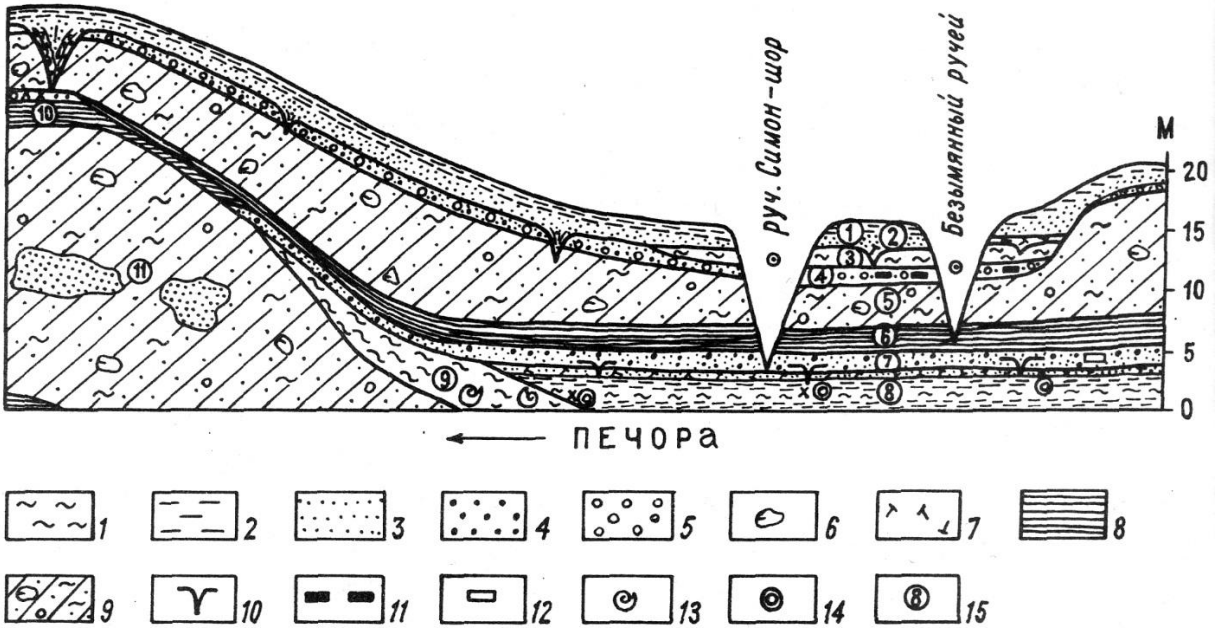


Рисунок 5.40 – Схематический разрез обнажения Кипиево [Гуслицер, 1973].

1 – глина, 2 – алеврит, 3 – песок, 4 – гравий, 5 – галька, 6 – валуны, 7 – торф, 8 – ленточные глины, 9 – морена,10 – морозобойные клинья, 11 – кости крупных млекопитающих, 12 – кости грызунов, раковины унионид, 13 – ископаемая древесина, 14 – номера горизонтов

4. Крупный галечник с прослоями заохренного и оглеенного песка. В слое найдены остатки северного оленя (46 костей), лошади (17), мамонта (38), шерстистого носорога (1 нижнечелюстная кость), нерпы (1 лучевая кость). Определения выполнены Н. К. Верещагиным и И. Е. Кузьминой. В основании галечника в тонком слое серого гравийного песка было обнаружено скопление костных остатков мелких млекопитающих. Мощность 0.4 м.

II. Верхний комплекс ледниковых и приледниковых отложений.

5. Серый валунный суглинок средней плотности, неслоистый. Мощность варьирует от 2 до 10 м.

6. Серые глинистые ленточнослоистые алевриты. Мощность изменяется от 2 до 4 м.

II. Комплекс приледниковых и межледниковых пород.

7. Горизонтально- и косослоистые грубозернистые пески и гравийные пески, содержащее местами растительный детрит и окатыши глин. Слой разбит морозобойными клиньями, заполненными песком, гравием, торфом. В средней части толщи в гравийных косослоистых песках с растительным детритом, окатышами глин и обломками каменного угля обнаружено скопление костей грызунов. Мощность 1.4–1.8 м.

8. Серые, горизонтальнослоистые пески с тонкими прослоями торфа, книзу переходящие в четко горизонтальнослоистые алевриты серого цвета с прослоями серых глин. Мощность более 0.5 м.

9. Коричневато-серая глина, в приповерхностной выветрелой части шоколадного цвета со слоистостью, напоминающей ленточную. Содержит толстостенные хрупкие раковины пресноводных унионид. Мощность до 6 м.

II. Нижний комплекс приледниковых и ледниковых отложений.

10. Алевритовые, ленточнослоистые глины, отмеченные в нижней по течению части обнажения на высоте 25–29 м над рекой. Мощность 4 м.

11. Плотный, серый, неслоистый валунный суглинок (морена) с большим количеством отторженцев рыхлых пород, с текстурами смятий и сколов. В нижнем по течению участке обнажения кровля слоя располагается горизонтально на высоте 25 м над уровнем Печоры, вверх по течению понижается и уходит под урез реки. Мощность более 25 м.

Из слоев 4 и 7 были отмыты костные остатки позвоночных, среди которых большая часть принадлежит грызунам (Таблица 5.27). Кости из верхнего горизонта коричневые, от средней до интенсивной прокрашенности (почти черные), а остатки из нижнего горизонта – темно-коричневые. Сохранность фоссильного материала удовлетворительная, типичная для вторичных тафоценозов (с транспортировкой ископаемых), т.е. равномерность сохранности зубов ниже, чем в пещерных ориктоценозах, меньше количество зубов в челюстях и др.

Таблица 5.27 – Количество и соотношение (%) остатков грызунов из отложений разреза Кипиево [Гуслицер, Исайчев, 1983]

Вид	Слой 4 (верхний)	%	Слой 7 (нижний)	%
Dicrostonyx cf. *simplicior*	–	–	178	80.5
Dicrostonyx cf. *gulielmi*	203	47.1	–	–
Lemmus sibiricus	207	48.0	41	18.6
Microtus gregalis	21	4.9	–	–
Microtus sp.	–	–	2	0.9
Всего	431		221	

Возрастные оценки горизонтов Кипиевского разреза довольно значительно различаются. Находки двустворок *Unio tertius* и *Unio* cf. *hybrida* (определение У. Н. Мадерни) в шоколадных глинах (слой 9) позволили Р. Б. Крапивнеру [1973] сделать заключение о поздненеогеновом возрасте этого слоя и верхнего горизонта валунных суглинков. В. Л. Яхимович [1971] датировала слой 8 бызовским (средневалдайским), а вышележащий горизонт валунных суглинков – полярным временем на основании радиоуглеродных датировок древесины и торфа из верхней части слоя 8: 28 580±500 (БашГИ-16) и 24 975±165 (БашГИ-17). В рукописном отчете Б. И. Гуслицер с соавторами [Гуслицер и др., 1975] приводят еще одну радиоуглеродную датировку из слоя 8, выполненную по образцу древесины А. А. Лийва в Институте зоологии и ботаники АН ЭССР – 42 400±700 (ТА-415).

В спорово-пыльцевых спектрах образцов из слоев 8 и 9 доминирует древесная растительность (93%) с преобладанием пыльцы ели, а в шоколадных глинах (слой 9) найдены пыльцевые зерна лещины и некоторых широколиственных пород. В целом палинологические данные говорят о климате более теплом, чем современный.

Б. И. Гуслицер [Гуслицер, 1973; Гуслицер, Исайчев, 1983] считал, что нижняя морена имеет печорский, верхняя морена – вычегодский, а разделяющая их толща – родионовский (шкловский) возраст. Костеносные слои датируются им ранневычегодским (нижний горизонт) и концом вычегодского времени. В своих построениях он руководствовался, в основном, данными по морфологии зубной системы копытных леммингов и положением горизонтов в разрезе. Радиоуглеродные датировки считались омоложенными, особенно учитывая широкий разброс дат.

На основании морфологии зубной системы копытных леммингов и литологии морен Э. И. Лосева с соавторами [1991] и Л. Н. Андреичева [2002] относят нижний костеносный горизонт Кипиево к вычегодскому (ПЭУ≈1.5), а верхний – к лайскому времени (ПЭУ=20), а в целом их возрастные оценки строения разреза совпадают с мнением Б. И. Гуслицера [1981].

По мнению А. С. Лаврова и Л. П. Потапенко [2005], нижняя морена является вычегодской, а верхняя – верхневалдайской по комплексам валунов скандинавского происхождения в нижней морене и Новоземельско-Баренцевоморско-Пайхойского – в верхней. Сходство палинологической характеристики отложений слоев 6, 7, 8 и 9 кипиевского разреза с палинологией разреза «Гарево», с учетом данных по петрографии морен, дало основание этим авторам считать межледниковые отложения не одинцовскими, а микулинскими. Указанные межледниковые отложения, развитые на протяжении широтного отрезка Печоры, являются, по их мнению, осадками озерного бассейна или сильно опресненного эстуария. Отложения «надморенного комплекса» считаются осадками самого низкого, III уровня Нижнепечорского интрагляциального бассейна. Костные остатки млекопитающих, скорее всего, переотложены, но по поводу кости нерпы в слое 4 делается предположение о связи интрагляциального бассейна с возрождающимся в процессе распада поздневалдайского ледника Баренцевым морем [Лавров, Потапенко, 2005].

В данной работе, вслед за Б. И. Гуслицером [1973], Э. И. Лосевой с коллегами [1991] и Л. Н. Андреичевой [2002], стратиграфические построения проводятся с учетом данных по морфологии леммингов и литологических характеристик морен и считается, что верхняя морена имеет вычегодский возраст, а нижняя – печорский. Недавно были опубликованы результаты палеогенетического изучения (цитохром b мтДНК) моляров леммингов морфы 2 *D. gulielmi* из верхнего горизонта Кипиево [Palkopoulou et al., 2016].

Согласно этим данным, лемминги из верхнего горизонта Кипиево принадлежали хронологически дискретной генетической линии EA3, носители которой существовали в интервале с 32 до 23 тыс. календарных лет. Таким образом, надморенный комплекс осадков, судя по косвенному датированию леммингов из верхнего костеносного горизонта палеогенетическими данными [Palkopoulou et al., 2016], сформировался в интервале 32–23 тыс. календарных лет назад.

Акись

Описание местонахождения Акись приводится по данным Б. И. Гуслицера и К. И. Исайчева [1983]. Местонахождение было открыто в 1974 г. в обнажении 215, находящемся на левом берегу р. Печоры вблизи дер. Акись. Разрез на всем протяжении (3 км) имеет одинаковое строение. Его высота 46 м. Описание разреза, вскрытого расчисткой в 270 м выше деревни (сверху вниз) (Рисунок 5.38):

1. Желтовато-палевая, неслоистая супесь. Мощность 1.5 м.

2. Валунный суглинок вверху коричнево-серый, ниже серый, оскольчатый, плотный, неслоистый, с мелкими валунами и галькой. В основании толщи наблюдаются отторженцы песков. Граница с нижележащим слоем резкая, экзарационная, ожелезненная. Мощность 12 м.

3. Мелкозернистые коричневые пески, неслоистые, перетертые ледником, с включениями неровных «линз» серой супеси и белесого песка. Мощность 0.4 м.

4. Тонко- и мелкозернистые, белесые, серые и желтоватые пески косо-, косо-волнисто- и горизонтальнослоистые, реже супеси с тонким слоем глинистых окатышей. Мощность 5.3 м.

5. Среднезернистые серые, пологонаклонные пески. Встречаются прослои крупных окатышей глин в грубопесчано-гравийном заполнителе. Мощность 1.2 м.

6. Среднезернистые горизонтально- и косослоистые пески с чередованием белесых и коричневых слойков. Мощность 7 м.

7. Грубый косослоистый песок с гравием, глинистыми окатышами и обломками каменного угля. Мощность 0.3 м.

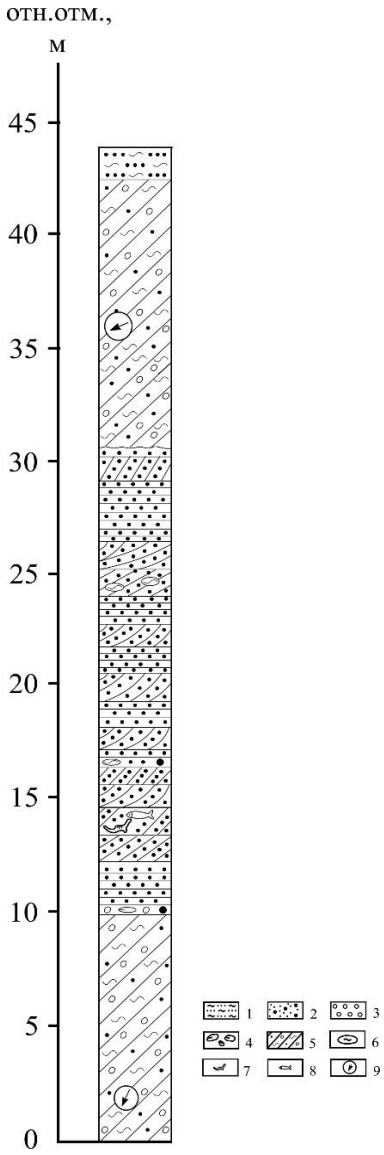


Рисунок 5.41 – Схематический геологический разрез обнажения Акись.
1 – супесь, 2 – песок и гравий, 3 – галька, 4 – валуны, 5 – морена, 6 – глинистые окатыши, 7 – костные остатки грызунов, 8 – кости рыб, 9 – ориентировка длинных осей валунов в морене.

8. Чередование пачек песка среднезернистого, глинистого, полого-волнистослоистого (0.4 м), крупнозернистого диагональнослоистого (0.75 м), среднезирнистого белесого полого-наклоннослоистого с прослоями угольной крошки (0.75 м). Мощность 1.9 м.

9. Средне- и крупнозернистые пески, светло-серые и серые, состоящие из косослоистых серий мощностью от 10 до 95 см, часто срезанные в верхней части пачками горизонтально- или полого-наклоннослоистых песков мощностью до 40 см. Косые слои вогнуты, сужаются, сближаются книзу и выполаживаются. В большинстве серий слои падают на север, но в отдельных сериях – в обратном направлении. Пески в косослоистых сериях содержат угольную крошку, окатыши ленточных (?) глин и редкий гравий, а также кости рыб и грызунов. Мощность 1.2 м.

10. Среднезернистый, серый, косослоистый песок с окатышами глин в основании слоя. Мощность 1.2 м.

11. Среднезернистый, местами ожелезненный песок, полого-наклоннослоистый. Ниже переходит в светло-серый и белесый мелкозернистый песок. Мощность 2 м.

12. Галечник с валунами в гравийном заполнителе. Доминирует грубообломочный материал осадочных пород различной окатанности – от средней до нулевой. Мощность 0.1–0.2 м.

13. Нижняя морена до уреза межени р. Печоры. Видимая мощность 10.5 м.

Из горизонта 9 как в описанной расчистке, так и на участке в 330 м выше по течению были собраны костные остатки грызунов и рыб (Таблица 5.28). Среди рыб Е. К. Сычевой определена чешуя карповых. Костные остатки коричневого цвета, в основном темные, их сохранность удовлетворительная, типичная для аллювиальных местонахождений. Показатель равномерности сохранности зубов достаточно большой (39-48%), но не отличный от других аллювиальных местонахождений (Кочев, 1993). Следует отметить относительно высокую долю зубов в нижних челюстях (11-49%), что характерно не для всех вторичных ориктоценозов.

По данным Б. И. Гуслицера и К. И. Исайчева [1983], Э. И. Лосевой с коллегами [1991] нижняя морена имеет печорский возраст, межморенные пески и галечник сформировались в перигляциальных условиях в позднепечорское, а верхняя морена – в вычегодское время. Основанием для такого заключения явились данные изучения морфологии зубов копытных леммингов, среди которых встречаются почти исключительно зубы морфотипа simplicior.

Таблица 5.28 – Количество и соотношение (%) остатков грызунов из отложений слоя 9 разреза Акись [Гуслицер, Исайчев, 1983]

Вид	количество	%
Dicrostonyx ex gr. *simplicior*	155	77.1
Lemmus sibiricus	45	22.4
Microtus sp.	1	0.5
Всего	201	

По мнению Л. Н. Андреичевой [1992, 2002] горизонты морен, между которыми залегают костеносные отложения, несут характерные признаки, позволяющие уверенно их датировать печорским и вычегодским интервалами.

Чулей

Описание разреза приводится по данным Б. И. Гуслицера и К. И. Исайчева (1983). Местонахождение находится в обнажении высотой 19 м и протяженностью 40 м, называемом «Мамонтово Щелье» на правом берегу р. Чулей (приток р.Печоры) в 15 км от ее устья (Рисунок 5.39). Устье р. Чулей расположено в 14 км ниже с. Кипиево. В разрезе вскрываются (сверху вниз):

1. Пористая суглино-супесь, неслоистая, с включениями гравия и гальки в основании. Отложения слоя 1 «карманами» заходят в нижележащие осадки. Мощность 2 м.

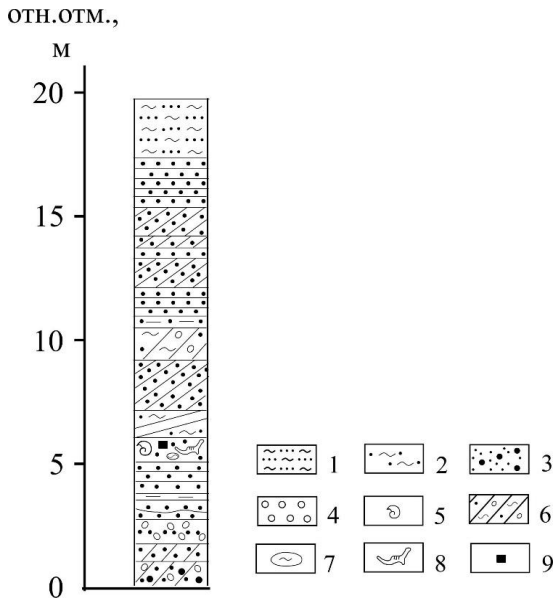


Рисунок 5.42 – Схематический геологический разрез обнажения Чулей.
1 – супесь, 2 – суглинок, 3 – песок и гравий, 4 – галька, 5 – раковины моллюсков, 6 – морена, 7 – глинистые окатыши, 8 – костные остатки грызунов, 9 – уголь.

2. Пески средне-крупнозернистые с тонкими прослоями гравия горизонтально- и пологонаклоннослоистые. Ниже залегают серии косослоистых песков мощностью до 30–40 см. Под ними наблюдается чередование серий горизонтальнослоистых мелкозернистых и косослоистых грубозернистых песков. Мощность 4 м.

3. Чередование мелкозернистых песков с горизонтальной и косой слоистостью, с прослоями обогащенными детритом каменного угля. Местами встречаются неопределимые обломки раковин моллюсков. Мощность 2.5 м.

4. Тонкозернистые алевритистые пески с волнистой слоистостью. Мощность 0.45 м.

5. Моренные отложения, представленные очень плотной неслоистой супесью, содержащей в основном валуны осадочных пород (известняки, песчаники, кремни), многие их которых покрыты характерной ледниковой штриховкой. Мощность 1.2 м.

6. Средне- крупнозернистые косослоистые пески. Верхняя часть круто падающих слоев срезана толщей морены. Ниже наблюдается переслаивающиеся пачки горизонтальнослоистых и косослоистых песков с прослоями гравия. Мощность 2 м.

7. Серые и коричневые супеси, параллельно пологонаклоннослоистые, с тонкими прослоями песка а в основании горизонта – гравия. Мощность 1 м.

8. Горизонтально- и косослоистые серые пески и мелкий гравий, ожелезненные и омарганцованные, местами рассеченные псевдоморфозами по морозобойным клиньям и трещинам. В сериях косослоистых песков с гравием встречается детрит каменного угля, обломки раковин двустворок и окатыши глин. Из этого слоя отобраны костные остатки грызунов и редкие неопределимые фрагменты костей крупных млекопитающих. В основании горизонта залегает косослоистый гравий с мелкой шалькой. Мощность 0.6–0.8 м.

9. Чередование горизонтальнослоистых песков (0.8 м), алевритов (0.15 м), неслоистых и косослоистых с окатышами глин (0.9 м) и волнистослоистых песков (0.4 м). Мощность 2.25 м.

10. Крупный, слабо окатанный галечник с горизонтальными прослоями грубого песка и гравия. Состав гальки (известняки, песчаники, алевролиты, кремни) характерен для второй сверху (печорской) морены широтного отрезка Печоры. Мощность 1.1 м.

11. Чередование песков темно-серого, тонкозернистого с обломками каменного угля и растительным детритом (0.15 м) и крупно-зернистого косослоистого (0.6 м). Мощность 0.75 м.

12. Грубый песок, гравий, галька с косой слоистостью (до уреза р. Чулей). Мощность 0.8 м.

Из слоя 8 было собрано 629 костных остатков грызунов, в том числе 153 коренных зуба, 170 резцов и 21 фрагмент челюстей без зубов. Видовой состав мелких млекопитающих включает *Dicrostonyx* ex gr. *simplicior* – 92 зуба (60%) и *Lemmus sibiricus* – 61 зуб (40%). Костные остатки темно-коричневого цвета, удовлетворительной сохранности, характерной для аллювиальных ориктоценозов.

По мнению Б. И. Гуслицера и К. И. Исайчева [1983] костеносный горизонт сформировался непосредственно перед оледенением, отложившим морену слоя 5, на что указывают морозные деформации слоя 8 и холодолюбивый состав фауны. По комплексу признаков, среди которых морфология зубной системы копытных леммингов имела решающее значение, морена слоя 5 датирована вычегодским временем, а костеносный

горизонт – ранневычегодским. Такой же точки зрения придерживается и Л. Н. Андреичева [2002].

Нижний Двойник

Описание местонахождения Нижний Двойник приводится по данным рукописного отчета НИР лаборатории геологии кайнозоя Института геологии Коми филиала АН СССР Б. И. Гуслицера с соавторами [Гуслицер и др., 1975]. Разрез четвертичных отложений располагается на правом берегу р. Печоры в 3 км выше по течению от с. Кипиево непосредственно ниже устья р. Нижний Двойник. Снизу вверх разрез имеет следующее строение (Рисунок 5.40):

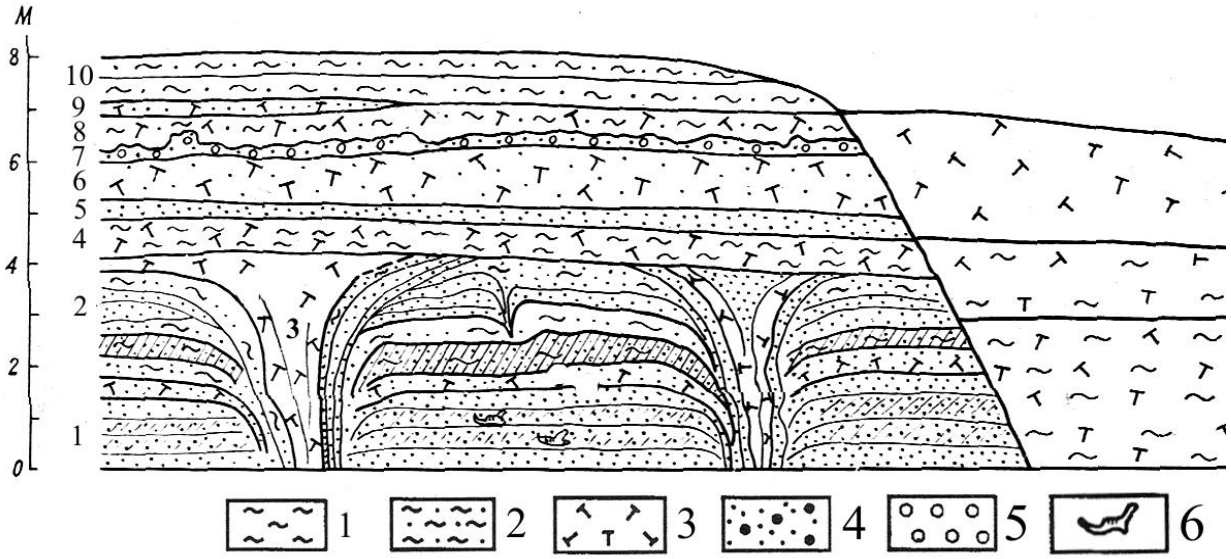


Рисунок 5.43 – Схематический разрез обнажения Нижний Двойник [Гуслицер и др., 1975]. 1 – глина, 2 – супесь, 3 – торф, 4 – песок с гравием, 5 – конкреции, 6 – кости млекопитающих. Цифрами обозначены номера слоев.

1. Чередование среднезернистых песков и супесей горизонтально- и косослоистых серых и ожелезненных, местами оторфованных. Встречаются линзы косослоистых грубых гравийных песков с включениями обломков каменного угля и глинистых окатышей. Мощность 1.8 м.

2. Мелкозернистые горизонтальнослоистые пески, в основании слоя косослоистые, слабо глинистые. Мощность 2.2 м.

3. Торф черного цвета и голубовато-серые супеси, которые заполняют псевдоморфозы по мощным морозобойным клиньям, рассекающим горизонты 1 и 2 и уходящим основанием под урез Печоры.

4. Серая глина, оторфованная, горизонтальнослоистая. Мощность 0.8 м.

5. Песок желтый, среднезернистый, горизонтальнослоистый. Мощность 0.4 м.

6. Торф черного цвета, сильно разложившийся, опесчаненный. Мощность 0.6 м.

7. Конкреции («бобовины»), ожелезненные и омарганцованные, лепешковидные, легкие и пористые. Мощность 0.2 м.

8. Оторфованный суглинок, сильно ожелезненный, карманами внедряющийся в нижележащий слой 7. Мощность 0.8 м.

9. Мелкозернистый, слегка оторфованный песок. Мощность 0.2 м.

10. Горизонтальнослоистая супесь. Мощность 1.0 м.

В линзах косослоистых гравийных песков с окатышами глин и обломков каменного угля (слой 1) обнаружены кости мелких млекопитающих. В течение полевых работ 1974-75гг. из линз были собраны более 1000 костей, в том числе 323 коренных зуба (Таблица 5.29). Костные остатки от темно-коричневого до черного цвета, удовлетворительной сохранности, типичной для вторичных ориктоценозов.

Таблица 5.29 – Количество и соотношение (%) остатков грызунов из отложений слоя 9 разреза Нижний Двойник [Гуслицер и др., 1975]

Вид	количество	%
Dicrostonyx ex gr. *gulielmi*	186	57.6
Lemmus sibiricus	127	39.3
Microtus sp.	10	3.1
Всего	201	s

Б. И. Гуслицер датировал костеносный слой поздневычегодским временем на основании уровня развития зубной системы копытных леммингов. По данным спорово-пыльцевого анализа отложений (А. В. Аникиенко и Д. А. Дурягина), они сформировались в условиях холодной (перигляциальной) степи. В составе спорово-пыльцевого комплекса доминирует пыльца трав (91-93%), представленных злаками (97-99%). Пыльца древесных пород составляет 6%, среди которых встречены сосна (30-50%), береза (14-33%), ива (до 22%). В группе спор отмечены споры сфагновых мхов (70%) и папоротников (25-30%).

На бечевнике у обнажения были собраны кости мамонта, северного оленя и лошади, вымытые, предположительно из слоя 1.

Палинологический анализ отложений торфа, заполняющего морозобойные клинья, показал преобладание пыльцы древесных пород (59%), среди которых отмечена пыльца березы (88%) и ивы (12%). Среди пыльцы травянистых растений преобладают злаки (70%), встречаются маревые (13%) и осоковые (5%). В группе спор определены только зеленые мхи. Кроме того, встречены единичные створки пресноводных диатомей *Eunotia praerupta* и *Stouronius phoenicenterou*.

По данным палинологических исследований авторы делают заключение о том, что накопление торфа происходило в период временного потепления климата, сменившегося после формирования торфа резким похолоданием, приведшим к образованию морозобойных клиньев. Вышележащие горизонты 4-9 сформировались в пойме реки, в умеренном климате голоцена. В спорово-пыльцевых спектрах из этих горизонтов преобладает пыльца древесных пород (55-95%), внизу – березы (80%), а вверху – ели (70-85%).

Морфа 3 *D. gulielmi*, к которой относятся лемминги местонахождения Нижний Двойник, типична для позднеледниковых леммингов, так что, скорее всего, этот комплекс следует датировать последним ледниковым максимумом или позднеледниковьем.

5.2.6. Местонахождения р. Лаи

Лая-2

Местонахождение Лая-2 находится в обнажении (обн. 5 по Л. Н. Андреичевой) высотой 23 м на левом берегу р. Лаи, в 13 км ниже устья р. Лаявож (67°10’с.ш., 55°46’в.д.) (Рисунок 5.41) [Гуслицер, 1981]. Строение разреза сверху вниз (Рисунок 5.42):

1. Супесь и песок пористые, светло-коричневого цвета, в основании слоя залегают глинистые пески с включениями гравия. Мощность 1.1 м.

2. Песок мелкозернистый, с волнистой слоистостью, содержит прослои мелкого гравия. Мощность 0.4 м.

3. Валунно-галечные отложения. Мощность 0.5 м.

4. Песок косослоистый с гравием, окатышами глин и псевдоморфозами по ледяным клиньям. Содержит костные остатки мелких млекопитающих. Мощность 1 м.

5. Песок крупнозернистый, косослоистый, с прослоями тонкозернистого, горизонтальнослоистого песка. Мощность 1.9 м.

6. Гравийные отложения, косослоистые. Мощность 0.3 м.

7. Песок и супесь с косой и горизонтальной слоистостью. Мощность 1.7 м.

8. Грубогалечные отложения с валунами. Мощность 1.6 м.

9. Песчаные осадки с тонкими прослоями гравия и гальки; в нижней части слоя песок и алеврит горизонтальнослоистые. Мощность 11.5 м.

10. Суглинок серый, плотный, неслоистый, содержит валуны осадочных пород – нижняя морена. Видимая мощность до уреза реки 3 м.

Остатки грызунов (1318) – копытного (883), сибирского (412) леммингов и узкочерепной полевки (23) собраны из аллювиальных отложений слоя 4.

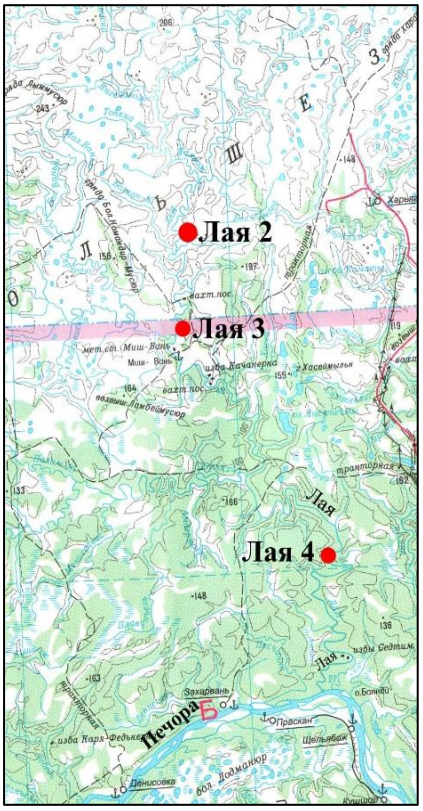


Рисунок 5.44 – Карта местонахождений р. Лаи

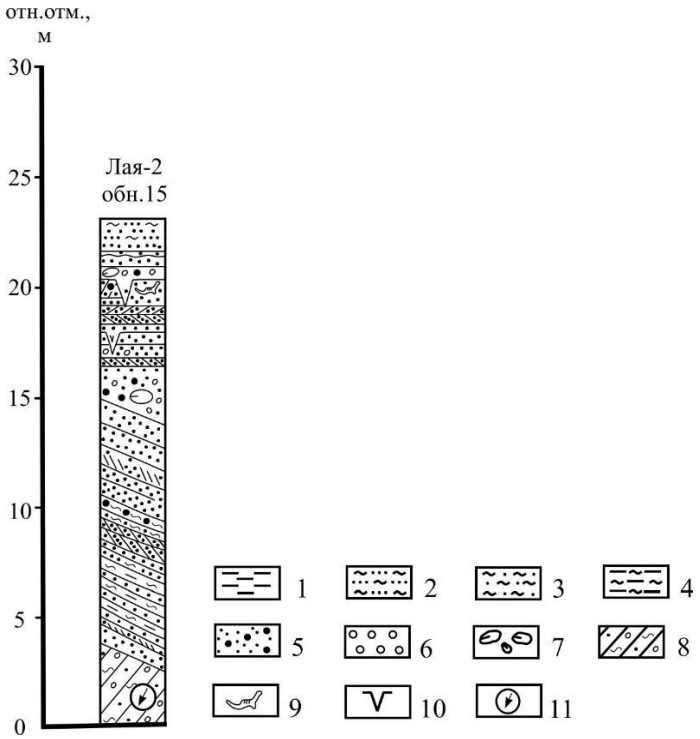


Рисунок 5.45 – Схематический геологический разрез обнажения Лая-2 [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002]. 1 – алеврит, 2 – супесь, 3 – суглинок, 4 – глинистый алеврит, 5 – песок и гравий, 6 – галька, 7 – валуны, 8 – морена, 9 – костные остатки грызунов, 10 – псевдоморфозы по ледяным жилам, 11 – ориентировка длинных осей валунов в морене.

Костные остатки от ярко- до темно-коричных. Сохранность их удовлетворительная, характерная для других вторичных, в том числе аллювиальных ориктоценозов. По морфологии зубной системы копытные лемминги сопоставляются Б. И. Гуслицером [1981] с леммингами Серчейю-5, 6 и датируются лайским (подпорожским, ранневалдайским) временем.

Костеносные косослоистые пески с гравием, окатышами глин и псевдоморфозами по ледяным клиньям мощностью до 1 м залегают в верхней части разреза между двумя слоями валунно-галечных отложений (Рисунок 5.42). Эти грубообломочные породы Б. И. Гуслицером [1981] интерпретируются как размытые морены – нижележащий слой считается размытой вычегодской мореной, а вышележащий – перлювием верхнеплейстоценовой морены. В нижней части разреза залегает печорская морена. Скорее всего, морена нижней части разреза печорская, т.к. петрографо-

минералогические признаки определенно свидетельствуют о ее формировании за счет терригенного материала Пайхой-Уральско-Новоземельского источника сноса [Андреичева, 1992; 2002]. В отношении слоев валунно-галечных отложений, подстилающих и перекрывающих костеносные косослоистые пески с гравием, вряд ли можно согласиться с мнением Б. И. Гуслицера о том, что оба слоя представляют собой горизонты размыва морен. Возможно, галечник, залегающий ниже костеносного слоя в интервале глубин 7-8.6 м (сл. 17), является перлювием вычегодской морены, учитывая гляциодеформации в подстилающей песчано-алевритовой толще, но ледниковый генезис полуметрового галечника (сл. 4) над костеносным слоем вызывает сомнение [Пономарев, Андреичева, 2017]. По этой причине о возрасте комплекса ископаемых остатков грызунов можно судить только по их морфологии.

Как и местонахождение Серчейю-4, Лая-2 отличается тем, что здесь вместе с остатками леммингов были найдены моляры *M. gregalis*, которые по соотношению морфотипов m1 (более 50% грегалисного морфотипа) заметно менее эволюционно продвинуты, чем полевки из других поздненеоплейстоценовых местонахождений. По этому признаку можно предполагать ранневалдайский возраст местонахождения Лая-2.

Лая-3

Захоронение Лая-3 располагается в обнажении (обн. 24 по Л. Н. Андреичевой) высотой 25 м на правом берегу р. Лаи в 6 км выше устья р. Серчейю (Рисунок 5.41) [Гуслицер, 1981]. Строение разреза (сверху вниз) (Рисунок 5.43):

1. Алеврит серый, массивный, глинистый, с валунами осадочных и кристаллических пород. Мощность 5.1 м.

2. Глина ленточнослоистая, в верхней части слоя брекчированная. Мощность 1.3 м.

3. Песок в верхней части тонкозернистый, горизонтальнослоистый, в нижней части слоя – грубый, косослоистый. Мощность 2.4 м.

4. Средне- и крупнозернистый песок с гравием, косо- и горизонтальнослоистые. Мощность 6 м.

5. Валунно-галечные отложения. Галька крупная, среди валунов встречаются кристаллические и осадочные породы. Мощность 2.5 м.

6. Песок с горизонтальной слоистостью. Мощность 1.5 м.

7. Песчано-гравийные осадки, косослоистые, содержат кости млекопитающих. Мощность 0.7 м.

8. Крупный галечник с валунами осадочных горных пород. Мощность 1.1 м.

9. Суглинок неслоистый, плотный, содержит валуны осадочных пород – нижняя морена. Видимая мощность до уреза реки 5 м.

Из отложений слоя 7, интерпретируемых как осадки прируслового аллювия собрали 292 щечных зуба грызунов. Среди них определены копытный лемминг (218 зубов, 83 m1), сибирский лемминг (72 зуба, 21 m1) и *Microtus hyperboreus* (1 m1) [Гуслицер, 1981].

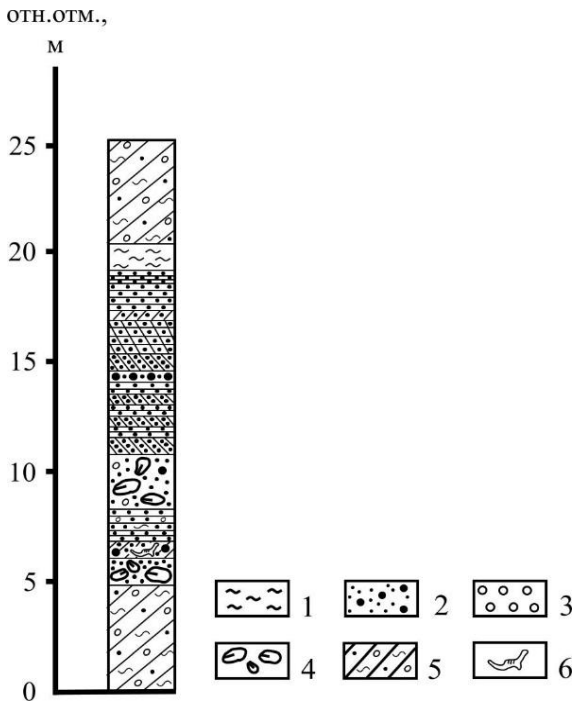


Рисунок 5.46 – Схематический геологический разрез обнажения Лая-3 [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002].
1 – глина, 2 – песок и гравий, 3 – галька, 4 – валуны, 5 – морена, 6 – костные остатки грызунов.

Остатки грызунов ярко- и темно-коричневые, некоторые почти черные, удовлетворительной сохранности типичного аллювиального облика. По данным В. А. Кочева [1993], интегральный показатель сохранности зубов составляет 22 и 24 для копытного и сибирского леммингов соответственно, что несколько выше, чем у других аллювиальных захоронений и приближается к показателям пещерных ориктоценозов.

По зубам копытных леммингов возраст захоронения определен как раннемосковский. По мнению Б. И. Гуслицера [1981], слой 5 – перлювий московской морены, а слои 1 и 2 представляют собой основную морену и осадок приледникового озера, сформировавшиеся в позднем плейстоцене. Нижняя морена – печорская [Гуслицер, 1981].

В местонахождении Лая-3 (обн. 24 Л. Н. Андреичевой) комплекс костных остатков залегает между валунно-галечными отложениями, интерпретируемыми Б. И. Гуслицером [1981] как перлювий верхней вычегодской, и нижней печорской морены по их литологическим признакам. При том только маломощный слой грубообломочных отложений отделяет костеносный слой от нижней морены.

Лая-4

Захоронение Лая-4 (обн. 34 по Л. Н. Андреичевой) находится в обнажении высотой 17 м на левом берегу р. Лаи, в 67 км от ее устья (Рисунок 5.41) [Гуслицер, 1981]. Сверху вниз в разрезе вскрываются (Рисунок 5.44):

1. Песок алевритистый, массивный, мощностью 0.3 м.

2. Гравий, переходящий книзу в галечные осадки, мощностью 1.2 м.

3. Суглинок серый, неслоистый, с валунами осадочных пород – верхняя морена, мощностью 1 м.

4. Песок средне- и крупнозернистый, с включениями гальки и гравия, косо- и перекрестнослоистый, мощностью 1 м.

5. Гравийно-галечные отложения с редкими валунами, мощностью 1.6 м.

6. Гравий мелкий, косослоистый, мощностью 0.9 м.

7. Песок косослоистый с прослоями гравия, мощностью 3.6 м.

8. Грубогалечные осадки с валунами, мощностью 0.1 м.

9. Суглинок серый, плотный, неслоистый с валунами осадочных пород – нижняя морена, видимой мощностью до уреза реки 7 м.

Скопление костей грызунов найдено в слое 4, откуда собраны копытный лемминг (81 зуб, 20 m1), сибирской лемминг (194 зуба, 70 m1) и *Microtus middendorffii* (1 m1) [Кочев, 1993]. Сохранность костного материала удовлетворительная. Остатки коричневого цвета. По данным В. А. Кочева [1993], показатель сохранности зубов копытного лемминга (31), что почти как у зубов из современных погадок.

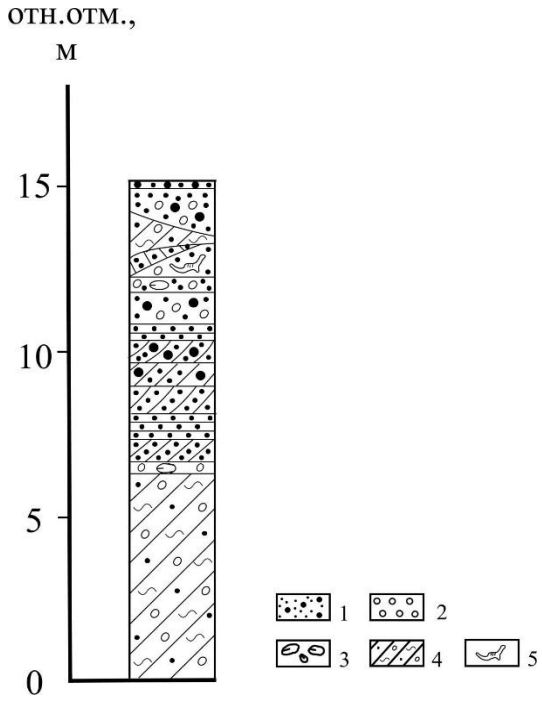


Рисунок 5.47 – Схематический геологический разрез обнажения Лая-4 [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002].
1 – песок и гравий, 2 – галька, 3 – валуны,
4 – морена, 5 –костные остатки грызунов.

Сохранность моляров сибирского лемминга много хуже – 14, как у зубов из многих аллювиальных местонахождений. Осадки костеносного слоя, предположительно сформировались в один из холодных интервалов одинцовского межледниковья. Нижний моренный горизонт по литологическим признакам считается печорским, а верхний, вскрывающийся в одной из расчисток, – вычегодским [Гуслицер, 1981].

По уровню развития зубной системы остатки копытных леммингов из местонахождения Лая-4 (обн. 34) занимают промежуточное положение между позднепечорскими и ранневычегодскими леммингами, и на этом основании Б. И. Гуслицер [1981] полагал, что осадки костеносного слоя сформировались предположительно в один из холодных интервалов родионовского межледниковья. На основании более высокой доли зубов морфотипа *henseli* по сравнению с материалами из Гавриловки, Большой Слуды и Акиси, Н. Г. Смирнов [1999] датировал леммингов из Лаи-4 ранневычегодским временем. По отсутствию моляров морфотипа *torquatus* среди обоих зубов комплекс из этого местонахождения относится нами к стадии *D. simplicior* морфа 2, как и лемминги из Гавриловки, Большой Слуды и Акиси. Комплекс из Лаи-4 отличается от них только более высокой (22.2 против 6.7%) долей морфотипа *henseli* среди M2, поэтому, по мнению автора, более вероятен позднепечорский или родионовский возраст этого ориктоценоза, хотя нельзя исключать и его ранневычегодский возраст. В родионовское время реконструируются климатические

условия с двумя оптимумами и тремя эпизодами немного холоднее современных, в течение которых и могли накопиться костеносные отложения.

5.2.7. Местонахождения р. Серчейю

Серчейю-1

По данным Б. И. Гуслицера [1981] местонахождение Серчейю-1 (обн. 103 по Л. Н. Андреичевой) располагается в разрезе четвертичных отложений, вскрытых в обнажении высотой до 27 м на левом берегу р. Серчейю, в 9 км ниже устья р. Нойхабарью (на некоторых картах она отмечена как Нийхабарью) (Рисунок 5.45). Строение разреза сверху вниз (Рисунок 5.46):

1. Морена, представленная суглинком неяснослоистым, коричновато-серого цвета, с мелкими валунами осадочных пород. Мощность 1.9 м.

2. Песок и алеврит. Мощность 2 м.

3. Песок и супесь с горизонтальной слоистостью. Мощность 2.1 м.

4. Галечно-гравийные отложения, косослоистые. Мощность 1.4 м.

5. Песок средне- и крупнозернистый, с преимущественно горизонтальной слоистостью. Мощность 3.8 м.

6. Галечно-гравийные отложения косослоистые. Мощность 0.7 м.

7. Песок тонкозернистый и алеврит с горизонтальной слоистостью. Мощность 15 м до урезы реки.

8. Нижняя морена, которая вскрывается в 30 м ниже по течению. Здесь пески слоя 7 налегают на морену, поднимающуюся до высоты 13.5 м над урезом реки.

Рисунок 5.48 – Карта местонахождений р. Серчейю

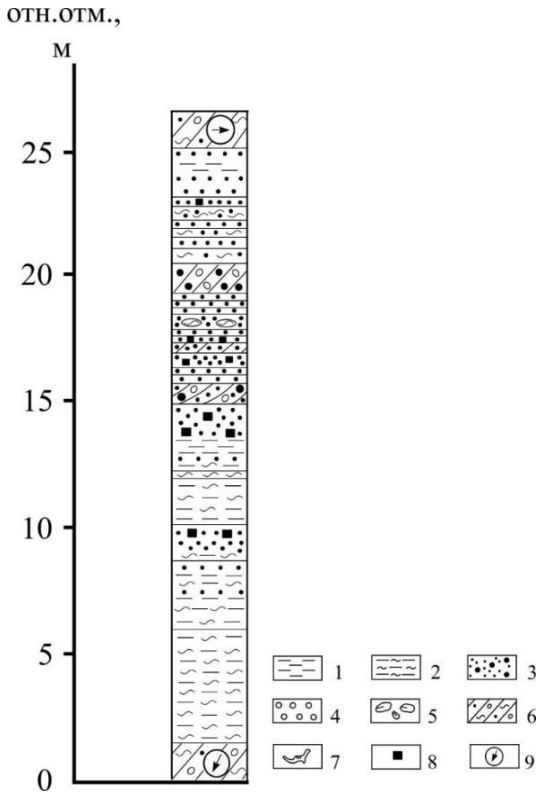


Рисунок 5.49 – Схематический геологический разрез обнажения Серчейю-1 [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002].
1 – алеврит, 2 –глинистый алеврит, 3 – песок и гравий, 4 – галька, 5 – валуны, 6 – морена,
7 – костные остатки грызунов, 8 – галька,
9 – ориентировка длинных осей валунов в морене.

Комплекс остатков из слоя 4 включает копытного лемминга (114 зубов, 28 m1), сибирского лемминга (328 зубов, 49 m1) и *Microtus hyperboreus* (7 m1) [Кочев, 1993]. Костные остатки ярко- и темно-коричневого цвета, удовлетворительной сохранности, характерной для вторичных ориктоценозов.

По мнению Б. И. Гуслицера [1981] верхняя морена (слой 1) датируется вычегодским (московским) временем, нижняя (слой 8) – печорская (днепровская). Пески и алевриты, перекрывающие без размыва нижнюю морену, являются озерными осадками позднепечорского возраста. Основанием для расчленения разреза послужило положение в нем двух ледниковых горизонтов и, очевидно, эволюционный уровень остатков копытных леммингов. Ископаемый фаунистический комплекс датируется Б. И. Гуслицером [1981] ранневычегодским временем. Л. Н. Андреичева [1992, 2002] также датирует нижнюю морену печорским, а верхнюю – вычегодским временем по литологическим признакам – петрографическому составу грубообломочного материала и ориентировке длинных осей обломков.

Серчейю-3

Местонахождение Серчейю-3 (обн. 112 Л. Н. Андреичевой) располагается на правом берегу р. Серчейю в обнажении высотой 18 м, в 1.5 км ниже руч. Тибейвиска

(67°0’с.ш., 55°33’в.д.) [Гуслицер, 1981]. Фаунистические остатки собраны из отложений прируслового аллювия залегающего в верхней части разреза на глубине 3 м от бровки обнажения (Рисунок 5.47). Всего было собрано 583 щечных зуба грызунов, из которых определены копытный (440) и сибирский (140) лемминги. Костные остатки темно-коричневого цвета, их сохранность удовлетворительная, типичная для аллювиальных захоронений. По соотношению морфотипов и коэффициентам эволюционного уровня моляров копытных леммингов фауна датируется калининским (подпорожским, лайским, ранневалдайским) временем. Вышележащая толща песка и гравия с мерзлотными деформациями имеет полярный (верхневалдайский) возраст [Гуслицер, 1981]. Л. Н. Андреичева [1992, 2002] также считает костеносных слой ранневалдайским, моренный горизонт – вычегодским, а разделяющую их толщу – верхневычегодской.

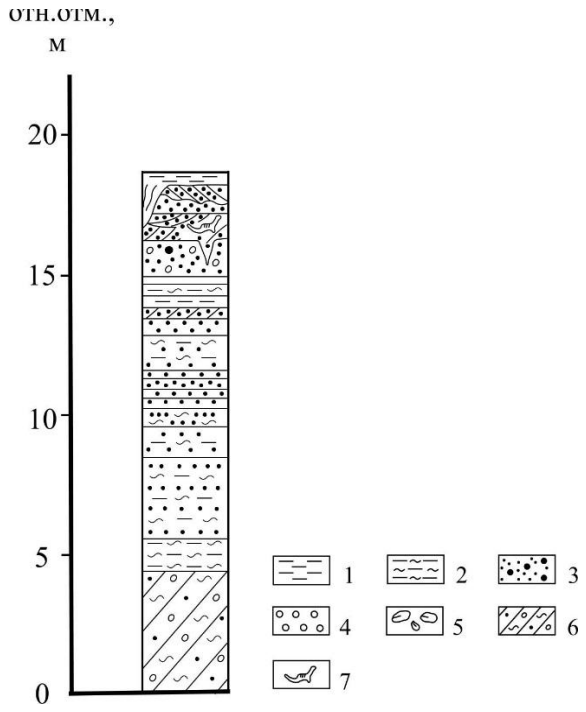


Рисунок 5.50 – Схематический геологический разрез обнажения Серчейю-3 [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002]. 1 – алеврит, 2 –глинистый алеврит, 3 – песок и гравий, 4 – галька, 5 – валуны, 6 – морена, 7 – костные остатки грызунов.

Серчейю-4

По данным Б. И. Гуслицера [1981] местонахождение Серчейю-4 (обн. 115 Л. Н. Андреичевой) расположено на левом берегу р. Серчейю в обнажении высотой 25 м

в 7 км выше устья руч. Мишваньшор (Рисунок 5.45). Сверху вниз в обнажении вскрываются (Рисунок 5.48):

1. Песок массивный, мелкозернистый, глинистый. Мощность 0.4 м.

2. Мелко- и среднезернистый песок с галькой и валунами, нарушенный криотурбациями. Мощность 0.6 м.

3. Валунно-галечные отложения. Мощность 0.2 м.

4. Песок крупно- и среднезернистый с косой слоистостью. Мощность 0.3 м.

5. Валунные отложения с прослоями косослоистого песка, гравия и гальки. Мощность 1.2 м.

6. Песок с гравием, горизонтально- и косослоистый. Мощность 0.6 м.

7. Галечные отложения с крупными валунами. Мощность 0.9 м.

8. Отторженец песчаников мелового возраста. Мощность 18 м.

9. Морена, представленная валунной супесью, серой, неслоистой. Видимая мощность до уреза воды 3.5 м.

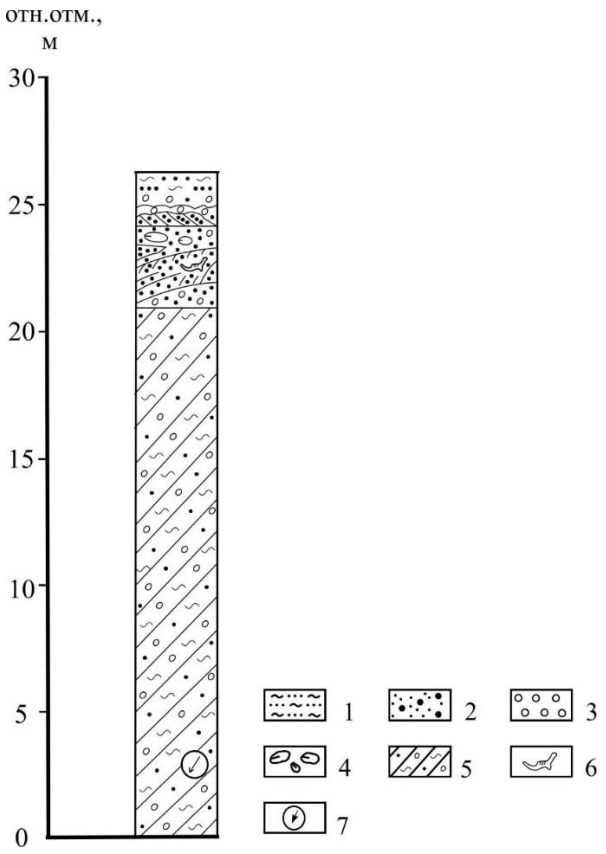


Рис. 5.51 – Схематический геологический разрез обнажения Серчейю-4 [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002].
1 – супесь, 2 – песок и гравий, 3 – галька, 4 – валуны, 5 – морена, 6 – костные остатки грызунов, 7 – ориентировка длинных осей валунов в морене.

Из аллювиальных отложений слоя 6 собрано 3384 щечных зуба грызунов: копытного (995) и сибирского (1997) леммингов и полевок, ближе не определимых

(392). Костные остатки темно-коричневые, по сохранности напоминающие другие ископаемые аллювиальные комплексы. Отличаются они несколько большей окатанностью. На основании изучения морфологии копытных леммингов, возраст слоя 6 был оценен как поздневычегодский [Гуслицер, 1981]. Отложения слоя 5 признаются остатками размытой верхненеоплейстоценовой морены. Слой 7 – перлювий московской морены, неразмытая часть которой описана в обнажении выше по течению данного разреза. Нижняя морена – днепровская [Гуслицер, 1981]. По мнению Л. Н. Андреичевой [1992] костеносный слой сформировался в лайское время.

В местонахождении Серчейю-4 кроме остатков копытного лемминга были найдены моляры узкочерепной полевки. Форма жевательной поверхности первых нижних зубов *M. gregalis* из этого местонахождения существенно более простая, архаичная, чем у всех других поздненеоплейстоценовых узкочерепных полевок региона, за исключением моляров из Лая-2 [Ponomarev, Puzachenko, 2017]. На этом основании можно предполагать, что местонахождения Серчейю-4 и Лая-2 древнее остальных поздненеоплейстоценовых местонахождений и, скорее всего, сформировались в раннем валдае (МИС 5d-a–4).

Серчейю-5, 6

Местонахождения Серчейю-5, 6 найдены в разных слоях одной расчистки высотой 21 м, расположенной в пределах протяжённого обнажения (обн. 115 Л. Н. Андреичевой) в 200 м ниже расчистки местонахождения Серчейю-4 (Рисунок 5.45) [Гуслицер, 1981]. Аллювиальные отложения разреза Серчейю-5, 6 вложены в толщу горизонтальнослоистых песков мощностью до 10 м с абсолютными высотами 54-64 м. Эти пески залегают стратиграфически выше верхневычегодских отложений, датированных по грызунам. Скорее всего, они сформировались во время бореальной трансгрессии, о чем свидетельствуют положение в разрезе и структурно-текстурные особенности породы, указывающие на ее прибрежно-бассейновое происхождение. Разрез Серчейю-5, 6 имеет следующее строение (сверху вниз) [Гуслицер, 1981] (Рисунок 5.49):

1. Супесь, коричневого цвета, неслоистая, пористая, в основании с галечником. Мощность 0.45 м.

2. Песок мелко- и среднезернистый, горизонтальнослоистый, с гравийно-галечными отложениями в основании. Мощность 0.75 м.

3. Песок средне- и мелкозернистый, с горизонтальной и косой слоистостью, в основании с мелким гравием. Мощность 0.85 м.

4. Валунно-галечные отложения. Мощность 0.15 м.

5. Песок мелкозернистый, косо- и горизонтальнослоистый. Мощность 0.75 м.

6. Грубозернистый песок с гравием и галькой, горизонтально- и косослоистый. Мощность 4.3 м.

7. Крупногалечные осадки. Мощность 0.5 м.

8. Отложения, представленные грубым песком и мелким гравием, горизонтально- и косослоистые. Мощность 0.6 м.

9. Грубогалечные отложения. Мощность 1 м.

10. Нижняя морена, представленная валунным суглинком, плотным, неслоистым, серого цвета. Мощность 11 м.

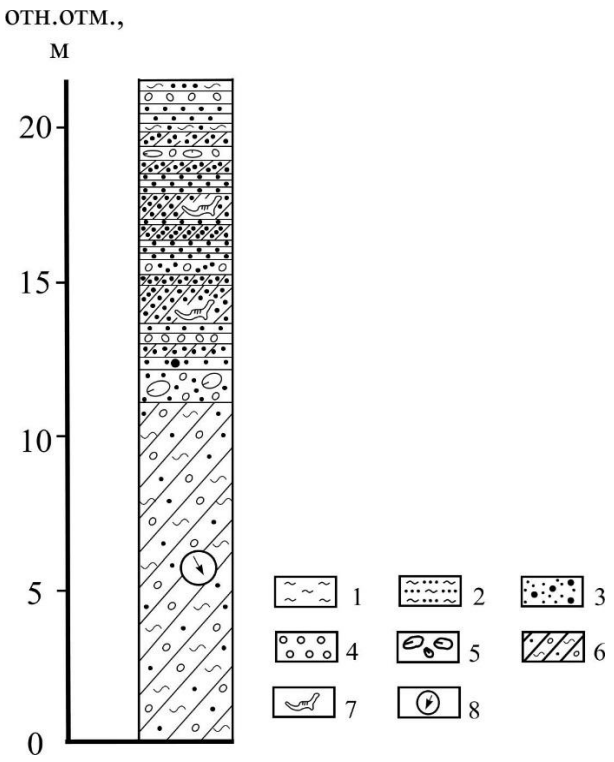


Рисунок 5.52 – Схематический геологический разрез обнажения Серчейю-5, 6 [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002].
1 – глина, 2 – супесь, 3 – песок и гравий,
4 – галька, 5 – валуны, 6 – морена,
7 –костные остатки грызунов,
8 – ориентировка длинных осей валунов в морене.

Скопление костных остатков грызунов в основании слоя 6 получило наименование Серчейю-5. Здесь было собрано 335 коренных зубов грызунов, в том числе 209 копытного и 123 сибирского лемминга. Из верхней части слоя 6 собрали 826 щечных зубов копытного лемминга (604), сибирского лемминга (214) и другим неопределенным полевкам (8) – местонахождение Серчейю-6. По данным Б. И. Гуслицера [1981]

морфологические особенности остатков копытных леммингов из двух горизонтов идентичны. Они несколько моложе позднемосковских комплексов Серчейю-4 и Кипиево-2 (верхний горизонт), но значительно древнее леммингов из Медвежьей пещеры. Вероятно, слой 6 сформировался в начале лайского (подпорожского) времени, вслед за регрессией бореального бассейна. Морфологическое сходство леммингов Серчейю-5, 6 позднемосковским леммингам объясняется частичным переотложением. Судя по положению в разрезе, галечники слоев 7 и 9 считаются остатками размытой вычегодской (московской) морены, а диамиктон в основании разреза датируется печорским (днепровским) временем.

Галечник с валунами слоя 4 является, вероятно, продуктом перемыва верхнеплейстоценовой морены, а аллювий слоя 2 имеет поздневалдайский (полярный, осташковский) возраст.

Морфологически комплексы остатков из этого разреза отличаются – материал Серчейю-5 представлен морфой 2, а Серчейю-6 более продвинутой морфой 3 *D. gulielmi*. Эволюционные отличия комплексов согласуются с их стратиграфической позицией, что позволяет исключить переотложение костных остатков.

По мнению Л. Н. Андреичевой [2002], морена датируется вычегодским временем, галечник слоя 4 – сулинским, а верхняя песчаная часть разреза имеет лайский возраст. В данной работе считается, сто комплексы остатков могут датироваться от лайского (МИС 5d-a–4) до полярного времени (МИС 2), но более точно установить возраст можно только в результате проведения геохронометрического датирования.

5.2.8. Местонахождения р. Шапкиной

Шапкина-1

Местонахождение (обн. 3 по Б. И. Гуслицеру,) находится в обнажении высотой 12 м на левом берегу р. Шапкиной в 13 км выше устья р. Юнкою (67°40’с.ш., 56°43’в.д.) (Рисунок 5.50) [Гуслицер и др., 1985]. В обнажении сверху вниз вскрываются (Рисунок 5.51):

1. Алеврит лессовидный, неслоистый (0.9 м), который книзу переходит в пористую супесь, тонкогоризонтальнослоистую (0.8 м), общей мощностью 1.7 м.

2. Галечник гравийный крупный, содержит валуны известняков и песчаников, мощностью 0.4–1.8 м.

3. Глина серая с остатками растений, мощностью 0.3 м.

Рисунок 5.53 – Карта местонахождений р. Шапкиной

4. Гравий сыпучий с прослоями гальки, содержит мелкие валуны осадочных пород, мощностью 0–0.2 м. Осадки слоя 4 заполняют врез в подстилающих породах.

5. Глина озерная, горизонтальнослоистая, с тонкими прослоями торфа черного, намывного, мощностью 0.9–1.2 м. Ниже по течению слой 5 поднимается и замещается более мелководными осадками – прибрежно-озерными песками.

6. Крупный галечник с мелкими валунами осадочных пород, местами четко диагональнослоистый, мощностью 0.7–4 м. Петрографический состав грубообломочного материала в этом и в вышележащих слоях аналогичен материалу из верхней морены обн. 4, расположенного в 300м ниже по течению.

7. Глина серая, горизонтальнослоистая, мощностью от 0 до 0.2 м.

8. Грубый песок с гравием, полимиктового состава, содержащий кости грызунов, мощностью 0.1 м.

9. Перлювий нижней морены, представленный галечником с крупными валунами преимущественно осадочных, а также кристаллических пород (лаво-брекчий, гранитов, гнейсов и базальтов). Мощность 0.8 м.

10. Суглинок серый, плотный, неслоистый, с валунами осадочных (преобладают) и кристаллических пород, ориентированными длинными осями в направлении С-З 325°. Мощность 4.8 м. Отложения слоя 10 по составу обломков, ориентировке их длинных

осей, а также по гипсометрическому положению слоя идентичны с нижней мореной обн. 4 (в 300м ниже по течению), что говорит об их одновозрастности.

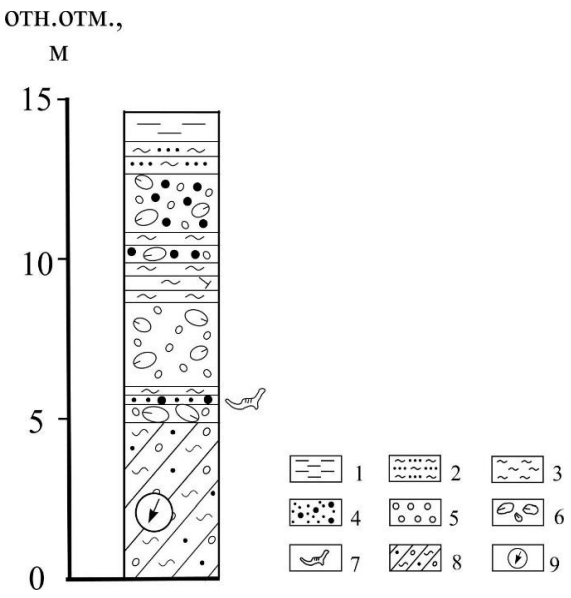


Рисунок 5.54 – Схематический геологический разрез обнажения Шапкина-1 [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002].
1 – алеврит, 2 – супесь, 3 – глина, 4 – песок и гравий, 5 – галька, 6 – валуны, 7 – костные остатки грызунов, 8 – морена,
9 – ориентировка длинных осей валунов в морене.

Из слоя 8 собрано 242 щечных зуба грызунов: копытного (61.2%) и сибирского (31.8%) леммингов, узкочерепной полевки (3.7%) и другим полевкам, неопределенным до вида (3.3%). Костные остатки темно-коричневого цвета, удовлетворительной сохранности, характерной для вторичных захоронений. Показатель сохранности зубов варьирует от 22 у сибирского лемминга до 8 у узкочерепной полевки [Кочев, 1993].

Здесь костные остатки леммингов найдены в песчаных отложениях (слой 8), залегающих выше морены, которая располагается в основании обнажения, и ниже галечных осадков с валунами, по петрографическому составу сопоставляемыми с верхней мореной, вскрывающейся в ряде обнажений на р. Шапкиной. Морена в нижней части разреза Шапкина-1 обосновано считается вычегодской, что подтверждается как литологией морены, так и данными ТЛ датирования [Андреичева, 2007]. Верхняя морена р. Шапкиной, которая вскрывается только в нескольких обнажениях в верхнем и в нижнем течении реки, считается Л. Н. Андреичевой [2007] верхневалдайской по ряду литологических признаков и ориентировке удлинённых обломков. Согласно альтернативной точке зрения [Астахов и др., 2007; Астахов, Свендсен, 2011] самая

верхняя морена в низовьях р. Шапкиной средневалдайская (50-60 тыс. лет). Радиоуглеродные даты из отложений под верхней мореной, приводимые А. С. Лавровым и Л. М. Потапенко [2005], являются, скорее всего, конечными. Для доказательства поздневалдайского возраста последнего оледенения в этом районе требуются новые геохронометрические данные.

Моляры леммингов местонахождения Шапкина-1 относятся к стадии развития *D.* ex gr. *gulielmi-torquatus*. Лемминги этой стадии, судя по датированным местонахождениям в Кожим-1 и буром суглинке Б Медвежьей пещеры, обитали в регионе как минимум от 20 до 10 кал. тыс. лет назад. Эти возрастные оценки находят подтверждение в недавно опубликованных результатах палеогенетического изучения (цитохром *b* мтДНК) моляров *Dicrostonyx* из этого местонахождения [Palkopoulou et al., 2016]. Согласно этим данным, лемминги из Шапкина-1 принадлежали хронологически дискретной генетической линии EA5, носители которой обитали в интервале от 20 тыс. календарных лет назад до настоящего времени. Таким образом, костеносный слой и вся перекрывающая его толща сформировались в конце последнего максимума и в позднеледниковье. Б. И. Гуслицер и др. [1985] считал, что грубообломочный горизонт, перекрывающий костеносный слой, сформировался в результате деятельности мощного флювиогляциального потока, образованного в маргинальной зоне последнего ледника во время его дегляциации, т.к. петрографический состав грубообломочного материала в этом и в вышележащих слоях аналогичен материалу из верхней морены верховьев р. Шапкиной.

Шапкина-3

Скопление костных остатков находится в обнажении на левом берегу р. Шапкиной (обн. 18б по Б. И. Гуслицеру, обн. 1108 по Л. Н. Андреичевой), в 198 км от ее устья, в 1.5 км выше устья руч. Мальгичигейвис (67°10’с.ш., 53°59’в.д.) (Рисунок 5.50) [Гуслицер и др., 1985]. В разрезе отложений сверху вниз вскрываются (Рисунок 5.52):

1. Переслаивание песков тонко- мелкозернистого волнистослоистого и среднезернистого, преимущественно горизонтальнослоистого, мощностью 4.5 м.

2. Песок среднезернистый, косослоистый, в нижней части крупнозернистый, с гравием, мощностью 1.4 м.

3. Песок мелкозернистый, горизонтальнослоистый, мощностью 0.6 м

4. Отложения руслового и прируслового аллювия, представленные грубопесчаными осадками с гравием, косослоистыми, темно-серого цвета. Наблюдаются псевдоморфозы по морозобойным клиньям. Содержит костные остатки грызунов и неопределимые фрагменты раковин моллюсков. Мощность 5.5 м.

5. Галечник грубый с валунами осадочных, реже магматических пород, таких как северотиманские базальты, типичные для нижней морены р. Шапкиной. Отложения представляют собой перлювий нижележащей морены, наблюдаемой в 100 м ниже по течению. Мощность 0.5 м.

6. Песок мелкозернистый, массивный, плотный, дислоцированный из-за деятельности ледника, оставившего морену, залегающий стратиграфически выше, мощностью 4.5 м.

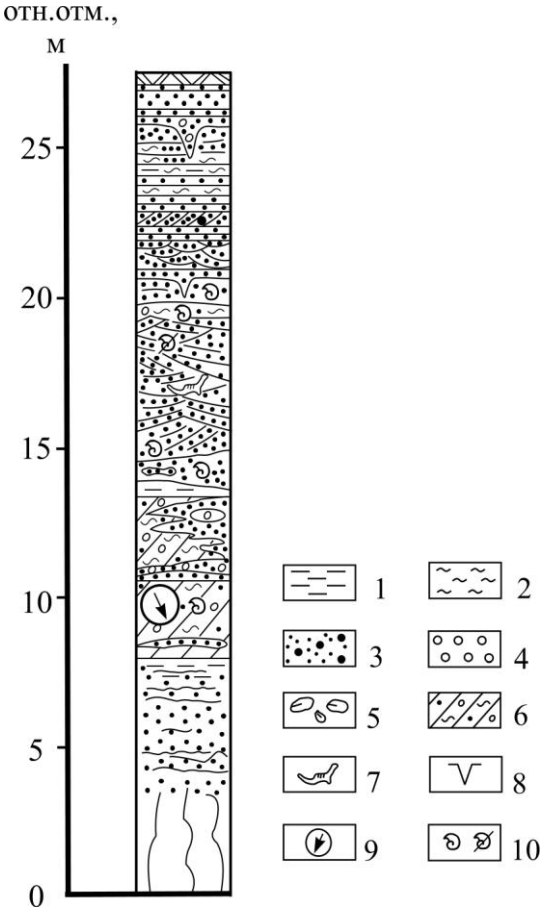


Рисунок 5.55 – Схематический геологический разрез обнажения Шапкина-3 [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002].
1 – алеврит, 2 – глина, 3 – песок и гравий,
4 – галька, 5 – валуны, 6 – морена, 7 – костные остатки грызунов, 8 – псевдоморфозы по ледяным клиньям, 9 – ориентировка длинных осей валунов в морене, 10 – раковины и обломки раковин моллюсков.

7. Песок тонко- и мелкозернистый, горизонтальнослоистый, в нижней части слоя – неслоистый, мощностью 4.9 м.

8. Глина шоколадная, плотная, тонкослоистая, мощностью 0.1 м.

9. Песок среднезернистый, плотный, косослоистый, мощностью 4.9 м.

Из слоя 4 собраны 774 щечных зуба грызунов: копытного (79.2%), сибирского леммингов (19.5%), узкочерепной полевки (0.5%) и неопределимых полевок (0,65%). Зубы грызунов темно-коричневого, почти черного цвета, их сохранность не отличается от сохранности остатков из других аллювиальных захоронений. По эволюционному уровню зубов копытных леммингов, слой 4 датируется серединой ранневалдайского времени [Гуслицер и др., 1985].

О поздненеоплейстоценовом (МИС 5d-a–3) возрасте комплекса можно судить только по эволюционному уровню (морфа 2 *D. gulielmi*) леммингов. Костеносные отложения подстилаются галечником, который представляет собой перлювий морены, залегающей под этим галечником в 100 м ниже по течению. По петрографическому составу гальки и валунов, заключенных в этой морене, он сопоставляется с ледниковыми осадками вычегодского оледенения [Гуслицер и др. 1985; Андреичева, 2007].

Шапкина-4

Скопление костных остатков грызунов находится в обнажении высотой 20 м, на берегу р. Шапкиной (обн. 23 по Б. И. Гуслицеру, обн. 1111 по Л. Н. Андреичевой) в 158 км от ее устья, в 40 км ниже по течению от Шапкина-3 (обн. 18) и в 2 км ниже ручья Выдрина (Рисунок 5.50) [Гуслицер и др., 1985]. В разрезе отложений сверху вниз вскрываются (Рисунок 5.53):

1. Алеврит массивный, белесый, мучнистый, мощностью 1.6 м.

2. Чередование песков мелкозернистого, горизонтально- и волнистослоистого, крупнозернистого с гравием, косослоистого, мощностью 4.5 м. Слой разбит псевдоморфозами по ледяным клиньям. Отложения представляют собой мелководные, бассейновые и аллювиальные осадки.

3. Суглинок с валунами осадочных и кристаллических пород северо-западного происхождения, мощностью 6 м – основная морена.

4. Песок мелкозернистый, в верхней части слоя неслоистый, в средней – волнисто-, горизонтально- и косослоистый, а в нижней – среднезернистый, горизонтальнослоистый. Мощность 3.6 м.

5. Песок мелкозернистый, глинистый, оторфованный, волнистослоистый, мощностью 0.5 м.

6. Песок среднезернистый, косослоистый, с прослоями гравия, мощностью 0.3 м.

7. Гравий мелкий и средний, косослоистый, ожелезненный, содержащий кости грызунов, мощностью 0.2 м.

8. Песок и гравий горизонтально- и косослоистые, мощностью 2 м.

9. Суглинок оторфованный с горизонтальными песчаными прослоями. Мощность 0.4 м.

10. Песок среднезернистый с прослоями глины, мощностью 0.9 м.

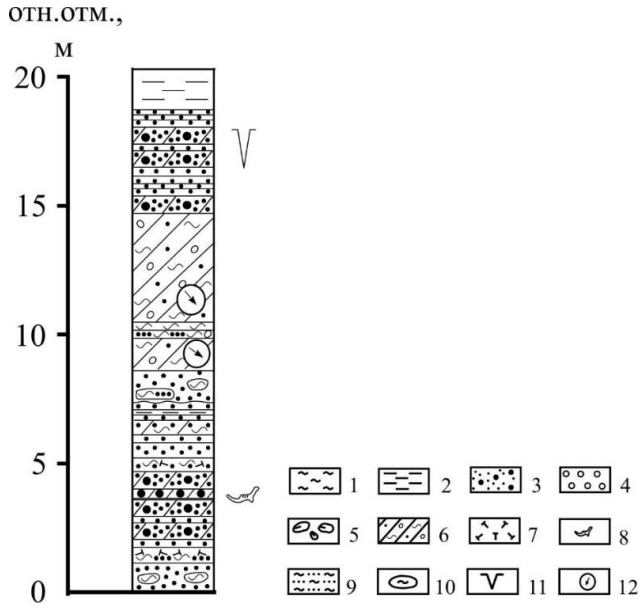


Рисунок 5.56 – Схематический геологический разрез обнажения Шапкина-4 [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002]. 1 – глина, 2 – алеврит, 3 – песок и гравий, 4 – галька, 5 – валуны, 6 – морена, 7 – торф, 8 – костные остатки грызунов, 9 – супесь, 10 – глинистые окатыши, 11 – псевдоморфозы по ледяным клиньям, 12 – ориентировка длинных осей валунов в морене.

Из отложений слоя 7 собрано 184 щечных зуба грызунов, среди которых определены копытный (81.5%) и сибирский (17.4%) лемминги, полевки, ближе не определимые (1.1%). Костные остатки мелких млекопитающих темно-коричневого цвета, удовлетворительной сохранности, типичной для аллювиальных ориктоценозов.

Верхние моляры копытных леммингов из местонахождения Шапкина-4 имеют морфологию, заметно отличающую их от комплексов Серчейю-1 и Лаи-3. Эти моляры относятся к переходной форме *D.* ex gr. *simplicior-gulielmi*, которая от более архаичных стадий отличается существенной долей моляров морфотипа *henseli*. Количество зубов в этих местонахождениях крайне мало (от 6 до 15), поэтому выборки нельзя считать достаточно репрезентативными. Отсутствие моляров морфотипа *torquatus* связано, скорее всего, с малым количеством материала. В отрыве от геологических данных можно говорить о поздневычегодском возрасте этих ориктоценозов, как это сделано Н. Г. Смирновым [1999]. Однако геологические материалы в местонахождении Шапкина-4 (обн. 1111) не подтверждают палеонтологические оценки, потому что костеносные слои залегают под вычегодской мореной с характерными литологическими признаками [Андреичева, 2007]. Кроме того, в бассейне р. Шапкиной вычегодский возраст морены подтверждается еще и серией ТЛ датировок в обн. 1107 [Андреичева, 2007]. Морские пески, подстилающие морену, датируются 230±20 тыс. лет, а надморенные озерные пески и алевриты – 130±12 тыс. лет. Таким образом, геологические данные свидетельствуют о том, что возраст местонахождения Шапкина-4 ранневычегодский, а не поздневычегодский, как можно было бы предполагать по морфологии зубов леммингов.

5.2.9. Местонахождения р. Вычегды

Рябово

Захоронение находится в обнажении (обн. 207 по Л. Н. Андреичевой) на правом берегу р. Вычегды у д. Рябово, в 60 км выше г. Котласа (Рисунок 5.54) [Гуслицер, Коноваленко, 1987]. Разрез имеет сложное строение. Часть обнажения, расположенная выше по течению (высотой 32 м) сложена ледниковыми осадками среднего плейстоцена. В основании обнажения залегают сильно дислоцированные пески и супеси. Верхние части складчатых пород срезаны подошвой ледниковых осадков печорского возраста.

Рисунок 5.57 – Карта местонахождений р. Вычегды

Стратиграфически выше залегает мощная толща печорской морены, характерного серого цвета, с мелкими валунами, преимущественно осадочных пород, ориентированных на север-северо-восток. В морене много крупных отторженцев нелитифицированных пород: гравия и гальки с ростарами белемнитов, песками и алевритами.

На печорскую морену налегает крупный валунник, в основном, кристаллических пород северо-западного происхождения в гравийно-глинистом заполнителе, мощностью 0.5 м. Этот горизонт, скорее всего, представляет собой перлювий начальной стадии московского ледника. Верхняя часть разреза сложена вычегодской мореной (6 м) с крупными валунами кристаллических пород, ориентированными на северо-запад.

Ниже по течению, за крупным оврагом, пересекающим деревню Рябово, высота обнажения уменьшается до 18 м, что связано с формированием в послевычегодское время глубокого эрозионного вреза, заполненного более молодыми осадками.

Вблизи устья оврага в обнажении снизу вверх вскрываются (Рисунок 5.55):

1. Песок среднезернистый, субгоризонтально- и полого-диагональнослоистый, серый, местами ожелезненный, видимой мощностью 2 м от уреза реки.

2. Гравий с галькой в грубопесчаном заполнителе, с косой слоистостью и с прослоями грубо-, крупно- и мелкозернистого песка, слабо ожелезненный. Выше по течению отложения слоя 2 переходят в галечник с мелкими валунами осадочных и кристаллических пород. Содержит костные остатки грызунов и мелкие раковины моллюсков с тонкими стенками. Пястная кость крупного млекопитающего (зубра?) найдена в слое. Мощность 0.75 м.

3. Пески с косой, горизонтальной и волнистой слоистостью с тонкими прослоями коричневой глины, суглинка и мелкого гравия, мощностью 2.25 м.

4. Валунные отложения, состоящие из крупных (до 0.5 м) валунов в ожелезненном грубопесчано-гравийно-галечном заполнителе, мощностью 0.75м .

5. Глины, глинистые алевриты и плотные суглинки, с четкой горизонтальной слоистостью, напоминающие ленточные, серые с тонкими прослоями мелко-, среднезернистого ожелезненного песка, мощностью 2.4 м. Встречаются многочисленные железистые конкреции по корневым ходам. Граница с вышележащим валунником четкая, ожелезненная. Глубина залегая слоя 5 12.1–9.7 м.

6. Горизонтальное переслаивание тонких слойков песка тонкозернистого и глинистого алеврита серого цвета, мощностью 0.6 м.

7. Пески мелко-, тонкозернистые, плотные, массивные, глинистые, местами нечетко горизонтальнослоистые, желтовато-коричневого цвета, мощностью 6.6 м.

8. Пески мелко- и тонкозернистые, с горизонтальной слоистостью, плотные, коричнево-серые, мощностью 0.75 м.

9. Суглинок бурый, горизонтальнослоистый, с прослоями ожелезненного песка, мощностью 0.75 м.

10. Супесь массивная, ожелезненная, пористая, мощностью 1 м.

Б. И. Гуслицер и Л. А. Коноваленко [1987] предложили стратиграфическое расчленение разреза. По их мнению, осадки слоя 1 (пески) отлагались, заполняя эрозионный врез в толщах московской и днепровской морен, во время бореальной ингрессии второй половины микулинского межледниковья. Верхняя часть песчаной толщи была размыта во время отложения перекрывающего галечника.

Слои 2 и 3 представляют собой, соответственно, русловую и пойменную фации перигляциального аллювия. В слое 2 собрано 20 000 костей и 2325 щечных зубов грызунов. Зубы грызунов ярко-коричневые. Их сохранность удовлетворительная, типично аллювиальная. По данным В. А. Кочева [1993], интегральные показатели сохранности составляют у копытного лемминга 21, у сибирского лемминга 23, а у полевок рода *Microtus* – 8. Такие значения индекса характерны для большинства аллювиальных местонахождений. По первому нижнему моляру установлено соотношение остатков видов: копытный лемминг (34%), сибирский лемминг (12%), узкочерепная полевка (52%) и северо-сибирская полевка (2%).

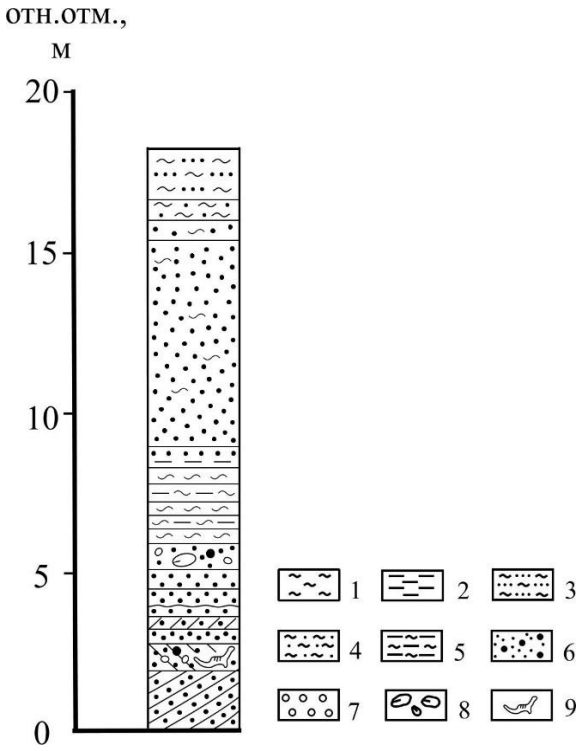


Рисунок 5.58 – Схематический геологический разрез обнажения Рябово (Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002).
1 – глина, 2 – алеврит, 3 – супесь,
4 – суглинок, 5 – глинистый алеврит,
6 – песок и гравий, 7 – галька, 8 – валуны,
9 – костные остатки грызунов.

Преобладание ксерофильных видов в структуре ископаемого сообщества говорит об относительно аридном климате и небольшом участии заболоченных ландшафтов. По морфологии моляров копытные лемминги датируются им второй половиной ранневалдайского времени.

Б. И. Гуслицер [1981] считал, что валунник слоя 4 сформировался за счет сноса вниз и размыва московской морены. Вышележащие глины и суглинки слоя 5 отлагались в мелководном озерном бассейне, скорее всего, в старице р. Вычегды. В результате палинологического исследования этой толщи было установлено преобладание пыльцы травянистых растений (32-52%) и спор (18-54%) над пыльцой древесных пород (6-30%). Выделено пять палинокомплексов, соответствующих пяти фазам развития растительности, в основном, тундроподобной, произраставшей в климате, значительно более холодном, чем в настоящее время. Чередование относительных потеплений (лесотундра с элементами крайней северной тайги) и похолоданий (тундра) не приводило к восстановлению зонального типа растительности. Характер смены палинокомплексов указывает на средневалдайский возраст слоя 4. Пески слоев 8-10 отлагались, вероятно, в приледниковом подпрудном бассейне в поздневалдайское время [Гуслицер, 1981].

Морфологически лемминги Рябово продвинуты, они находятся на стадии морфы 3 *D. gulielmi*, которая характерна для позднеледниковых ископаемых комплексов. Основываясь на морфологии моляров, местонахождение следует датировать полярным временем (МИС 2) или позднеледниковьем, а если учитывать палинологические данные, то не исключается и бызовской (средневалдайский) (МИС 3) возраст, а лайский (ранневалдайский) (МИС 4) гораздо менее вероятен. Как и в случае с другими аллювиальными позднеплейстоценовыми местонахождениями, надежно оценить возраст ископаемого комплекса невозможно без применения геохронометрических данных.

Большая Слуда

Местонахождение найдено в одном из слоев, вскрывающихся в обнажении (обн. 202 по Л. Н. Андреичевой) высотой 21 м на правом берегу р. Вычегды, в 2 км ниже по течению железнодорожного моста, напротив д. Большая Слуда (Рисунок 5.54) [Гуслицер, 1981]. В разрезе отложений сверху вниз вскрываются (Рисунок 5.56):

1. Валунный суглинок – верхняя морена, мощностью 1.4 м. Среди крупнообломочного материала встречаются валуны осадочных и кристаллических пород.

2. Песок тонко- и мелкозернистый, серый с волнистой слоистостью, мощностью 5.1 м.

3. Песок светло-серый с перекрестной слоистостью, мощностью 2.2 м.

4. Песок мелко- и среднезернистый, с горизонтальной и волнистой слоистостью, мощностью 2 м.

5. Песок крупно- и грубозернистый, косослоистый, с гравием, галькой и крупными неокатанными обломками шоколадной глины, мощностью 0.4 м.

6. Песок крупно- и грубозернистый с гравием и галькой, косослоистый, мощностью 0.95 м.

7. Песок мелко-, среднезернистый, массивный голубого цвета, мощностью 0.4 м.

8. Суглинок с валунами, среди которых преобладают осадочные породы – нижняя морена, видимой мощностью 8 м до уреза реки.

Из аллювиальных отложений слоя 6 собраны зубы копытного (124 зуба, 14 m1) и сибирского (161, 46 m1) леммингов, *Microtus gregalis* (9 m1), *M. oeconomus* (10 m1), *M. hyperboreus* (1 m1) (Кочев, 1993). Костные остатки темно-коричневые, удовлетворительной сохранности, характерной для вторичных ориктоценозов. По

морфологии зубов копытные лемминги сопоставляются с комплексом остатков местонахождения Акись, т.е. имеют позднепечорский возраст. По литологическим признакам нижняя морена считается печорской, верхняя – вычегодской, как и лежащие под ней пески, а слой 5 сформировался в родионовское время (Андреичева 1992, 2002).

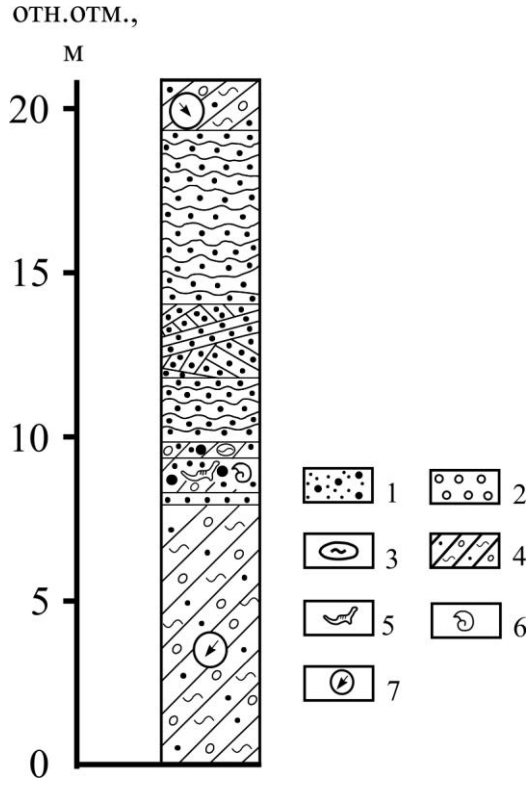


Рисунок 5.59 – Схематический геологический разрез обнажения Большая Слуда [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002].
1 – песок и гравий, 2 – галька, 3 – глинистые окатыши, 4 – морена, 5 – костные остатки грызунов, 6 – раковины моллюсков,
7 – ориентировка удлиненных осей валунов в морене.

Гавриловка

Захоронение находится в обнажении (обн. 203 по Л. Н. Андреичевой) высотой 31 м на правом берегу р. Вычегды, в 5 км ниже по течению от местонахождения Большая Слуда, у верхнего окончания д. Гавриловки, в устьевой части крупного оврага (Рисунок 5.54) [Гуслицер, 1981]. Сверху вниз разрез имеет следующее строение (Рисунок 5.57):

1. Песок мелкозернистый, массивный, в основании с 10-ти сантиметровым прослоем гравийных песков, косослоистых, мощностью 0.85 м.

2. Песок мелкозернистый, волнисто- и горизонтальнослоистый, с прослоями шоколадной глины, мощностью 0.45 м.

3. Песок среднезернистый с горизонтальной слоистостью, мощностью 0.6 м.

4. Коричневая супесь мощностью 0.55 м.

5. Песок крупнозернистый с мелким гравием мощностью 0.2 м.

6. Глина красновато-коричневого цвета, тонко- и горизонтальнослоистая, с крупными валунами кристаллических пород, в основании слоя неслоистая, мощностью 1.65 м.

7. Песок горизонтальнослоистостый, с прослоями суглинка коричневого цвета мощностью 5.25 м.

8. Суглинок серовато-коричневый, массивный с мелкими валунами осадочных пород мощностью 5 м.

9. Песок глинистый, плотный, развальцованный, мощностью 0.6 м

10. Песок тонкозернистый с волнистой слоистостью мощностью 3.8 м.

11. Песок мелкозернистый, волнисто- и горизонтальнослоистый, с окатышами глины коричневого цвета и угольным детритом. Мощность 5.1 м.

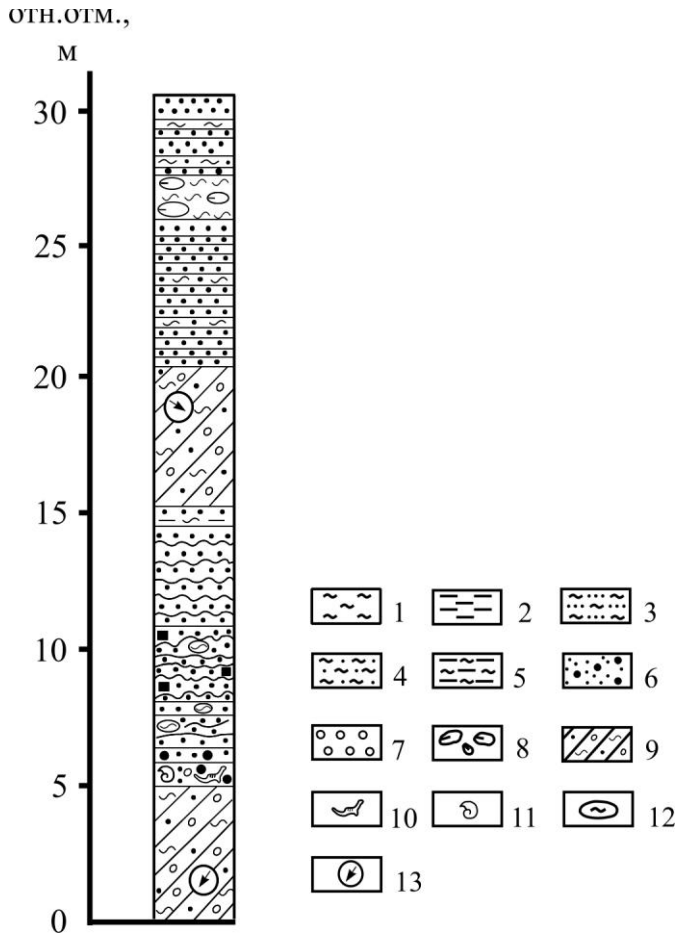


Рисунок 5.60 – Схематический геологический разрез обнажения Гавриловка [Гуслицер, 1981; Андреичева, 2002]. 1 – глина, 2 – алеврит, 3 – супесь, 4 – суглинок, 5 – глинистый алеврит, 6 – песок и гравий, 7 – галька, 8 – валуны, 9 – морена, 10 – костные остатки грызунов, 11 раковины моллюсков, 12 – глинистые окатыши, 13 – ориентировка длинных осей валунов в морене.

12. Галечник гравийный с костными остатками грызунов и мелкими тонкостенными раковинами пресноводных моллюсков мощностью 0.6 м.

13. Суглинок плотный, неслоистый, серого цвета, с мелкими валунами осадочных пород – нижняя морена видимой мощностью 5 м до уреза реки.

Из отложений руслового аллювия слоя 12 собрано 2735 моляров грызунов (целых и фрагментов). В комплексе остатков определены копытный лемминг (825 зубов, 255 m1), сибирской лемминг (234 зубов, 47 m1), *Microtus gregalis* (24 m1), *M. oeconomus* (33 m1), *M. hyperboreus* (3 m1) [Кочев, 1993]. Костные остатки темно-коричневого цвета, удовлетворительной сохранности. По данным В. А. Кочева [1993], интегральные индексы сохранности составляют: у копытного лемминга – 13, сибирского лемминга – 20, узкочерепной полевки – 10. Эти значения несколько ниже показателей среди остатков из других аллювиальных местонахождений. Равномерность сохранности щечных зубов довольно высокая, такая же, как у других комплексов остатков из захоронений этого типа. Низкие значения имеют индексы доли зубов в челюстях – 0–4. Для сравнения для зубов из Акиси этот показатель достигает 49. Несмотря на сравнительно низкие значения индексов сохранности, ископаемые остатки не переотложены или перемешаны. Такой вывод следует из того, что зубы одинаково прокрашены и слабо окатаны, а индексы сохранности почти во всех комплексах остатков из вторичных ориктоценозов варьируют в очень значительных пределах, как, например, в Акиси – от 0 до 49. По эволюционному уровню моляров копытные лемминги датируются позднепечорским временем. Нижняя морена – печорская. Валунные суглинки и глины слоев 6 и 8 являются, скорее всего, стадиальными моренами московского оледенения, на том основании, что позднеплейстоценовые ледники не продвигались так далеко на юг. Межморенные пески откладывались в мелководных слабопроточных приледниковых бассейнах, о чем свидетельствуют их текстурные особенности.

Куръядор

Скопление костных остатков находится в обнажении высотой 14 м на правом берегу р. Вычегды, примерно в 5км выше по течению с. Усть-Нем. В разрезе отложений сверху вниз вскрываются (Рисунок 5.58) [Гуслицер, Дурягина, 1983; Андреичева, 2011]:

1. Глинистый алеврит, массивный, пористый, желтый, с крупными железистыми конкрециями по корневым ходам, мощностью 7.8 м.

2. Алеврит глинистый с неясной горизонтальной слоистостью, серого цвета, в основании с линзами торфа, мощностью 2.4 м. Встречаются погребенные норы мелких млекопитающих. В нижней части слой содержит костные остатки грызунов.

3. Пески мелкозернистые, горизонтальнослоистые, с тонкими прослоями алеврита глинистого и намывного торфа, мощностью 2 м. Слой рассечен на всю мощность крупными псевдоморфозами по ледяным клиньям.

4. Глинистые алевриты, с неясной горизонтальной слоистостью, серого цвета, мощностью 1.6 м.

5. Пески крупнозернистые, косослоистые, промытые, в кровле с тонким прослоем гальки, видимой мощностью 0.5 м до уреза реки.

Из нижней части слоя 2 собрано 120 моляров грызунов, среди которых определены копытный (75, из них 10 m1) и сибирский (35, из них 6 m1) лемминги и узкочерепная полевка (10 m1) [Кочев, 1993].

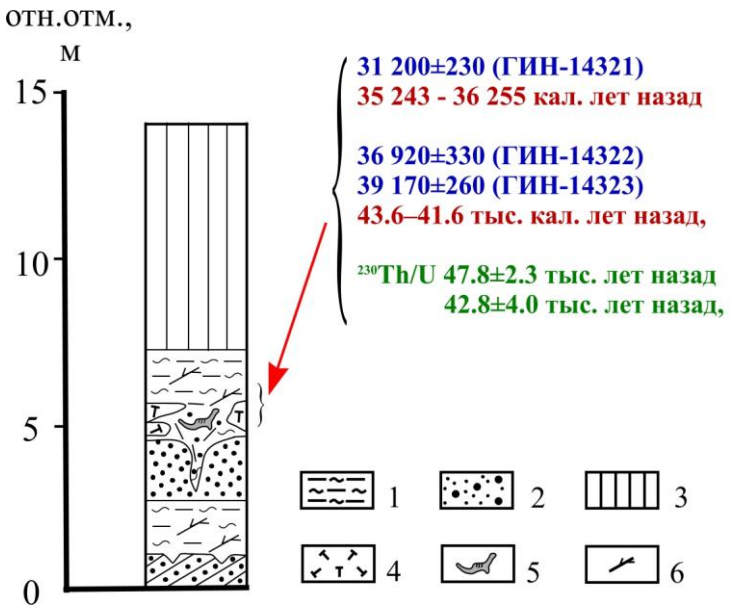


Рисунок 5.61 – Схематический геологический разрез обнажения Куръядор.

1 – глинистый алеврит, 2 – песок и гравий, 3 – лёсс, 4 – торф, 5 – костные остатки грызунов, 6 – растительный детрит. Радиоуглеродные и ^{230}Th/U датировки по данным Ф. Е. Максимова с соавторами [2015].

Костные остатки грызунов темно-коричневого, почти черного цвета, хорошей сохранности, не окатаны. Индекс сохранности довольно высокий – 18-35, выше среднего показателя зубов из аллювиальных ориктоценозов и сходный с индексом пещерных ископаемых остатков (Кочев, 1993). Кости залегали в погребенных норах, что

предполагает их первичное залегание. Однако, норы могут быть не синхронны вмещающей породе и, соответственно, датировки, полученные по растительной органике, не отражают истинный возраст локальной фауны.

По данным Л. Н. Андреичевой [2011] в нижней гумусированной оторфованной части слоя 2 наблюдаются не только норы, но и скопления копролитов и рассеянные костные остатки грызунов. Погребенные норы заполнены черным гумусом, полуразложившимися растительными остатками, копролитами грызунов и скелетами этих зверьков (в камерах). Норы черного цвета, опускаются под углом около 45° и оканчиваются в основании камерой. Они четко выделяются на фоне в основном буровато-серой породы.

В процессе полевых работ в 2010 г. автором проводился поиск костных остатков грызунов из нижней части костеносного горизонта путем промывки отложений на ситах. Погребенные норы не были замечены (возможно, они не были правильно идентифицированы), но были найдены единичные кости грызунов, из которых по зубам определены: копытный (1 зуб), сибирский (5 моляров) лемминги и *Microtus* sp. (2 зуба). Кости и зубы грызунов удовлетворительной сохранности, темно-коричневые. По сохранности они не отличаются от остатков из пещерных местонахождений.

По мнению Л. Н. Андреичевой [2011] накопление осадков, слагающих среднюю часть разреза (озерные гиттии с разделяющим их горизонтом тонких песков, слои 2 и 4), произошло в среднем валдае. Об этом свидетельствует датировка ^{14}C 31 080±280 лет (ЛУ-Б88), полученная при анализе образца оторфованной почвы из основания слоя 2, и характерный для середины средневалдайского интерстадиала показатель эволюционного уровня зубов (ПЭУ) M1и M2 (33.7) копытных леммингов [Кочев, 1993]. Верхняя часть разреза (слой 1), представляет собой мощную лессовую толщу, сформированную в условиях сухого холодного климата позднего валдая.

Глины и алевриты слоев 2 и 4 были детально опробованы на спорово-пыльцевой анализ [Гуслицер, Дурягина, 1983; Дурягина, Коноваленко, 1993]. По данным палинологического исследования выделены шесть фаз развития растительности, в которых в теплые интервалы распространялись северо-таежные и лесотундровые формации, а в периоды похолоданий они сменялись тундровыми ассоциациями со степными ксерофитами. Даже в климатический оптимум данного интерстадиала (средневалдайского) климат был холоднее современного, а в целом преобладали

безлесные или слабо залесенные пространства. К сожалению, пока нет четкой хронологии теплых и холодных событий внутри среднего валдая для региона и поэтому нельзя сопоставить фауну с конкретным климатическим эпизодом.

Строение разреза, приводимое в работах Б. И. Гуслицера [1979], Л. Н. Андреичевой [2011], а также A. Lysså et al. [2011] и Ф. Е. Максимова и др. [Максимов и др., 2015] в целом совпадает, но генетическая интерпретация осадков верхней части сильно различается. Отложения нижней части разреза признаются всеми осадками руслового аллювия. Выше залегают озерные отложения [Андреичева, 2011; Lysså et al., 2011] или осадки низинного болота [Максимов и др., 2015], перекрывающиеся отложениями, сформированными в прибрежных условиях мелеющего озера [Андреичева, 2011; Lysså et al., 2011]. Алевриты костеносного слоя (гиттия) отлагались в периодически осушаемом зарастающем озерном бассейне [Андреичева, 2011], в субаквальных [Lysså et al., 2011] или субаэральных [Максимов и др., 2015] условиях. Верхняя часть разреза считается лёссами [Андреичева, 2011] или отложениями озера [Lysså et al., 2011], образовавшегося в результате подпруживающего эффекта Скандинавского ледникового щита во время последнего ледникового максимума (20-17 тыс. лет назад).

Таким образом, анализ всей информации, накопленной на сегодняшний день, показывает, что комплекс остатков млекопитающих собран из алевритовых отложений нижней части горизонта, именуемого Б. И. Гуслицером [1979, Гуслицер, Дурягина, 1983] слоем 2, по данным A. Lysså et al. [2011] – слой К3а, по описанию Ф. Е. Максимова с соавторами [Максимов и др., 2015] – слои 3, 4. Отложения этого слоя формировались в среднем валдае, на что указывают спорово-пыльцевые спектры и радиоуглеродные датировки 26.2–39.17 тыс. лет назад (35–43.6 кал. тыс. лет назад) и ^{230}Th/U датировки 42.8 и 47.8 тыс. лет назад [Максимов и др., 2015]. Вопрос о синхронности остатков млекопитающих вмещающей породе пока остается неясным.

5.2.11. Современные материалы

Для сравнения использовались костные остатки копытных леммингов и узкочерепных полёвок из современных погадок хищных птиц, собранных сотрудниками Института геологии Коми НЦ УрО РАН Б. И. Гуслицером, К. И. Исайчевым, В. А. Кочевым, Н. И Тимониным, А. Б. Юдиной в Большеземельской тундре и на хребте Пай-Хой (Рисунок 5.2):

1. р. Шапкина, коллекции ИГ № 29.7, 380/73 и 380/9, 29.9, 29.13 и 380.13. Всего измерено 88 M1 и 78 M2 копытного лемминга, 126 первых нижних моляров узкочерепной полевки.

2. Пай-Хой, 1980г., коллекции ИГ № 31.7, 383.7; 32.8, 383.8; 32.9 (383.9), включающие 59 M1 и 66 M2 копытного лемминга, 30 m1 узкочерепной полевки.

3. р. Адзьва, 1979г., коллекции ИГ № 30.3, 381.3 и 381.2, 30.2. Измерялись 66 M1 и 67 M2 копытного лемминга, а также 56 первых нижних коренных зубов узкочерепной полевки.

Также в сравнительном аспекте использовались материалы по морфологии узкочерепной полевки из Лобвинской пещеры, переданные автору для изучения П. А. Косинцевым. Лобвинская пещера расположена на восточном склоне Урала на границе между Средним и Северным Уралом. Отложения, содержавшие остатки узкочерепной полевки были датированы радиоуглеродным методом 9390±45 (устное сообщение П. А. Косинцева). Всего автором были изучены 381 первый нижний моляр узкочерепной полевки из Лобвинской пещеры.

При изучении морфологических особенностей леммингов Lemmini использовались данные по современным представителям трибы (подсчет встречаемости морфотипов коренных зубов), полученные в 1970-е годы К. И. Исайчевым и предоставленные автору данной работы. Всего К. И. Исайчевым исследовались следующие коллекции современных леммингов *Lemmus* и *Myopus* из разных частей ареала: 1) норвежского лемминга (*Lemmus lemmus*) из Швеции (Зоомузей МГУ) (180 зубов); 2) норвежского лемминга (*Lemmus lemmus*) из архипелага Семь Островов в Белом море (Зоомузей МГУ) (1209 зубов); 3) сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) из Большеземельской тундры, Ненецкого АО, р-н Амдермы (коллекция Коми НЦ) (526 зубов); 4) сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) из Малоземельской тундры, Ненецкого АО, бассейн рек Индиги, Нерусовея, Силовой (коллекция Коми НЦ) (421 зуб); 5) лесного лемминга (*Myopus schisticolor*) из Кольского полуострова (Зоомузей МГУ) (144 зуба); 6) лесного лемминга (*Myopus schisticolor*) из Западной Сибири, заповедник Малая Сосьва (Зоомузей МГУ) (205 зубов); 7) лесного лемминга (*Myopus schisticolor*) из востока Западной Сибири, среднее течение р. Енисея, окрестности пос. Мирного (Зоомузей МГУ) (238 зубов).

6. Особенности морфологии грызунов неоплейстоцена Европейского Северо-Востока

Основные морфологические исследования с привлечением оригинального и литературного сравнительного материала проводились для трех массовых таксонов грызунов – леммингов Lemmini, хроновидов в роде *Dicrostonyx* и узкочерепной полевки. Для большинства видов, за исключением вышеперечисленных, приводятся краткие палеонтологические описания. Систематика мелких млекопитающих дается по справочнику «Млекопитающие России» [Амбрамсон, Лисовский, 2012].

Отряд Rodentia Bowdich, 1821

Семейство Sciuridae Fischer, 1817

Подсемейство Pteromyinae Brandt, 1855

Род *Pteromys* G. Cuvier, 1800

Pteromys volans Linnaeus, 1758

Материал. 21 щечный зуб.

Местонахождение. Седью-2, Пижма-4.

Возраст. Поздний голоцен.

Описание. Моляры сходные с беличьими по форме жевательной поверхности, с хорошо развитыми корнями и низкой коронкой.

Подсемейство Sciurinae s. str.

Род *Sciurus* Linnaeus, 1758

Sciurus vulgaris Linnaeus, 1758

Материал. 490 щечных зубов.

Местонахождение. Щугер-2, 5; Кожим-1, 2; Седью-2, Пижма-1, 3, 4.

Возраст. Поздний голоцен.

Описание. Моляры типичного беличьего строения, с корнями, низкокоронковые, жевательная поверхность с бугорками и низкими гребнями. Детальные морфологические исследования костных остатков белки не проводились.

Подсемейство Marmotinae Pocock, 1923 (1820)

Род *Tamias* Illiger, 1811

Tamias (Eutamias) sibiricus Laxmann, 1769

Материал. 3 щечных зуба.

Местонахождение. Седью-2, Пижма-4.

Возраст. Поздний голоцен.

Описание. Моляры типичного строения, схожие с беличьми, но существенно меньше в размерах.

Семейство Sminthidae Brandt, 1855

Род *Sicista* Gray, 1827

Sicista betulina Pallas, 1779

Материал. 13 щечных зубов.

Местонахождение. Кожим-2, Соколиный, Пижма-1, 3.

Возраст. Поздний голоцен.

Описание. Моляры типичного мышовкового (хомячьево) строения, низкобугорчатые. Судя по тому, что находки зубов мышовки, без сомнения, датируются поздним голоценом, и сделаны в современных подзонах средней и северной тайги, они принадлежат лесной мышовке.

Семейство Cricetidae Fischer, 1817

Подсемейство Arvicolinae Gray, 1821

Триба Lemmini Gray, 1825 (Miller, 1896)

Материал. 13429 изолированных и сохранившихся в верхних и нижних челюстях моляров.

Местонахождение. Акись, Большая Слуда, Гавриловка, Кипиево, верхний и нижний горизонты, Кожим-1, 2; Куръядор, Лая-2, 3, 4, 5; Нижний Двойник, Пижма-1, 3, 4; Рябово, Седью-1, 2; Серчейю-1, 3, 4, 5, 6; Соколиный, Чулей, Шапкина-1, 3, 4; Щугер-1, 2, 4, 5.

Возраст. Средний неоплейстоцен — голоцен (субатлантик). Для сравнения использованы промеры современного материала, любезно предоставленные К. И. Исайчевым (ИГ Коми НЦ УрО РАН).

Коренные зубы Lemmini довольно крупные, без корней, содержат относительно много цемента. Они имеют очень характерное строение с низкими призмами, вытянутыми по ширине, как бы сжатыми в передне-заднем направлении [Агаджанян, 2009], что формирует специфический рисунок жевательной поверхности.

На территории севера Восточной Европы в настоящее время обитают роды *Lemmus*, включающий виды *L. lemmus* и *L. sibiricus*, и *Myopus* с единственным видом *M. schisticolor*. Ареал норвежского лемминга на востоке сейчас ограничен Кольским

полуостровом и островами Белого моря, далее на восток на севере Евразии обитает сибирский лемминг [Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995]. Очевидно, что в неоплейстоцене на территории Восточной Европы обитали все три вида, но видовая диагностика их ископаемых остатков представляет значительную трудность из-за того, что моляры разных видов трибы трудно различимы. Особенно это касается видовой диагностики *L. lemmus* и *L. sibiricus*. Бóльшая часть остатков *Lemmus* неоплейстоцена северо-востока Европы и Урала определяется как сибирский лемминг [Кочев, 1993; Смирнов, 1994] на основании современного широкого распространения этого вида, размерных и морфотипических параметров, в то время как в других районах Восточной Европы (Русская равнина) ископаемые остатки трибы иногда диагностируются как *L. lemmus* [Агаджанян, 2009].

Всесторонний обзор таксономии рода *Lemmus* проведен N. I. Abramson et al. [2008], а также Н. И. Абрамсон и А. А. Лисовским [2012]. В настоящее время нет единства взглядов на количество видов, выделяемых в роде. Это число варьирует от двух: *L. trimucronatus* и *L. lemmus* [Kuznetsova, 1995] до пяти: *L. trimucronatus* (Новый Свет), *L. lemmus, L. sibiricus, L. amurensis, L. portenkoi* (о. Врангеля) [Musser, Carleton, 2005]. Обобщая все имеющиеся морфологические, гибридологические, кариологические и генетические данные N. I. Abramson et al. [2008] предлагают разделять леммингов Старого (*L. lemmus, L. sibiricus, L. amurensis*) и Нового Света (*L. trimucronatus*) в ранге подродов, а в Палеарктике выделять три вида: норвежского, сибирского и амурского леммингов. Такая таксономия, по мнению указанных авторов, лучше воспроизводит эволюционную историю рода и является «стабильной», хотя, если опираться только на критерии репродуктивной изоляции, то придется выделять только два вида *L. trimucronatus* и *L. lemmus*. По мнению Н. И. Абрамсон и А. А. Лисовского [2012] различия между формами, выделяемыми в роде *Lemmus*, не достигают ранга вида («полувиды»), но систематика рода (надвида) принимается пока в традиционной форме, т.к. для ее пересмотра еще не достаточно данных.

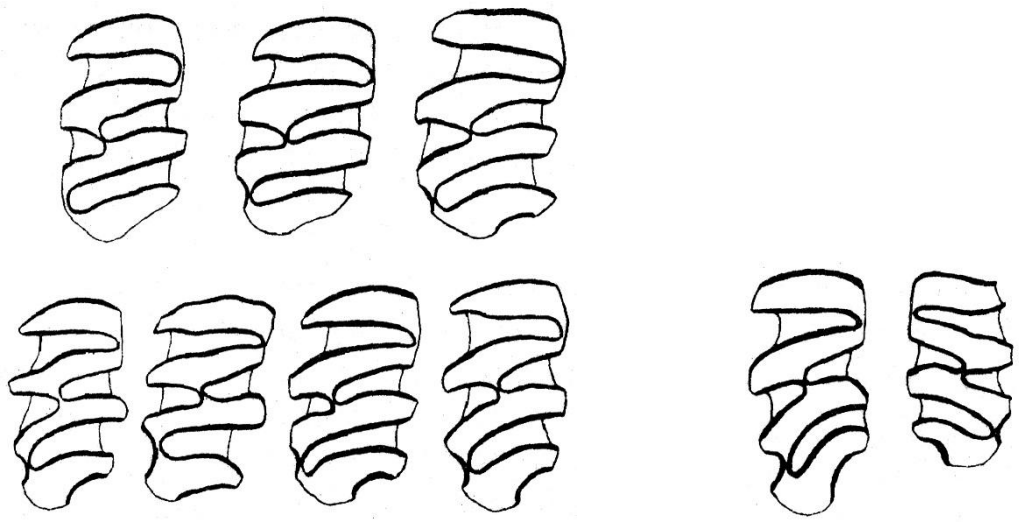
В проблеме диагностики видов в трибе Lemmini основное внимание исследователей вполне закономерно было обращено на поиск критериев разделения ископаемых остатков *Lemmus* и *Myopus*. Это связано с сильно различающимися важнейшими экологическими характеристиками видов этих родов: различной биотопической приуроченностью и предпочитаемой природной зоной. Так, *Lemmus*

обитает во влажных моховых тундрах, а *Myopus* населяет леса таежной зоны [Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995]. В палеонтологии знание этих параметров имеет решающее значение для реконструкции экологической структуры ископаемых сообществ и в дальнейшем на этой основе воссоздания условий палеосреды. Из этого следует, что возможность диагностики ископаемых остатков этих родов имеет большое значение для палеоэкологических реконструкций.

На выявление размерных и морфотипических критериев диагностики ископаемых остатков (в основном, моляров) Lemmini был направлен ряд исследований [Агаджанян, 1972; Громов, Поляков, 1977; Nadachowski, 1982; Koenigswald, Martin, 1984; Абрамсон, 1986, 1993; Смирнов и др., 1986, 1997; Chaline, Graf, 1988; Chaline et al., 1988; Abramson, Nadachowski, 2001 и др.]. В результате была выявлена специфика рисунка жевательной поверхности и размерные различия зубов двух родов, хотя строгих критериев разделения видов и родов так и не было предложено, что отмечается Н. Г. Смирновым [1997] и в монографии-определителе А. В. Бородина [2009], включающей содержательный обзор морфологии Lemmini. Все предложенные критерии определения родов и видов являются не строгими, они основаны на большей или меньшей встречаемости отдельных морфотипов или зубов определенных размеров или пропорций. Часто предложенные методы весьма трудоемки.

Из всех исследований этой проблемы следует выделить работу Н. Г. Смирнова с соавторами [1997], в которой предложен метод родовой диагностики моляров Lemmini на основе известного различия настоящих и лесных леммингов по пропорциям M3. Несмотря на то, что данный метод, возможно, не самый надежный, он определенно самый удобный в случаях, когда имеются представительные серии зубов в несколько сотен или тысяч экземпляров. Метод основан на разделении *Lemmus—Myopus* по пропорциям третьих верхних моляров: у *Lemmus* M3 ***у***же и длиннее, а у *Myopus* — шире и короче (Рисунок 6.1). Оценив масштабы внутривидовой изменчивости (включая возрастную) и сопоставив ее с размахом межродовых различий M3, упомянутые авторы предложили способ родовой диагностики третьих верхних моляров Lemmini при помощи дискриминантного анализа, традиционно применяемого для распознавания (классифицирования) новых объектов. Измеряя только длину и ширину зубов известной таксономической принадлежности, они создали обучающие выборки, и по пропорциям M3 (отношение длины к ширине) классифицировали (распознали) зубы методом

дискриминантного анализа. При этом ошибка определения (количество ошибочно определенных зубов) сильно варьировала — от 0 до 54%. В среднем ошибка определения составила 12%, а при разделении сибирского и лесного леммингов — 7%. В данной работе определение родовой принадлежности зубов леммингов также велось по пропорциям М3, но без применения дискриминантного анализа (см. следующий раздел Размеры коренных зубов).



Myopus schisticolor *Lemmus sibiricus*

Рисунок 6.1 – М3 сибирского и лесного леммингов [Смирнов и др., 1997]

Размеры коренных зубов.

Настоящие лемминги в среднем крупнее лесных, что проявляется и в размерах их моляров, но размах внутривидовой изменчивости очень велик (Таблицы 6.1 и 6.2), поэтому по абсолютным размерам определить зубы удается не всегда. Для диагностических целей, как уже отмечалось, удобнее использовать пропорции М3. В распоряжении автора имеется материал, любезно предоставленный К. И. Исайчевым, много лет изучавшим четвертичных млекопитающих северо-востока Европы.

Таблица 6.1 – Размеры нижних коренных зубов в трибе Lemmini

Местонахождения	м1			м2			м3		
	длина	ширина	индекс	длина	ширина	индекс	длина	ширина	индекс
Myopus schisticolor (Европейская часть России) (Зоомузей МГУ)	2.6-3.15	1.15-1.4	41.3-48.1	1.8-2.2	1.2-1.4	59.5-72.2	1.45-2.2	1.0-1.6	66.7-78.7
среднее значение	2.8	1.28	45.1	1.98	1.25	63.4	1.8	1.3	62.4
кол-во зубов	12	12	12	12	12	12	12	12	12
Myopus schisticolor (Зап. Сибирь, заповедник Малая Сосьва) (Зоомузей МГУ)	2.8-3.3	1.3-1.5	42.2-50	1.8-2.2	1.2-1.45	59.5-73.7	1.7-2.2	1.2-1.5	61.5-88.2
среднее значение	2.97	1.3	45.3	2	1.3	63.2	1.88	1.37	73.1
кол-во зубов	18	18	18	18	18	18	18	18	18
Myopus schisticolor (Вост. Сибирь, ср. теч. р.Енисея, окр. пос. Мирное) (Зоомузей МГУ)	2.6-3.1	1.1-1.45	42.3-50	1.8-2.1	1.1-1.3	57.5-66.6	1.6-1.9	1.1-1.4	64.7-81.2
среднее значение	2.8	1.3	45.9	1.9	1.21	62.3	1.73	1.28	73.3
кол-во зубов	20	20	20	20	20	20	20	20	20
Lemmus lemmus (Кольский п-ов., данные А.К. Агаджаняна)	2.4-3.5	1.1-1.7	40.6-50	1.8-2.5	1.0-1.5	54.5-70	1.6-2.3	1.1-1.4	59.1-82.4
среднее значение	3.15	1.44	45.9	2.13	1.35	62	1.92	1.26	66.1
Lemmus sibiricus (Ненецкий нац. округ, Амдерма)	2.7-3.8	1.35-1.7	42.1-51.9	2.0-2.6	1.3-1.6	56-68.9	1.6-2.55	1.2-1.7	58.8-81
среднее значение	3.3	1.55	47.2	2.28	1.4	63	2.17	1.48	68.9
кол-во зубов	83	87	79	84	92	81	81	77	77
Lemmus sibiricus (Ненецкий НАО, басс. р. Индиги)	2.3-3.8	1.0-1.7	40-51.6	1.9-2.6	1.0-1.65	52.6-68.4	1.6-2.7	1.1-1.7	57.5-82.4
среднее значение	3.17	1.46	44.3	2.21	1.37	61.7	1.98	1.4	70.8
кол-во зубов	69	67	62	62	61	58	62	63	60

продолжение Таблицы 6.1

	м1			м2			м3		
	длина	ширина	индекс	длина	ширина	индекс	длина	ширина	индекс
Медвежья пещера, Q_3	2.4-3.3	1.05-1.65	43.8-55.2	1.9-2.3	1.2-1.4	55.8-68.5	1.7-2.2	1.1-1.5	63.9-72.2
среднее значение	3.03	1.47	48.4	2.08	1.29	62.1	1.87	1.3	68.7
кол-во зубов	21	27	20	15	16	14	11	19	11
Кипиево-2 (верхний горизонт), Q_3	2.7-3.9	1.1-1.9	40-59.4	2.0-2.6	1.15-1.7	56.1-66	1.7-2.3	1.0-1.75	66.7-81.6
среднее значение	3.19	1.5	46.9	2.26	1.41	61.9	2.04	1.46	73.9
кол-во зубов	37	44	36	25	29	25	15	18	15
Нижний Двойник, Q_3	3.0-3.6	1.35-1.7	40.6-50	2.1-2.6	1.2-1.55	51.7-62.5	1.5-2.4	1.2-1.8	65-80
среднее значение	3.32	1.53	46.3	2.34	1.39	58.6	1.95	1.47	73.8
кол-во зубов	12	13	12	7	7	7	9	16	9
Курьядор (р. Вычегда), Q_3	3.2-3.8	1.4-1.7	45.6-48.8	-	1.3-1.5	-	1.9-2.4	1.35-1.7	67.5-73.7
среднее значение	3.45	1.6	46.8	2.3	1.4	65.2	2.1	1.45	70.5
кол-во зубов	4	8	4	1	4	1	4	5	4
Кипиево-1 (нижний горизонт), Q_2	3.5-3.95	1.4-1.75	44.1	2.0-2.5	1.2-1.7	70	2	1.2-1.7	
среднее значение	3.72	1.64		2.2	1.54		2	1.44	72
Чулей, Q_2	3.0-3.8	1.4-1.75	46-50	2.0-2.6	1.3-1.7	65-65.4	1.8	1.4-1.65	-
среднее значение	3.4	1.54	48	2.3	1.5	65.2	1.8	1.53	77.8
кол-во зубов	2	7	2	2	4	2	-	5	-
Акись, Q_2	3.4-3.45	1.45-1.6	43.5-47.1	2.05-2.6	1.3-1.6	58.8-66.7	2.0-2.3	1.45-1.6	69.6-72.5
среднее значение	3.42	1.51	45.3	2.32	1.45	62.6	2.15	1.52	71
кол-во зубов	2	4	2	4	4	4	2	2	
Уньинская пещера, Q_3	3.5-4.0	1.65-1.8	45-47.1	-	1.2-1.3	-	1.85-2.15	1.3-1.5	67.5-76.9
среднее значение	3.75	1.72	46	1.9	1.27	63.2	1.98	1.42	71.4
кол-во зубов	2	2	2	1	3	1	8	8	8
Студеная пещера, Q_3	2.9-3.3	1.3-1.5	44.8-45.4	2.2-2.3	1.25-1.4	56.8-60.9	1.7-2.0	1.3-1.35	-
среднее значение	3.1	1.4	45.1	2.25	1.32	58.8	1.85	1.32	76.5
кол-во зубов	2	2	2	2	2	2	2	2	1

Таблица 6.2 – Размеры верхних коренных зубов в трибе Lemmini

Местонахождения	M3			M2			M3		
	длина	ширина	индекс	длина	ширина	индекс	длина	ширина	индекс
Myopus schisticolor (Европейская часть России) (Зоомузей МГУ)	2.3-2.7	1.2-1.5	46.2-55.5	1.8-2.1	1.0-1.4	52.6-66.6	1.7-2.4	1.1-1.5	56.5-66.6
среднее значение	2.5	1.3	50.8	1.9	1.18	60.3	2.1	1.3	62.4
кол-во зубов	12	12	12	12	12	12	12	12	12
Myopus schisticolor (Зап. Сибирь, заповедник Малая Сосьва) (Зоомузей МГУ)	2.5-2.85	1.25-1.45	45.6-55.7	1.8-2.2	1.15-1.3	54.5-66.6	2.1-2.4	1.2-1.5	54.1-68.1
среднее значение	2.67	1.3	49.8	2	1.2	60.1	2.2	1.38	62.4
кол-во зубов	17	17	17	17	17	17	17	17	17
Myopus schisticolor (Вост. Сибирь, ср. теч. р.Енисея, окр. пос. Мирное) (Зоомузей МГУ)	2.5-2.7	1.2-1.4	46.2-56.2	1.8-2.1	1.1-1.3	56.4-66.7	1.9-2.3	1.1-1.4	52.4-68.4
среднее значение	2.59	1.3	50.2	1.9	1.18	59.6	2.06	1.27	62.1
кол-во зубов	20	20	20	20	20	20	20	20	20
Lemmus lemmus (Кольский п-ов., данные А.К. Агаджаняна)	2.4-3	1.1-1.1	45.9-61.5	1.7-2.4	0.9-1.4	54.5-70	1.9-3.1	0.9-1.5	46.5-55.6
среднее значение	2.76	1.46	52.8	2.13	1.29	59.4	2.56	1.3	50.7
Lemmus sibiricus (Ненецкий нац. округ, Амдерма)	2.6-3.3	1.45-1.7	50-58.6	2.0-2.55	1.2-1.5	52.2-65.9	2.3-3.1	1.3-1.55	46.6-60.9
среднее значение	2.95	1.6	54.1	2.28	1.36	59.7	2.77	1.45	52.3
кол-во зубов	91	81	80	94	91	88	67	71	67
Lemmus sibiricus (Ненецкий НАО, басс. р.Индиги)	2.4-3.2	1.2-1.75	46.2-58.6	1.8-2.5	0.9-1.5	49.0-65.9	2.1-3.4	1.1-1.55	45.5-56
среднее значение	2.83	1.5	53	2.18	1.27	57.9	2.67	1.36	51.4
кол-во зубов	61	55	50	67	65	62	60	60	56

продолжение Таблицы 6.2

Местонахождения	M1			M2			M3		
	Длина	Ширина	Индекс	Длина	Ширина	Индекс	Длина	Ширина	Индекс
пещера Медвежья, Q_3	2.4-3.15	1.0-1.65	46.7-61.5	1.7-2.4	1.0-1.4	52.1-66.7	1.8-3.1	0.9-1.5	45.2-57.7
среднее значение	2.71	1.42	53	2.1	1.25	58.9	2.53	1.33	51.5
кол-во зубов	23	35	23	18	25	17	23	35	23
Кипиево II (верхний горизонт), Q_3	2.45-3.25	1.5-1.8	46.9-56.6	1.9-2.5	1.0-1.55	51.1-64.6	2.0-3.4	1.0-1.7	45.5-60.8
среднее значение	2.71	1.45	53.1	2.19	1.29	58.7	2.76	1.41	51.1
кол-во зубов	15	30	14	11	14	11	20	21	20
Нижний Двойник, Q_3	2.6-3.1	1.25-1.6	46.3-57.7	1.9-2.45	1.05-1.5	53.7-59.1	2.0-3.05	1.1-1.5	48.2-55
среднее значение	2.88	1.5	51	2.2	1.25	56.7	2.66	1.4	51.5
кол-во зубов	12	16	12	18	11	8	4	10	4
Курьядор (р. Вычегда) , Q_3	2.8-3.0	1.5-1.6	51.7-57.1	2.1-2.1	1.3-1.4	61.9-66.7	2.0-3.1	1.4-1.5	48.4-53.8
среднее значение	2.9	1.55	52.9	2.1	1.36	64.3	2.85	1.45	51.1
кол-во зубов	4	4	4	2	3	2	2	3	2
Кипиево I (нижний горизонт), Q_2	2.5-3.1	1.4-1.9	55.3	–	1.5-1.6	–	2.1-2.9	1.2-1.6	57.6
среднее значение	2.82	1.56		–	1.55	–	2.5	1.41	–
Чулей, Q_2	3.1-3.35	1.3-1.8	49.3-56.5	–	1.25-1.55	–	–	1.4-1.5	–
среднее значение	3.23	1.59	52.9	–	1.35	–	–	1.47	–
кол-во зубов	2	10	2	–	4	–	–	4	–
Акись, Q_2	2.65-3.4	1.3-1.7	49.1-55.2	2.0-2.5	1.3-1.6	56-68.1	-	1.3-1.5	-
среднее значение	2.94	1.53	52	2.16	1.36	63.5	2.55	1.4	51
кол-во зубов	9	11	9	6	8	6	1	2	1
Уньинская пещера, Q_3	2.7-3.1	1.3-1.65	51.6-61.1	–	–	–	2.65-3.0	1.2-1.5	48-54.7
среднее значение	2.9	1.52	56.3	–	–	–	2.75	1.34	50.5
кол-во зубов	2	4	2	–	–	–	4	8	4
Студеная пещера, Q_3	2.6-2.75	1.4-1.5	53.8-54.5	-	1.2-1.25	–	–	1.1-1.2	-
среднее значение	2.67	1.45	54.1	2.2	1.22	54.5	2.3	1.15	47.8
кол-во зубов	2	2	2	1	2	1	1	2	1

Данные включают семь выборок современных *Lemmus* и *Myopus* из разных частей ареала: 1) норвежского лемминга (*Lemmus lemmus*) из Швеции (Зоомузей МГУ); 2) норвежского лемминга (*Lemmus lemmus*) из архипелага Семь Островов в Белом море (Зоомузей МГУ); 3) сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) из Большеземельской тундры, Ненецкого АО, р-н Амдермы (коллекция Коми НЦ); 4) сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*) из Малоземельской тундры, Ненецкого АО, бассейн рек Индиги, Нерусовея, Силовой (коллекция Коми НЦ); 5) лесного лемминга (*Myopus schisticolor*) из Европейской части России (Зоомузей МГУ); 6) лесного лемминга, (*Myopus schisticolor*) из Западной Сибири, заповедник Малая Сосьва, (Зоомузей МГУ); 7) лесного лемминга, (*Myopus schisticolor*) из Западной Сибири, среднее течение р. Енисея, окрестности пос. Мирного, (Зоомузей МГУ).

Особое внимание в этом материале следует уделить размерам и пропорциям М3 (Рисунок 6.2) [Пономарев и др., 2011]. Максимальная длина М3 у серых леммингов более 3мм (3.1–3.4 мм), у лесного не превышает 2.4 мм (2.3–2.4 мм). Средние значения также больше у М3 серых леммингов (2.56–2.67), чем у зубов лесного лемминга (2.06–2.2). Особо следует рассмотреть показатели индексов — отношения ширины зуба к его длине (%), так как этот признак имеет решающее значение для диагностики ископаемых остатков. Их минимальные значения у серых леммингов составляют 45.5–46.6, у лесного — 52.4–56.5. Максимальные значения индексов у серых леммингов равны 55.6–60.9, у лесного — 66.6–68.4, средние же значения индексов у серых леммингов имеют величину 50.7–52.3, у лесного — 62.1–62.4.

Для диагностических целей, очевидно, необходимо, чтобы диапазоны варьирования индексов М3 сравниваемых видов не перекрывались. Такая ситуация наблюдается в случае сравнения индексов зубов лесного лемминга Европейской части России с норвежским леммингом и сибирским леммингом из района р. Индиги. Зубы зверьков из этих районов можно легко диагностировать по пропорциям М3. Лимиты разнообразия признаков всех остальных выборок *Lemmus* и *Myopus* при сопоставлении их между собой в разной степени перекрываются. В наибольшей степени различаются индексы сибирского лемминга из Большеземельской тундры и лесного лемминга из Восточной Сибири, а в наименьшей степени отличны индексы сибирского лемминга из Большеземельской тундры и лесного лемминга Европейской части.

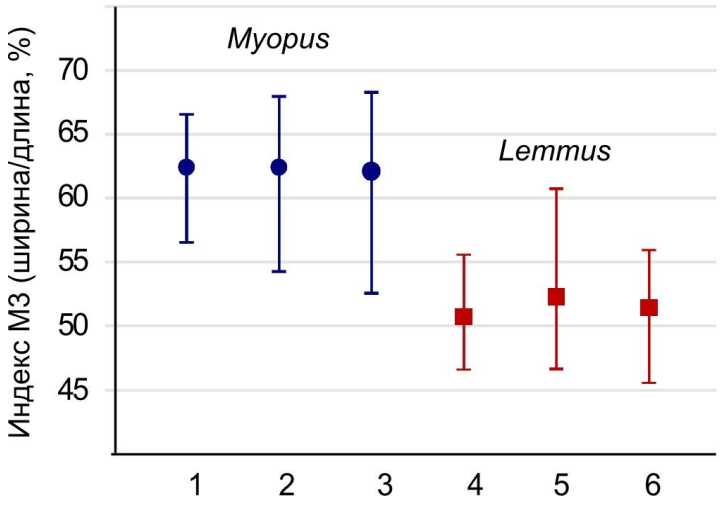


Рисунок 6.2 – Максимальные, минимальные и средние значения индексов (отношение ширины к длине, %) М3 современных Lemmini [Пономарев и др., 2011].

1 — *Myopus schisticolor*, Европейская часть России; 2 — *Myopus schisticolor* (заповедник Малая Сосьва); 3 — *Myopus schisticolor* (Вост. Сибирь, среднее течение р. Енисея, окрестности пос. Мирное); 4 — *Lemmus lemmus* (Кольский п-ов, данные А.К. Агаджаняна); 5 — *Lemmus sibiricus* (Большеземельская тундра, Ненецкий авт.округ, пос. Амдерма); 6 — *Lemmus sibiricus* (Малоземельская тундра, Ненецкий авт. округ., бассейн р. Индиги).

Следует отметить, что размах изучаемого признака у сибирского лемминга из Большеземельской тундры намного выше, чем у других серых леммингов, а среднее значение отличается от среднего индекса малоземельского лемминга менее, чем на единицу. Это говорит о том, что лишь единичные зубы сибирского лемминга из Большеземельской тундры имели высокие значения индекса, резко отличные от среднего, которое показывает значения близкие к средним индексам других серых леммингов, а мода признака очевидно находится вблизи среднего значения. При сравнении индексов *Lemmus* и *Myopus* видно, что значения признака перекрывается довольно существенно, но при сравнении между собой выборок только Европейского Северо-Востока это перекрывание заметно меньше.

Таким образом, как данные этой работы, так и материалы из публикаций, приводимых в обзоре, показывают, что зубы серых леммингов крупнее, чем М3 лесных леммингов. Восточно-европейские лемминги *Lemmus* и *Myopus* в большинстве своем

различаются по пропорциям M3, что позволяет использовать этот признак для диагностики остатков *Lemmus* и *Myopus* из позднечетвертичных местонахождений региона. Материалы данной работы подтверждают известный факт о достаточно широком уровне межпопуляционной изменчивости пропорций зубов в трибе Lemmini на пространстве обширного евразийского ареала.

По размерам и пропорциям зубов средне-, позднеплейстоценовые и современные выборки *L. sibiricus* не отличаются друг от друга, что подтверждает опубликованные данные [Агаджанян, 1972; Абрамсон, 1993; Смирнов и др., 1986, 1997 и др.].

Особо следует отметить опыт применения методики родовой диагностики на материале, представленном в данной работе. Для примера обратимся к результатам измерения M3 из двух местонахождений: Пижма-1 (Средний Тиман) и Щугер-4, расположенного на Приполярном Урале (Рисунки 6.3 и 6.4). По пропорциям M3 зубы Lemmini из грота Пижма-1 хорошо различаются. По данным, представленным на Рисунке 6.3 видно, что в пространстве двух признаков – индекса и длины, все зубы разделяются на две группы, соответствующие значениям на диаграмме: одна в области высоких значений индекса и малой длины (короткие и широкие моляры, «миопусный» тип), а вторая в области низких значений индекса и большой длины (узкие и длинные моляры, «леммусный» тип). Бóльшая часть зубов из слоя 5 (поздний дриас) попадает в «леммусную» группу, а все зубы из слоев 1 и 2 (поздний голоцен) – в «миопусную». Часть зубов, например, два значения в синей области, обладают нетипичными размерами, что не позволяет уверенно их диагностировать. Такие значения составляют ошибку определения. Остальные же моляры, очевидно, достаточно хорошо разделяются на два рода, что хорошо согласуется со строением разреза и палеогеографической ситуацией.

Однако применение данной методики не всегда дает столь очевидные результаты. В случае с местонахождением Щугер-4, широкий размах внутривидовой изменчивости сибирского (с высокой долей вероятности) лемминга, проявляется так, что все зубы, за исключением двух, на диаграмме соотношения индекса и длины образуют достаточно компактную область (Рисунок 6.4).

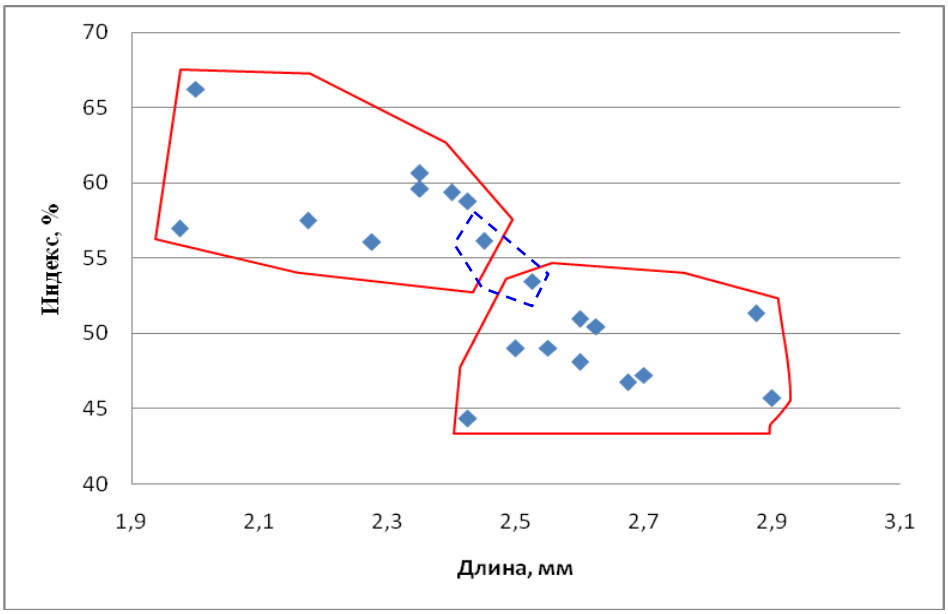


Рисунок 6.3 – Размеры и пропорции (отношение ширины к длине, %) M3 леммингов из отложений грота Пижма-1. Короткие и широкие моляры – «миопусный» тип, узкие и длинные – «леммусный». Два значения в пунктирной области уверенно не диагностируются.

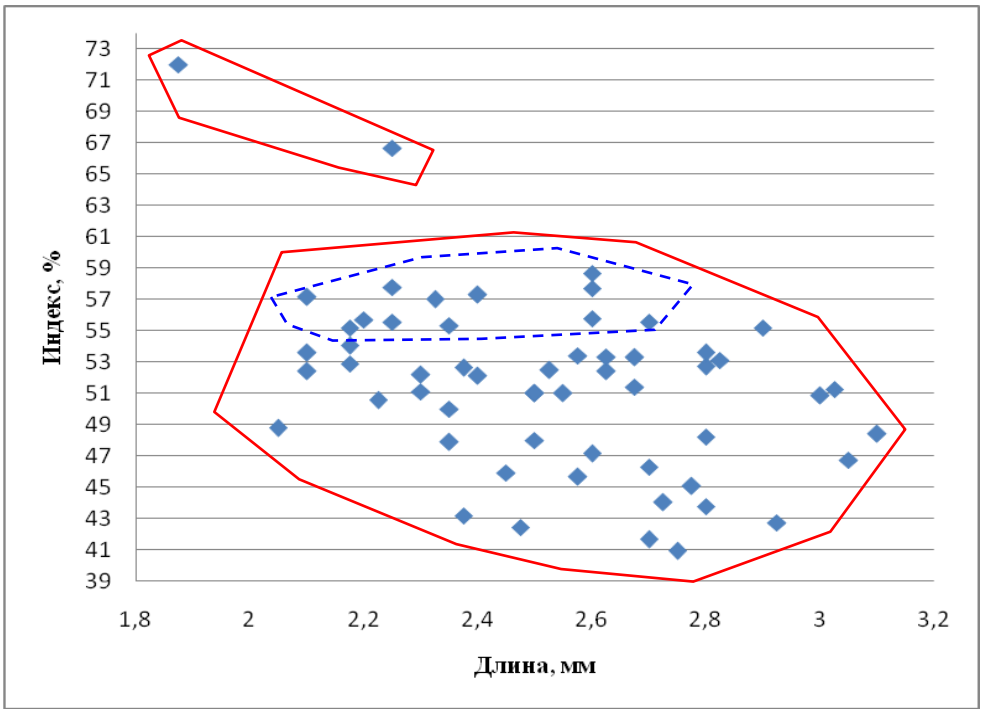


Рисунок 6.4 – Размеры и пропорции (отношение ширины к длине) M3 леммингов из отложений слоя 1 грота Щугер-4.

В данном случае границу между зубами сибирского и лесного леммингов целесообразно проводить на уровне 58-59% индекса. К такому выводу приводит анализ данных по размерной изменчивости современных Lemmini (Рисунок 6.2). При этом, очевидно, что значительная часть зубов, размеры которых на пределе вариабельности, может быть определена ошибочно (область, ограниченная синей линией). Опыт применения графического метода родовой диагностики ископаемых зубов, показанный на примере моляров из Пижмы-1, свидетельствует о том, что в большинстве случаев (Пижма-1, Седью-1, 2 и др.) граница на диаграммах между совокупностями, отвечающими двум родам, проходит около 55-56% индекса M3.

Описание и сравнение.

Морфотипические особенности моляров. С эоплейстоцена до современности зубы леммингов изменялись в сторону усложнения рисунка жевательной поверхности [Абрамсон, 1986, 1993; Смирнов и др., 1986]. Ход этого процесса, и без того не очень выраженного, сильно усложняется значительной географической изменчивостью рисунка жевательной поверхности в разных частях огромного ареала вида. Для описания вариабельности окклюзарной поверхности моляров Lemmini выделялись типы их строения и анализировались частоты встречаемости отдельных морфотипов [Nadachowski, 1982, Абрамсон, 1986, 1993; Смирнов и др., 1986]. В результате было установлено, что в целом у настоящих леммингов (*Lemmus*) на протяжении плейстоцена и до современности призмы их коренных зубов сжимались в продольном направлении и вытягивались в поперечном, а режущие грани моляров смещались все более перпендикулярно продольной оси зуба. В таксономическом отношении различия в строении зубов, нижних челюстей и черепа между леммингами среднего-, позднего неоплейстоцена и современными не превышают ранга подвида [Абрамсон, 1993]. По данным Н. И. Абрамсон [1986] различия между современными видами рода *Lemmus* в строении моляров находятся в рамках внутривидовой изменчивости и не могут служить для видовой диагностики, однако, отмечается, что в случае островной популяции с о. Врангеля, эти различия превышают подвидовые. Здесь очень важно отметить, что, в отличие от исследования Н. И. Абрамсон, четкие возрастные и пространственные различия были установлены Н. Г. Смирновым и др. [1986] между выборками сибирских леммингов Западной Сибири раннего, среднего и

позднего плейстоцена и современными по степени развития третьего входящего угла M3.

На материалах с территории Европейского Северо-Востока морфотипическое исследование коренных зубов современных и ископаемых леммингов проводилось К. И. Исайчевым в 1970-е годы, но не было опубликовано. Критерии выделения морфотипов и результаты подсчетов их встречаемости в различных популяциях были им любезно предоставлены автору данной работы (Рисунки 6.5–6.9, Таблица 6.3). Статистическая обработка данных проводилась совместно с д.б.н. А. Ю. Пузаченко (ИГ РАН) (см. Глава 4. Методы исследований).

Моляры с типичными ювенильными признаками не включались в анализ, а специальное исследование онтогенетической изменчивости морфотипических признаков не проводилось. Однако, учитывая существенный вклад онтогенетичекой составляющей в общую изменчивость рисунка жевательной поверхности [Чепраков, 1983, 2010], нельзя полностью исключить влияние этого фактора на представленные результаты. Исследовались правые и левые зубы. Описание треугольников (призм) жевательной поверхности коренных зубов приводится по A. J. van der Meulen [1973].

Характеристика морфотипов

m1

У серого лемминга эти зубы имеют три типа строения (Рисунок 6.5). Первый представлен экземплярами, у которых внутренний входящий угол на параконide неглубокий и без цемента. У зубов второго типа указанный выше угол более глубокий и заполнен цементом. Экземпляры такого типа составляют большую часть (58.8–93.3%) зубов серых леммингов (Таблица 6.3). Третий (редкий) тип строения представлен тремя зубами из Амдермы, у которых цемент присутствует как во внутреннем, так и внешнем входящих углах параконида. У одного экземпляра цемент имеется во внешнем углу. Безусловно, в отличие от глубины входящих углов параконида, наличие или отсутствие в них цемента является спорным, ненадежным признаком, так как накопление цемента крайне изменчиво в онтогенезе.

У лесного лемминга для всех экземпляров характерны очень неглубокие внешние и внутренние входящие углы на параконide и отсутствие в этих углах цемента, т.е. у лесного лемминга все m1 представлены только первым типом строения.

Современные и ископаемые лемминги хорошо различаются по количественному соотношению зубов первого и второго морфотипа.

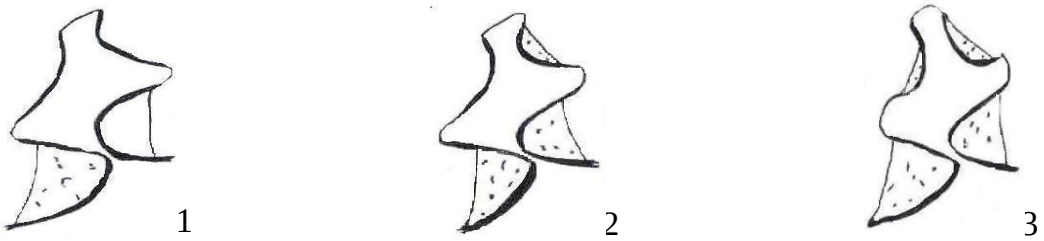


Рисунок 6.5 – Морфотипы первого нижнего моляра (m1) Lemmini

m2

Никаких видимых различий в строении этих зубов, принадлежащих как к серому, так и к лесному леммингам, не обнаружены.

m3

Для серого лемминга можно выделить пять типов строения (Рисунок 6.6). У зубов первых трех типов передняя стенка параконида в разной степени вогнутая, а у экземпляра четвертого морфотипа эта стенка прямая. Названные типы строения различаются также по степени развития переднего внешнего входящего угла. У зубов второго и четвертого морфотипов эти углы слабо развиты и лишены цемента, а у экземпляров третьего морфотипа данный угол совсем не выражен. К первому морфотипу принадлежат два зуба *L. lemmus* из Скандинавии (Швеция), у которых передние внешние входящие углы развиты более сильно (более глубокие) и заполнены цементом.

Второй, третий и четвертый морфотипы характерны и для m3 лесного лемминга.

В отличие от серого, у лесного лемминга нет экземпляров первого типа строения и в то же время имеются экземпляры пятого морфотипа, у которых передняя стенка параконида не вогнутая и отсутствует передний внешний входящий угол.

Как у серого (включая ископаемых), так и у лесного леммингов преобладает второй тип строения. При этом, у серого лемминга экземпляров этого морфотипа больше (84.6–95.1%), чем у лесного (33.3–59.4%).

Преобладающим морфотипом как для современных, так и для ископаемых зубов является второй. При этом количество экземпляров данного морфотипа и у рецентных и у плейстоценовых леммингов практически одинаково.

Таблица 6.3 – Частоты встречаемости (%) морфотипов коренных зубов в выборках Lemmini

Местонахождение	*N*	m1			m3					M1			M2		
		1	2	3	1	2	3	4	5	1	2	3	1	2	3
современные															
Myopus schisticolor, Кольский п-ов, колл. Зоомузея МГУ	144	100	–	–	–	33.3	0	54.2	12.5	66.7	33.3	–	58.3	41.7	–
Myopus schisticolor, Северная Сосьва, колл. Зоомузея МГУ	205	100	–	–	–	47.8	4.4	39.1	8.7	82.4	17.6	–	79.2	16.7	4.1
Myopus schisticolor, Енисей, пос. Мирное, колл. Зоомузея МГУ	238	100	–	–	–	59.4	29.7	8.1	2.8	85	15	–	57.5	37.5	5
Lemmus lemmus, Скандинавия, Швеция, колл. Зоомузея МГУ	180	6.7	93.3	–	6.7	93.3	–	–	–	93.3	6.7	–	73.3	26.7	–
Lemmus lemmus, Белое море, архипелаг Семь Островов, колл. Зоомузея МГУ	1209	25	75	–	–	84.7	1.7	13.6	–	85.4	13.9	0.7	63.3	30.8	5.9
Lemmus sibiricus, (р-н Амдермы) КФАН АН СССР	526	27.1	69.4	3.5	–	95.1	–	4.9	–	95.1	4.9	–	56.4	42.6	1
Lemmus sibiricus, Северный Тиман, (бассейн рр. Нерусовея, Индиги, Силовой), (Ненецкий НАО), Коми НЦ	421	41.2	58.8	–	–	84.6	–	15.4	–	82.6	17.4	–	61.1	33.3	5.6
ископаемые															
Медвежья пещера, Q_3^4	155	81.9	18.1	–	–	80	–	13.3	6.7	76.7	23.3	–	33.3	55.6	11.1
Нижний Двойник, Q_3^2	104	84	16	–	–	92.8	–	7.2	–	66.7	29.2	4.1	33.3	58.3	8.3
Кипиево (верхний горизонт), Q_3^2	184	77.8	22.2	–	–	89.5	–	10.5	–	60.7	39.3	–	32	60	8
Курьядор, Q_3^{3-4}	33	75	25	–	–	83.3	–	16.7	–	80	20	–	66.7	33.3	–
Кипиево (нижний горизонт), Q_2^4	26	83.3	16.7	–	–	100	–	–	–	75	12.5	12.5	–	66.7	33.3
Чулей, Q_2^4	32	75	25	–	–	100	–	–	–	63.3	32.7	–	–	75	25
Акись, Q_2^2	34	100	–	–	50	50	–	–	–	50	50	–	25	75	–
Лихвин, Q_2^2	36	76.9	23.1	–	–	100	–	–	–	55.6	22.2	22.2	33.3	66.7	–

продолжение Таблицы 6.3

Местонахождение	М3*									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
современные										
Myopus schisticolor, Кольский п-ов, колл. Зоомузея МГУ	–	–	–	–	62.5	37.5	87.5	–	–	12.5
Myopus schisticolor, Северная Сосьва, колл. Зоомузея МГУ	61.8	–	–	–	82.3	17.7	24.2	3	12	–
Myopus schisticolor, Енисей, пос. Мирное, колл. Зоомузея МГУ	–	–	–	–	65.8	34.2	77.5	15	–	7.5
Lemmus lemmus, Скандинавия, Швеция, колл. Зоомузея МГУ	69.0	13.8	13.8	3.4	51.8	48.2	–	–	–	–
Lemmus lemmus, Белое море, архипелаг Семь Островов, колл. Зоомузея МГУ	89.3	4.3	1.1	5.4	55.2	44.8	–	–	–	–
Lemmus sibiricus, (р-н Амдермы) КФАН АН СССР	97.1	1.5	–	1.5	68.6	31.4	–	–	–	–
Lemmus sibiricus, Северный Тиман, (бассейн рр. Нерусовея, Индиги, Силовой), (Ненецкий НАО), Коми НЦ	95.4	–	1.5	3.1	64.7	35.3	–	–	–	–
ископаемые										
Медвежья пещера, Q_3	92.9	7.1	–	–	87.3	12.7	–	–	–	–
Нижний Двойник, Q_3	100	–	–	–	83.3	16.7	–	–	–	–
Кипиево (верхний горизонт), Q_3	80	20	–	–	67.8	32.3	–	–	–	–
Курьядор, Q_3	100	–	–	–	66.7	33.3	–	–	–	–
Кипиево (нижний горизонт), Q_2^4	75	25	–	–	40	60	–	–	–	–
Чулей, Q_2^4	100	–	–	–	75	25	–	–	–	–
Акись, Q_2^2	50	50	–	–	33.3	66.7	–	–	–	–
Лихвин, Q_2^2	66.7	33.3	–	–	50	50	–	–	–	–

* морфотипы заднего кона (М3/1-4, 7-10) учитывались отдельно от морфотипов предыдущих призм (М3/5, 6), при этом каждая группа составляет в вместе 100%, поэтому сумма всех морфотипов М3/ составляет 200%.

Таблица 6.4 – Фенетические дистанции (MMD) [Hartman, 1980] между выборками (выше диагонали) и усредненное среднеквадратическое отклонение (MSD) [Sjøvold, 1977] (ниже диагонали)

	Выборка	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	*M. schisticolor*, Кольский полуостров		0.231	0.150	0.841	0.763	0.881	0.743	0.702	0.456	0.659	0.237	0.528	0.325	0.337	0.404
2	*M. schisticolor*, Северная Сосьва	0.017		0.382	0.457	0.322	0.381	0.283	0.296	0.365	0.349	0.089	0.286	0.280	0.233	0.210
3	*M. schisticolor* , Енисей	0.016	0.014		0.819	0.815	0.901	0.828	0.830	0.534	0.762	0.292	0.573	0.405	0.414	0.479
4	*L lemmus*, Швеция	0.017	0.015	0.014		0.063	0.088	0.128	0.354	0.427	0.315	0.149	0.356	0.407	0.347	0.253
5	*L. lemmus*, Семь Островов	0.012	0.009	0.008	0.009		0.027	**0.006**	0.156	0.328	0.157	**0.081**	0.196	0.287	0.304	0.148
6	*L. sibiricus*, Амдерма	0.013	0.010	0.009	0.010	0.005		0.022	0.151	0.373	0.185	0.157	0.265	0.385	0.403	0.242
7	*L. sibiricus*, Северный Тиман	0.014	0.011	0.010	0.011	0.005	0.006		0.076	0.276	0.104	**0.054**	0.160	0.250	0.305	0.132
8	Медвежья пещера	0.021	0.018	0.017	0.018	0.013	0.014	0.015		0.132	**-0.020**	**-0.006**	**-0.032**	**0.065**	**0.146**	**-0.015**
9	Нижний Двойник	0.026	0.023	0.022	0.023	0.018	0.019	0.020	0.027		0.079	**-0.144**	**0.078**	**-0.051**	**0.161**	**0.041**
10	Кипиево (верхний горизонт)	0.020	0.017	0.016	0.017	0.012	0.013	0.013	0.021	0.026		**-0.041**	**-0.030**	**0.032**	**0.057**	**-0.051**
11	Куръядор	0.062	0.059	0.058	0.059	0.053	0.055	0.055	0.062	0.068	0.061		**-0.124**	**-0.176**	**-0.079**	**-0.195**
12	Кипиево (нижний горизонт)	0.067	0.064	0.063	0.064	0.059	0.060	0.061	0.068	0.073	0.067	0.107		**-0.233**	**-0.163**	**-0.307**
13	Чулей	0.061	0.058	0.057	0.058	0.053	0.054	0.055	0.062	0.067	0.061	0.102	0.107		**-0.135**	**-0.226**
14	Акись	0.077	0.074	0.074	0.074	0.070	0.071	0.071	0.079	0.083	0.077	0.114	0.123	0.117		**-0.242**
15	Лихвин	0.068	0.066	0.065	0.066	0.061	0.062	0.062	0.070	0.075	0.069	0.109	0.116	0.110	0.124	

Примечание: различия значений MMD статистически значимы на уровне $p < 0.05$ если $MMD > 2MSD$. Не значимые значения MMD выделены жирным шрифтом.

Вторым по частоте встречаемости является четвертый морфотип, который довольно обычен в современных и позднеплейстоценовых выборках, но не найден в среднеплейстоценовых, что объясняется скорее всего, малыми объемами выборок.

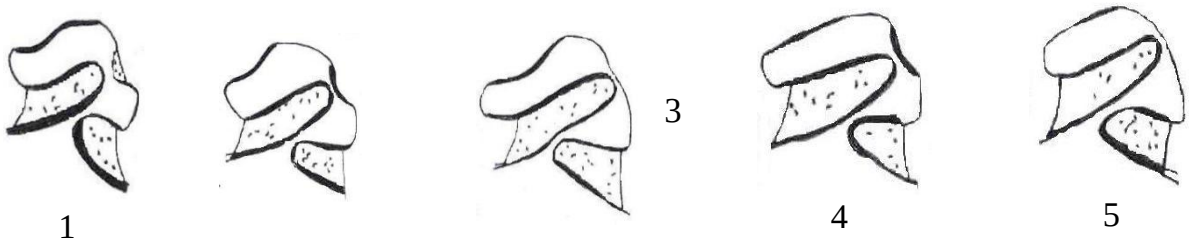


Рисунок 6.6 – Морфотипы третьего нижнего моляра (m3) Lemmini

M1 и **M2**

По степени вогнутости внешней стенки заднего кона можно выделить три типа строения: 1) стенка сильно вогнутая, образуя угол 90°; 2) средне- или слабо вогнутая, образуя угол 40-45°, но не более, 3) вогнутость практически отсутствует, стенка в виде прямой линии. Возможно, такое усложнение задней части M1 и M2 является гомологичным хорошо известной эволюционной трансформации, наблюдаемой на этих же зубах у копытных леммингов плейстоцена [Агаджанян, 1973; Смирнов и др., 1997].

Как у серого, так и у лесного леммингов внешняя стенка заднего кона у этих зубов имеет форму от значительно вогнутой (у большинства экземпляров) до практически прямой у некоторых зубов (первый – третий морфотипы) (Рисунки 6.7 и 6.8). Количественное соотношение этих морфотипов примерно одинаковое как для серого, так и лесного леммингов. Таким образом, различий в строении M1 и M2, принадлежавших серому и лесному леммингам, не наблюдается.

У ископаемых сибирских леммингов, по сравнению с рецентными, уменьшается количество зубов первого морфотипа и соответственно возрастает число экземпляров второго морфотипа. Третий морфотип у M1 современных сибирских леммингов не обнаружен. Имеются только единичные экземпляры этих зубов такого строения из некоторых плейстоценовых местонахождений (Нижний Двойник, нижний горизонт Кипиево). Третий морфотип M2 составляет очень малую часть зубов, причем у ископаемого M2 экземпляров такого строения несколько больше (8–33.3%), чем у современных (0–5.9%).

В целом следует отметить, что вогнутость внешней стенки заднего кона лучше выражена на M1 и M2 современных леммингов.

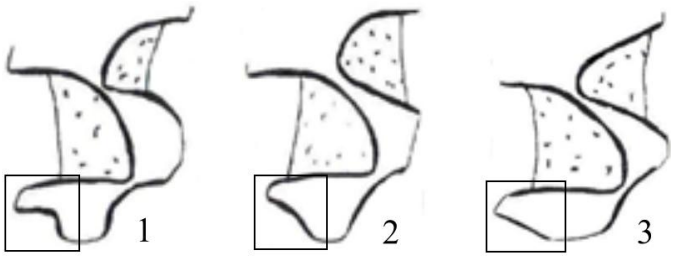


Рисунок 6.7 – Морфотипы первого верхнего моляра Lemmini

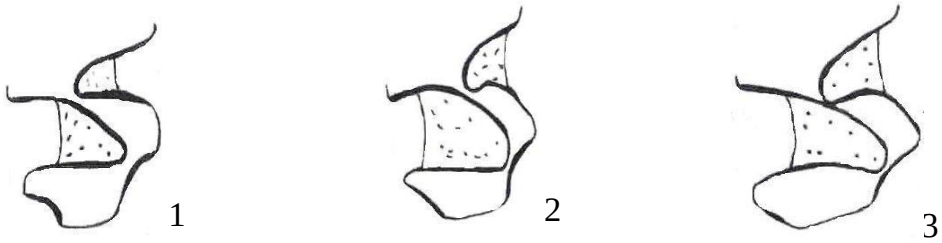


Рисунок 6.8 – Морфотипы второго верхнего моляра Lemmini

M3

Несколько вариантов строения жевательной поверхности были выделены для третьего верхнего моляра (Рисунок 6.9). Они различаются по глубине внутренних и внешних входящих углов, наличию или отсутствию в них цемента и по характеру слияния призм T3-T4. У зубов первого морфотипа задний внутренний входящий угол слабо развит и представлен лишь слегка вогнутой задней стенкой. Задний внешний входящий угол хорошо выражен, но не содержит цемента. У моляров второй морфы есть развитый внутренний задний входящий угол, заполненный цементом. Внешний угол развит, но без цемента. Третий морфотип характеризуется неразвитым внутренним задним входящим углом, но внешний угол хорошо выражен и заполнен цементом. У зубов четвертой морфы оба задних входящих угла не выражены. Пятый и шестой морфотипы выделены по положению вершин первого внутреннего и второго внешнего входящих углов, который описывают характер слияния призм T3-T4. Среди зубов шестого морфотипа вершины этих углов соприкасаются друг с другом и располагаются на одном уровне.

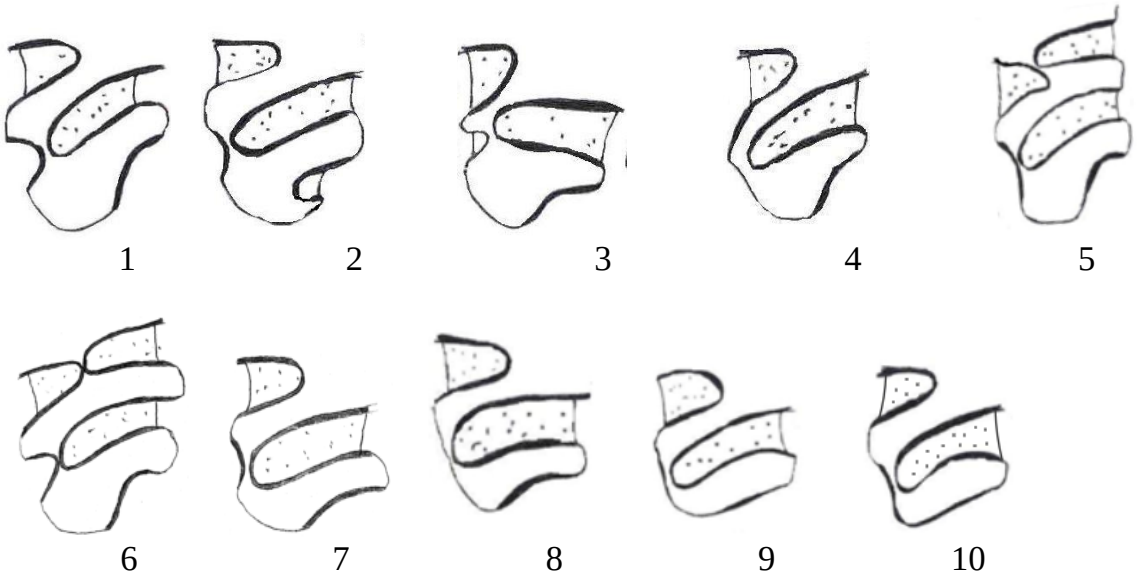


Рисунок 6.9 – Морфотипы третьего верхнего моляра Lemmini

У моляров пятой морфы вершины углов перекрывают друг друга таким образом, что первый внутренний входящий угол располагается в передней части зуба. Другими словами, у моляров пятого морфотипа треугольники Т3-Т4 частично разделены, а у зубов шестой морфы они полностью слиты.

Морфотипы с седьмого по десятый представляют собой варианты строения заднего кона по типу морф 1–4, но найдены они только среди моляров *Myopus*. Их отличие заключается в более плоской форме заднего кона, когда его передне-задняя длина значительно меньше внешне-внутренней (лингвально-буккальной) ширины. У моляров седьмой морфы имеются углубления на обоих – задней и буккальной сторонах кона. Среди зубов восьмого морфотипа вогнутости развиты только на задней стенке. Девятая морфа характеризуется прямыми (не вогнутыми) сторонами кона. У моляров десятого морфотипа задняя стенка кона прямая, а на внешней стороне развито углубление.

Следует отметить, что иногда очень сложно разделить морфотипы заднего кона по его форме (плоской или вытянутой) из-за широкого масштаба изменчивости. Очевидно, что иногда бывает сложно различить такие схожие морфотипы как 4 и 8 или 1 и 7. Например, Н. Г. Смирнов с соватораами [1997] приводит изображения М3 напоминающие морфы М3-1 и М3-8 среди моляров и *Lemmus* и *Myopus*, хотя в материалах данной работы миопусные морфотипы (7–10) не встречены среди моляров *Lemmus*.

Морфотипы заднего кона (M3-1-4, 7-10) учитывались отдельно от морф предыдущих призм (M3-5, 6). При этом каждая группа составляет 100%, поэтому общая сумма долей всех морф M3 200% (Таблица 6.3).

Среди всех выборок преобладают зубы первого морфотипа (61.8–100%). Пятый и шестой морфотипы обычны также и для лесного лемминга, хотя они имеют форму заднего кона, отличную от M3 *Lemmus* – более плоскую, когда длина его много меньше ширины.

Как уже упоминалось, некоторые зубы *Lemmus* имеют хорошо развитые входящие углы (внешние и внутренние) заполненные цементом, а среди *Myopus* такие моляры не были найдены.

Сравнивая современных и ископаемых сибирских леммингов необходимо отметить, что общее разнообразие морфотипов M3 выше у современных выборок, что в некоторых случаях следует связывать с маленьким размером выборок древних животных (особенно среднеплейстоценовых). Кроме того, очень важно упомянуть, что моляры второго, третьего, четвертого и седьмого морфотипов представлены единичными находками, в то время как большинство ископаемых и современных зубов относится к первому морфотипу.

Своеобразен по своему строению один M3 из Акиси, который сочетает в себе признаки второго и третьего морфотипов, при этом внутренний угол глубокий, с обильными отложениями цемента. Во внешнем же углу, отложение цемента незначительное. Исходя из того, что M3 такого строения только в единственном экземпляре, его не стали выделять в отдельный морфотип и условно отнесли ко второму морфотипу.

Предваряя описание результатов морфотипического исследования настоящих леммингов, следует отметить две существенных детали. Во-первых, в своем анализе мы исходили из предположения, что все ископаемые выборки представлены остатками только одного вида *Lemmus sibiricus* (или одного рода *Lemmus*), а остатки вида *Myopus schisticolor* отсутствуют. Однако, весьма вероятно, что в ископаемых материалах содержатся остатки лесных леммингов. Обширная практика палеозоологических исследований, проведенных как коллегами, так и Н. Г. Смирновым – автором работы по применению метода родовой идентификации по пропорциям M3 [Смирнов и др., 1997] показывает, что значительная часть остатков Lemmini из плейстоценовых местонахождений должна относиться к роду *Myopus*. В данных материалах имеется, по

крайней мере, два указания на присутствие остатков *Myopus* в ископаемых выборках. Первое из них состоит в том, что выборки современных *Myopus* характеризуются низкой долей относительно сложных моляров так же, как и плейстоценовые выборки. Второе заключается в том, что все ископаемые выборки на факторной диаграмме попадают в область между современными *Lemmus* и *Myopus* вдоль оси E1, по которой дифференцируются современные выборки (Рисунок 6.10).

Другой существенной особенностью данных является резкое неравенство размеров сравниваемых выборок, особенно учитывая объем материала из среднеплейстоценовых местонахождений. Это свойство данных существенно влияет на надежность результатов работы (например, значений MSD) и, поэтому естественно, что некоторые выводы данного исследования нуждаются в подтверждении более представительными материалами.

В результате применения многомерных статистических методов было установлено, что трехмерная модель NMDS, построенная на матрице MMD описывает частоты наиболее часто встречающихся фенов (Таблица 6.5), в то время как встречаемость редких морфотипов, как правило, слабо отражается в общей модели. Взаиморасположение современных и ископаемых выборок в пространстве осей NMDS наглядно демонстрируется на Рисунке 6.10.

Относительно оси E1 дифференцируются представители родов *Myopus* и *Lemmus*, относительно оси E2 –ископаемые выборки среднего и позднего плейстоцена.

На NJ дендрограммах, построенных на основе осей NMDS заметно обособление *Myopus* и *Lemmus* (Рисунок 6.11) и разделение выборок сибирского лемминга на три группы – среднеплейстоценовые, позднеплейстоценовые и современные (Рисунок 6.12).

При этом местонахождение Курьядор, предположительно датированное полярным временем, занимает обособленное положение, а по составу морфотипов ближе всего к рецентным *L. sibiricus* (Рисунок 6.12).

Следует особо отметить четкое отличие родов *Myopus* и *Lemmus*, основными показателями которого являются морфотипы третьего верхнего, третьего нижнего и первого нижнего моляров. Распределение этих морфотипов по выборкам описывается осью NMDS E1 (Таблица 6.5, Рисунок 6.13). Наибольшие различия между лесным леммингом и *Lemmus* обнаружены по частоте встречаемости фенов третьего верхнего моляра (M3-1, M3-7–M3-10) и первого нижнего моляров (m1-1).

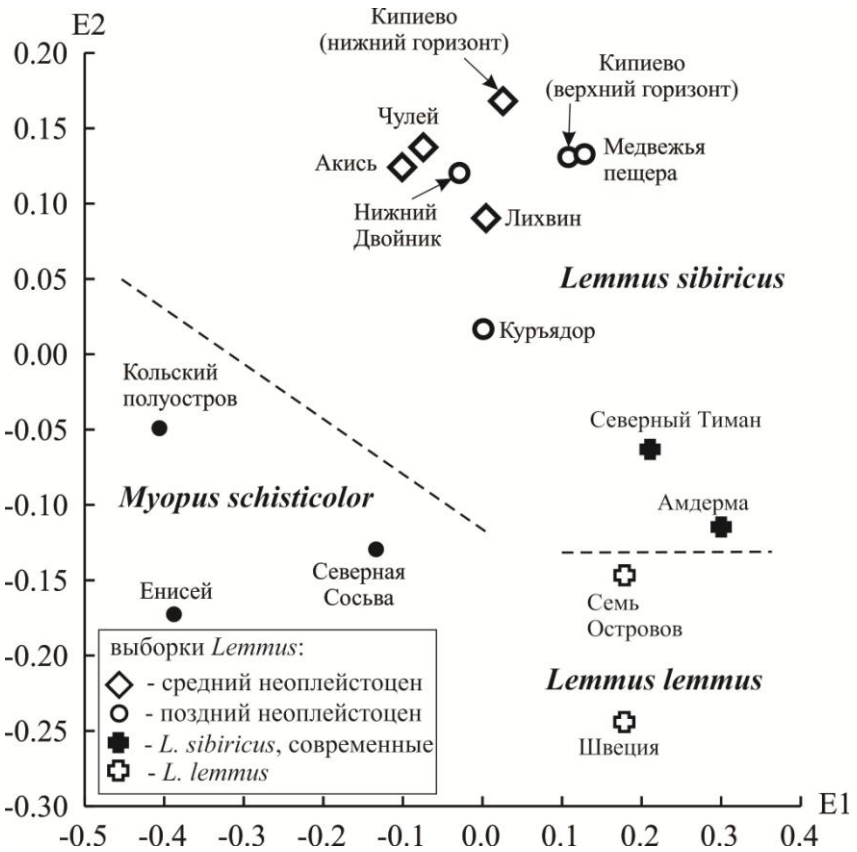


Рисунок 6.10 – Положение выборок в координатах осей NMDS моделей на основе матрицы MMD).

Основные отличия между норвежским и сибирским леммингами наблюдается по частотам морфотипов второго верхнего моляра (M2-1, M2-2) и первого нижнего моляра (m1-1) (Таблица 6.3, Рисунок 6.13).

Скандинавская популяция обыкновенного лемминга отличается от беломорской по частотам фенов третьего нижнего (m3-4) и первого нижнего (m1-1) моляров (Таблица 6.3).

Распределение морфотипов в ископаемых выборках существенно отличается от наблюдаемого в современных популяциях. Наименьшие значения дистанции MMD современные *L. sibiricus* имеют с выборкой из Медвежьей пещеры, а наибольшие – со среднеплейстоценовыми выборками Акись и Чулей (Таблица 6.4).

Таблица 6.5 – Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена переменных моделей NMDS (оси E1, E2, E3) с исходными (нетрансформированными) частотами морфотипов и доля (%) варьирования частот, определяемая их линейной комбинацией.

Морфотип	E1	E2	E3	%
M1-1	0.47	-0.74	-0.07	70.5
M1-2	-0.54	0.55	0.13	54.2
M1-3	0.11	0.22	-0.18	13.2
M2-1	0.09	-0.84	0.22	76.2
M2-2	-0.17	0.83	-0.16	78.0
M2-3	0.18	0.54	-0.26	28.5
M3-1	0.49	0.31	-0.32	76.7
M3-2	0.30	0.31	0.05	19.7
M3-3	0.57	-0.55	-0.03	47.3
M3-4	0.74	-0.61	0.00	66.7
M3-5 (M3-6)	-0.02	0.10	-0.08	0.0
M3-7	-0.70	-0.41	0.26	83.7
M3-8	-0.50	-0.46	0.01	55.9
M3-9	-0.31	-0.25	0.43	42.5
M3-10	-0.59	-0.30	0.04	67.3
m1-1 (m1-2)	-0.83	0.24	0.21	89.2
m1-3	0.43	-0.19	0.06	22.1
m3-1	-0.02	-0.15	-0.07	5.6
m3-2	0.49	0.31	-0.48	76.7
m3-3	-0.29	-0.58	0.01	56.2
m3-4	-0.14	-0.31	0.47	60.7
m3-5	-0.54	-0.19	0.47	63.3

Относительно велика фенетическая дистанция между валдайской выборкой Нижнего Двойника и выборкой *L. sibiricus* из окрестностей пос. Амдермы. Выборки Нижнего Двойника и Кипиево (верхний горизонт) не сильно отличаются от Медвежьей пещеры и Куръядора. Дистанция между ними, как правило, меньше, чем между двумя рецентными выборками *L. sibiricus* (Таблица 6.4, Рисунок 6.12). Морфологическая близость настоящих леммингов этих выборок, свидетельствует о поздневалдайском возрасте местонахождений, считавшихся ранее ранневалдайскими (Нижний Двойник и верхний горизонт Кипиево).

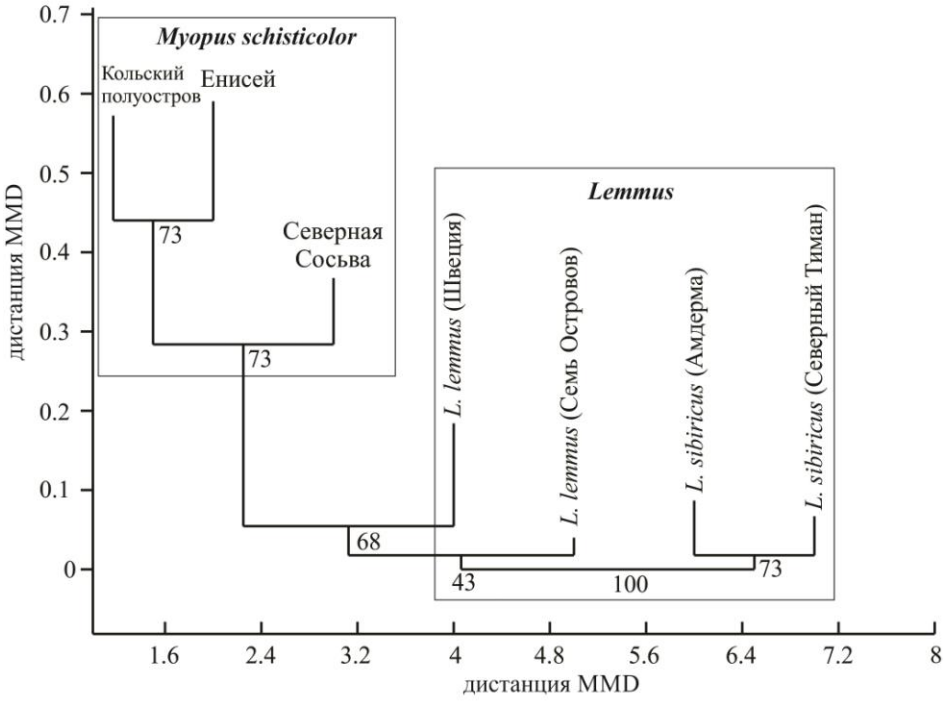


Рисунок 6.11 – NJ дендрограмма выборок современных *Myopus* и *Lemmus*, построенные на базе осей NMDS моделей (матрица MMD). Цифры на дендрограмме – величина бутстреп-поддержки в %.

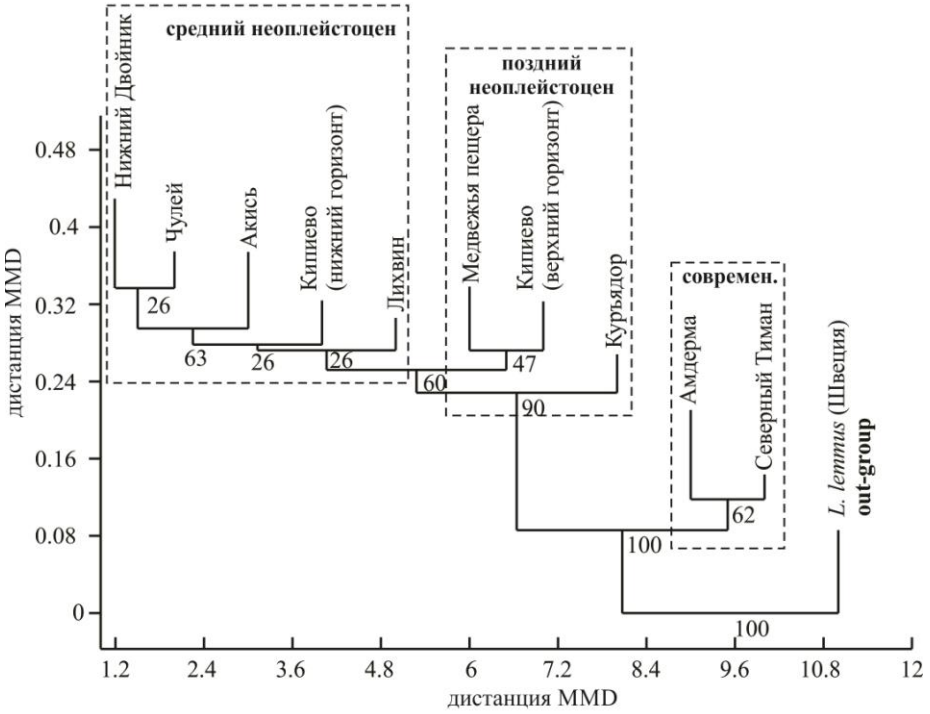


Рисунок 6.12 – NJ дендрограмма выборок рецентных и ископаемых *L. sibiricus* (предполагая, что в ископаемых материалах нет остатков *Myopus*), построенная на базе осей NMDS моделей (матрица MMD). Цифры на дендрограмме – величина бутстреп-поддержки в %.

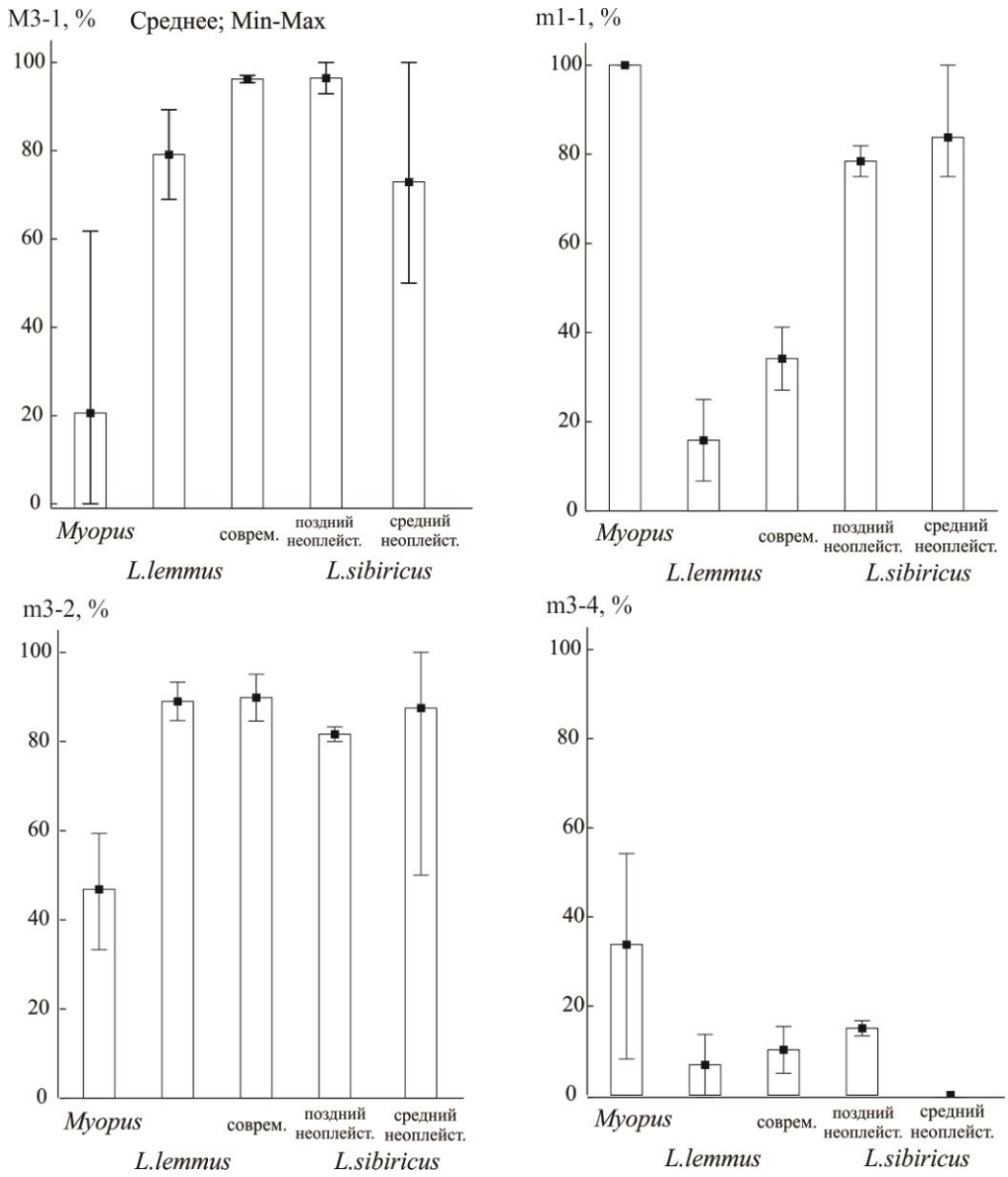


Рисунок 6.13 – Встречаемость (в %) морфотипов M3-1, m1-1, m3-2, m3-4 у лесного, норвежского и сибирского леммингов

Ископаемые выборки образуют две группы. В первую входят выборки, датируемые средним неоплейстоценом (Акись, Чулей, нижний горизонт Кипиево и Лихвин). Вторую группу образуют выборки, относящиеся к позднему неоплейстоцену (верхний горизонт Кипиево, Медвежья пещера, Куръядор).

Временной тренд динамики частот морфотипов у *L. sibiricus* воспроизводится в значениях осей NMDS – E1 и E2 (Рисунок 6.14). Основная закономерность – изменения во времени частот морфотипов m1-2 (первая ось NMDS, Рисунок 6.14 а, в) и M2-2

(вторая ось NMDS, Рисунок 6.14 б, г). Так как фенотипическая изменчивость, выраженная разными осями NMDS независима, то, следовательно, изменения в строении первого нижнего и второго верхнего моляров происходили независимо друг от друга. Аналогичные (в т.ч. разнонаправленные) тренды изменения частот встречаемости демонстрируют следующие морфотипы: M1-1, M1-2, M2-2, m3-2, m3-3, m3-5.

Обобщая результаты исследования распределения частот морфотипов Lemmini, следует отметить, что они позволили установить ряд важных особенностей изменчивости рисунка жевательной поверхности моляров. В первую очередь необходимо выделить существенные морфотипические различия коренных зубов (в основном M3 и m1) между родами *Myopus* и *Lemmus*, которые имеют важное значение для палеофаунистической практики – родовой диагностики ископаемых остатков Lemmini.

Так, например, M3 с плоской задней лопастью, типичной для *Myopus,* не были найдены среди зубов настоящих леммингов. Однако, учитывая малые размеры выборок *Myopus* (не более 20 особей), а также довольно субъективный характер выделения морф, необходимо дальнейшее исследование в этой области для того, чтобы показать насколько полезными могут оказаться выявленные особенности для родовой идентификации ископаемых материалов.

Характеризуя морфотипическую изменчивость современных настоящих леммингов следует отметить, с одной стороны, их довольно существенную внутреннюю неоднородность, а, с другой стороны, четкую дифференциацию от плейстоценовых выборок. В общем (Рисунки 6.10, 6.11) выборки норвежского лемминга близки к сибирскому леммингу.

Такой ожидаемый результат подтверждает выводы предшественников о значительной генетической и морфологической полиморфности настоящих леммингов [Абрамсон, 1986, 1993, Abramson et al., 2008]. Возможно, использование для сравнения выборок из восточной части ареала сибирского лемминга показало бы еще большие различия в морфологии моляров, так как сибирские лемминги Восточной Палеарктики в генетическом отношении обособляются от норвежского лемминга и сибирского лемминга, обитающего в Западной Сибири [Abramson et al., 2008].

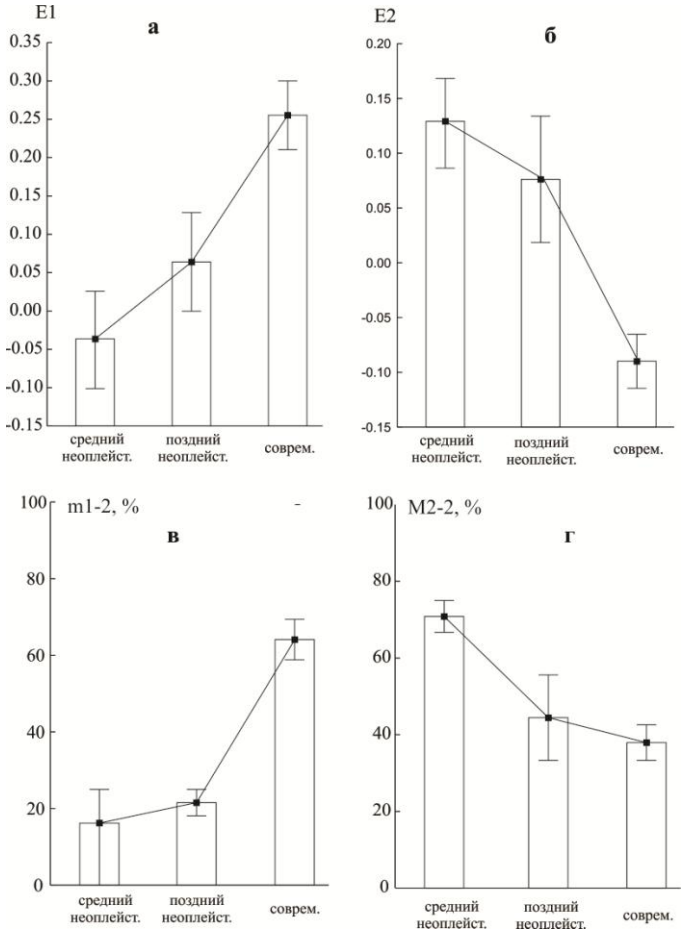


Рисунок 6.14 – Изменения значений осей NMDS (E1, E2) (а, б) и частот встречаемости морфотипов m1-2 и M2-2 (в, г) в выборках зубов сибирского лемминга (предполагая, что в ископаемых материалах нет остатков Myopus).

Существующее морфологическое и генетическое разнообразие признаков настоящих леммингов объясняется не только их четвертичной историей (изоляция в рефугиумах и последующее расселение), но и их высокой способностью к перемещениям на относительно большие расстояния, а также особенностями пространственно-этологической структуры их популяций (нет семейных групп) [Абрамсон, 2007].

Определенный интерес представляют различия, обнаруженные между скандинавской (Швеция) и островной (о. Харлов, Семь Островов) беломорской популяциями норвежского лемминга по частотам морфотипов первого и третьего нижних моляров. Эта дифференциация, вероятно, связана с послеледниковой географической изоляцией популяции архипелага Семь Островов. Реконструкции

деградации Скандинавского ледника показывают, что территория Кольского полуострова освободилась ото льда около 13–15 тыс. лет назад [Boulton et al., 2001] и, очевидно, с этим же интервалом следует связывать начало изоляции островов, отделенных от Кольского полуострова узким (не более 3.8 км) проливом – Семиостровским рейдом.

Необходимо отметить также и существенные различия популяций сибирского лемминга по геологическому возрасту. Следует учитывать относительно невысокую надежность полученных результатов из-за крайне малых объемов ископаемых выборок, в особенности среднеплейстоценовых, а также вследствие возможной примеси зубов *Myopus* в древних материалах. NMDS модели удовлетворительно описывают встречаемость большинства фенов в рецентных и ископаемых выборках, при этом выделяется два независимых временных тренда, воспроизводимых в моделях первой и второй осями NMDS. Морфотипы m1-1, m1-2 являются индикаторами основного тренда, воспроизводимого первой (главной) осью моделей. Изменчивость частоты встречаемости морфотипов M2-1, M2-2, m3-3 связана со вторым (независимым от первого) из выявленных трендов. Изменчивость встречаемости морфотипов M1-1, M1-2, M3-3, M3-4, M3-7, M3-8, m3-5 описывается одновременно обоими осями NMDS, т.е. демонстрирует определенные ограничения по сравнению с изменчивостью морфотипов, связанных только с одной осью.

Современные, поздне- и среднеплейстоценовые выборки *L. sibiricus* хорошо отличаются друг от друга, в особенности по частотам фенов первого нижнего и второго верхнего моляров. Морфотипы, более многочисленные у среднеплейстоценовых леммингов, имеют более просто устроенную жевательную поверхность, а для зубов современных животных, наоборот типичен усложненный рисунок. Такое направление усложнения зубов совпадает с генеральным трендом в эволюции леммингов и других полевок и рассматривается как приспособление к более эффективной переработке растительных кормов [Громов, Поляков, 1977; Абрамсон, 1993; Агаджанян, 2009 и др.].

Судя по значениям фенетических дистанций (Таблица 6.4), наиболее отличными от других являются современные выборки сибирского лемминга, а моляры животных среднего и позднего неоплейстоцена не демонстрируют статистически значимых различий, за исключением выборок из Медвежьей пещеры, Нижнего Двойника и Кипиево (верхний горизонт). Вместе с тем классификация ископаемых выборок по

величине нагрузок на оси NMDS (Рисунок 6.12) позволяет устойчиво выделять, по крайней мере, выборки среднего неоплейстоцена, характеризующиеся относительно простым строением моляров и низким уровнем морфотипического разнообразия. Это обособление, а также существенная морфологическая дифференциация современных *L. sibiricus*, косвенно указывают на изменчивость скорости морфологической эволюции моляров на рассматриваемом временном интервале.

Имеются указания на определенный временной тренд смены морфотипов на зубах сибирских леммингов. В результате в истории рода *Lemmus* со среднего плейстоцена до современности могут быть выделены, по крайней мере, две стадии развития зубной системы: среднеплейстоценовая и современная, хотя непонятно что представляют собой эти стадии, особенно учитывая малые размеры ископаемых выборок. Положение в этом ряду позднеплейстоценовых леммингов из-за их «переходного» облика пока остается неясным. Эволюция жевательной поверхности моляров была, в общем, непрерывным процессом от среднего плейстоцена до современности.

Уместно привести здесь сравнение результатов данной работы с данными Н. Г. Смирнова и др. [1986] по морфотипической изменчивости плейстоценовых и современных *Lemmus* Западной Сибири. В этой работе были выявлены самые отчетливые временные и пространственные тренды в эволюции жевательной поверхности моляров *Lemmus*. Различия были найдены по степени развития третьих входящих углов М3, т.е. вариации морфотипов М3-1 и М3-2 в настоящей работе. Абсолютные значения этих отличий были невелики, но пределы варьирования признака между выборками почти не перекрывались. Было показано, что выборки раннего, среднего и позднее плейстоцена, как и современные, а также выборки северной и южной частей Западной Сибири хорошо отличаются друг от друга. Однако, как и в данном случае, присутствие моляров *Myopus* в ископаемых выборках также не может быть исключено. Скорее всего, результаты настоящей работы и исследования Н. Г. Смирнова и др. [1986] демонстрируют различные особенности одного направленного процесса эволюции жевательной поверхности моляров сибирских леммингов Евразии.

Особого обсуждения заслуживают таксономические ранги различий, выявленные как между современными популяциями норвежского лемминга, так и между разновозрастными выборками сибирского лемминга. Основная сложность заключается в том, что мы имеем дело с современными видами, для которых ведущей сейчас

признается филогенетическая систематика с приоритетом генетических методов. Одного морфологического описания, причем только зубов, недостаточно, хотя при характеристике ископаемого материала морфология все еще имеет решающее значение. Кроме того, как было показано Н. И. Абрамсон [2007], морфологическая и генетическая полиморфность сибирского лемминга столь велика, что различия между животными из разных частей ареала могут превышать различия между видами *Lemmus*. Так происходит, по-видимому, из-за особенностей позднечетвертичной истории популяций и изменчивость сибирских леммингов отражает послеледниковое расселение популяций, а не видообразование. Сибирского лемминга следует признать видом, характеризующимся высокой степенью морфологической и генетической дифференциации, которая может сохраняться неопределенно долго. Однако, в случае полиморфного вида для суждения о его таксономической структуре одного метода или узкого набора признаков, как в данном случае, явно недостаточно, и необходимо задействовать большой набор различных критериев: морфологических, генетических, кариотипических, репродуктивных и других.

Можно оценить масштабы различий между сравниваемыми выборками путем сравнения его с уровнем различий, наблюдаемым между современными «хорошими» видами: норвежским и сибирским леммингами, которые сейчас считаются «полувидами» [Абрамсон, Лисовский, 2012]. Конечным результатом такого исследования может быть выделение неких морф (“морфовидов”, “хроновидов”), объективность обособления которых требует использования и других признаков (морфологических и генетических).

При обсуждении таксономической значимости установленных морфологических различий остро встает вопрос о том, насколько особенности эволюции зубной системы соответствуют критериям современной филогенетической систематики, т.е. насколько морфологическое сходство соответствует генетическому сходству и отражает, таким образом, процесс видообразования. В качестве примера, здесь важно упомянуть исследования четвертичной эволюции копытных леммингов Голарктики. Два вида леммингов: сибирский и копытный, хотя и демонстрируют разные филогеографические паттерны вследствие разной экологии и пространственно-этологической структуры популяций [Абрамсон, 2007], но в неоплейстоцене их распространение и динамика обилия были практически одинаковыми. Н. Г. Смирновым [Смирнов и др., 1997;

Смирнов, Федоров, 2003] было установлено отсутствие прямого соответствия между морфологическим и генетическим сходством популяций копытных леммингов, при этом морфологическое сходство, как предполагается, является примером параллельного, независимого, конвергентного развития. Высокие скорости эволюции зубной системы копытных леммингов Голарктики имели место в областях, как с динамичной, так и с консервативной природной средой. Очень важным для палеонтологов следует считать вывод Н. Г. Смирнова и с коллегами [1997] о том, что разные виды *Dicrostonyx* могут иметь одинаковые зубные системы; и наоборот, внутри даже одного подвида строение зубов может сильно различаться.

Различия между изученными популяциями норвежского лемминга меньше уровня различий между *L. sibiricus* и *L. lemmus* и намного меньше дифференциации между разными популяциями *Myopus*, т.е. не достигают даже подвидового уровня (Таблица 6.4, Рисунки 6.10, 6.11). Однако следует учитывать малый размер выборки из Швеции (только 15 особей), и поэтому выводы нуждаются в подтверждении более представительными материалами.

Судя по значениям средней меры дивергенции выборок и данным NMDS, среднеплейстоценовые выборки *L. sibiricus* отличаются от современных намного сильнее, чем два современных вида рода *Lemmus*, но примерно в той же степени, что и современные популяции *Myopus* (Таблица 6.4, Рисунки 6.10, 6.12). Лемминги позднего неоплейстоцена отличны от современных и более древних в меньшей степени. Таким образом, ранг отличий животных среднего и позднего неоплейстоцена от современных по набору морфотипов коренных зубов превосходит видовой (фактически «полувидовой») уровень. По смене преобладающих морфотипов m1, M1 и M2 могут быть выделены два хроновида, сменяющих друг друга во времени: среднеплейстоценовый *Lemmus* sp. и современный *L. sibiricus*, при этом не совсем ясно положение позднеплейстоценовых леммингов. Пример динамики встречаемости морфотипов m1-2 и M2-2 (Рисунок 6.14 в, г) показывает, что изменения в строении разных зубов происходили с разной скоростью. Так, в первом случае качественный рост встречаемости m1-2 произошел, вероятно, не ранее рубежа плейстоцена-голоцена, а может быть и в голоцене. В тоже время снижение частоты морфотипа M2-2 наблюдается на всем временном интервале, начиная от среднего неоплейстоцена, а скорость этого процесса оставалась более или менее постоянной. Соответственно, в

зависимости от признаков, взятых в основу выделения «хроновидов», может быть получен разный результат – от «дискретных» групп до их полного отсутствия (непрерывная изменчивость).

Признание хроновидов у *Dicrostonyx* [Агаджанян, 1973, 1976; Зажигин, 1976, 2003; Смирнов и др., 1986, 1997 и др.], несмотря на то, что в настоящее время встречаются лемминги с древним, архаичным типом зубной системы, позволяют допустить выделение хроновида настоящих леммингов для среднего и, возможно, позднего плейстоцена на севере Восточной Европы. Однако, следует учитывать ряд важных обстоятельств, сильно усложняющих прямолинейную таксономическую трактовку полученных результатов. Во-первых, направленность морфологических изменений моляров не означает генетическую преемственность популяций сибирского лемминга со среднего плейстоцена до современности, что касается палеопопуляций северо-востока Европы и, тем более, выборки из Лихвина. Вероятность контактов разных популяций очень велика, учитывая способность настоящих леммингов к миграциям и историю их расселения, запечатленную в современной филогеографии рода. Кроме того, возможное несоответствие морфологических и генетических данных, а также необычайно высокая генетическая неоднородность рецентных настоящих леммингов, указывает на то, что выявление таксономического значения установленных различий требует дальнейшего изучения. Очевидно, для этого следует привлечь данные по морфологии не только зубной системы, но и строения и размеров других элементов скелета, в первую очередь черепа, а также анализ ископаемой ДНК для выборок из разных частей современного и прошлого ареала.

В заключение уместно привести основные выводы, касающиеся морфотипического исследования Lemmini. По рисунку жевательной поверхности моляров были выделены 24 морфотипов зубов трех видов трибы Lemmini: *Myopus schisticolor*, *Lemmus lemmus* и *Lemmus sibiricus*. Роды *Myopus* и *Lemmus* различаются, в основном, по морфотипам M3 и m1, что, будучи подтвержденным более представительными материалами, может быть использовано в практике палеозоологических исследований для родовой диагностики ископаемых остатков.

Определенные морфотипические различия обнаружены между популяциями норвежского лемминга из архипелага Семь Островов и Швеции, хотя следует учитывать маленький размер Скандинавской выборки.

Установлено определенное своеобразие морфотипических характеристик средне-, позднеплейстоценовых и современных сибирских леммингов Европы. Учитывая крайне малый объем ископаемого материала, а также возможную примесь в нем зубов *Myopus*, данные различия следует рассматривать как предварительно установленные. Имеются указания на существование у моляров (m1, M1 and M2) сибирских леммингов двух стадий эволюции зубной системы. Различия, по крайней мере, между среднеплейстоценовыми и современными леммингами превышают «полувидовой» уровень. Морфотипическое разнообразие исследованных выборок современных сибирских леммингов существенно выше, чем выборок среднеплейстоценового возраста, что очевидно, является следствием малого объема плейстоценовых выборок.

Установленные особенности разновозрастных моляров, хотя и не подтвержденные представительными материалами, указывают направление дальнейших исследований. Просматривается определенная перспектива в использовании этих данных в стратиграфии для грубого определения возраста отложений, разделения осадков среднего и верхнего неоплейстоцена, по крайней мере, на территории северо-востока Европы.

Триба Dicrostonychini Kretzoi, 1955

Род *Dicrostonyx* Gloger, 1841

Материал. Определены 1075 коренных зубов. Измерены 1571 M1 и M2.

Местонахождение. Акись; Большая Слуда, Гавриловка, Кипиево, верхний горизонт, Кожим-1, Куръядор, Лая-2, 3, 4, 5; горизонты А и Б бурого суглинка Медвежьей пещеры, Нижний Двойник, Пижма-1, 3; Рябово, Седью-1; Серчейю-1, 3, 4, 5, 6; Соколиный, Студеная пещера, Уньинская пещера, Чулей, Шапкина-1, 3, 4; Щугер-1, 4, 5. Современный материал включает первые и вторые верхние коренные зубы из погадок, собранных Б. И. Гуслицером, К. И. Исайчевым, В. А. Кочевым, Н. И. Тимониным и А. Б. Юдиной в районах рек Адзьвы, Шапкиной и на хребте Пай-Хой.

Возраст. Средний неоплейстоцен – современность (погадочный материал).

Коренные зубы копытных леммингов достаточно своеобразны, их особенности подробно описаны в литературе [Громов, Поляков, 1977; Бородин, 2009]. Моляры не имеют корней и отложений цемента. Эмаль варьирует по толщине: тоньше на передних

стенках петель (эмалевых треугольников) верхних коренных зубов и на задних стенках нижних моляров. Первый нижний коренной зуб относительно длинный, с дважды усложненным параконидным отделом, содержащим спереди две пары изолированных призм. В задней части первого и второго верхних моляров имеются внутренний (развитый) и наружный (неполный) дополнительные треугольники, что отличает представителей рода от других полевок. Дентиновые поля треугольников моляров четко обособлены; парные призмы вытянуты поперек продольной оси жевательной поверхности. Развиты дентиновые тракты.

Размеры. В Таблицах 6.6 и 6.7 приведены размеры моляров *Dicrostonyx* из нескольких местонахождений региона, а также из местонахождений Лихвин и Череминино [Кочев, 1993], где А. К. Агаджаняном [1973, 1976] описаны остатки типичных среднеплейстоценовых, раннеднепровских *D. simplicior*.

Описание и сравнение.

По мнению наиболее авторитетных российских териологов-систематиков полевковых – Н. И. Абрамсон и А. А. Лисовского [2012], род *Dicrostonyx* делится на два подрода, а количество признаваемых видов колеблется от 1 [Огнев, 1950; Rausch, 1953, 1963; Corbet, 1978] до 11 [Musser, Carleton, 1993] из-за различной таксономической интерпретации кариологических форм. Эти специалисты выделяют четыре вида, из которых в фауне России два подрода и два вида, так как это подкреплено комплексом молекулярных, кариологических и гибридологических данных [Jarell, Fredga, 1993; Fredga et al., 1999].

Dicrostonyx (подрод *Misothermus*) *torquatus* Pallas, 1778 обитает на континенте, а *D. groenlandicus* (подрод *Dicrostonyx*) – на острове Врангеля, остальные виды населяют Северную Америку.У *D. torquatus* выделяют три подвида *D. t. torquatus* Pallas, 1779, обитающий в европейской части и в Сибири до Таймыра, *D. t. ungulates* Baer, 1841 на Новой Земле и *D. t. chionopaes* G. Allen, 1914, распространенный от Таймыра до Чукотки [Громов, Ербаева, 1995]. По мнению Н. И. Абрамсон и А. А. Лисовского [2012] такое деление не поддерживается данными по хромосомной и митохондриальной изменчивости [Fedorov et al., 1999], но хорошо согласуется с краниологическими данными [Abramson, Tikhonova, 2002; Abramson et al., 2004], а подвид *ungulatus*, возможно, заслуживает видового ранга [Абрамсон, Смирнов 2004; Abramson et al., 2004].

Североамериканские виды, обитающие как на континенте, так и на островах, различаются в основном по хромосомным признакам, но один вид хорошо выделяется и морфологически – *D. hudsonius* [Агаджанян, 1976; Смирнов и др., 1997]. Как отмечалось Н. Г. Смирновым и др. [1986, 1997], если бы в распоряжении неонтологов были только остатки животных, то различия видового уровня были бы зафиксированы только между *D. hudsonius* и всеми остальными видами, потому что они очень слабо различаются морфологически.

В плейстоцене севера Евразии в роде *Dicrostonyx* выделяется несколько видов копытных леммингов: *D. meridionalis* Smirnov et Borodin, 1986; *D. renidens* Zazhigin, 1974; *D. simplicior* Fejfar, 1966; *D. okaensis* Alexandrova, 1982, *D. henseli* Hinton, 1910; *D. gulielmi* Sanford, 1870, *D. torquatus* Pallas, 1779. Ископаемые виды диагностируются по морфотипическим характеристикам коренных зубов: соотношению архаичных, древних морфотипов и продвинутых, прогрессивных фенов.

Впервые четкие варианты строения зубов были предложены А. К. Агаджаняном [1973, 1976] и на этой основе им и последователями [Зажигин, 1976, 2003; Кочев, 1984, 1993; Смирнов, Большаков, 1985; Смирнов и др., 1986, 1997] прорабатывались вопросы морфологической дифференциации в роде *Dicrostonyx*, ее таксономической и стратиграфической значимости. В вопросах таксономии рода в настоящее время среди исследователей нет единодушия. Так, распространенной является точка зрения [Sutcliffe, Kowalski, 1976; Nadachowski, 1982; Смирнов и др., 1997], которую грубо можно представить следующим образом: средненеоплейстоценовых леммингов относят к виду *D. simplicior*, поздненеоплейстоценовых – к виду *D. gulielmi*, а современных – к *D. torquatus*. При этом *D. henseli* и *D. gulielmi* считаются синонимами.

Альтернативной точки зрения придерживается В. С. Зажигин [2003], который относит среднеплейстоценовых леммингов к *D. henseli*, на том основании, что M1 и M2 копытных леммингов с упрощенными морфотипическими характеристиками, типичными для среднего неоплейстоцена, были впервые включены М. Хинтоном в диагноз вида. Кроме того, он указывает на то, что М. Хинтон показал морфологическую идентичность моляров *D. gulielmi* и *D. torquatus*. Таким образом, В. С. Зажигин [2003] ранненеоплейстоценовых леммингов выделяет как *D. simplicior*, леммингов среднего неоплейстоцена – как *D. henseli*, а поздненеоплейстоценовых и современных – как *D. torquatus*, при этом *D. gulielmi* и *D. torquatus* считаются синонимами.

Таблица 6.6 – Индексы (отношение длины к ширине, средние) моляров копытных леммингов [Кочев, 1993]

Местонахождение	M1	M2	M3/	m1	m2	m3
Черменино	2.02	1.43	1.75	2.75	1.50	1.40
Лихвин	1.93	1.43	1.80	2.67	1.63	1.40
Гавриловка	1.88	1.42	1.65	2.64	1.37	1.37
Б. Слуда	1.87	1.49	1.72	2.57	1.40	1.37
Акись	1.77	1.45	1.60	2.63	1.33	1.40
Лая-4	1.96	1.45	1.81	2.65	1.42	1.40
Серчейю-1	1.90	1.39	1.69	2.57	1.38	1.36
Чулей	1.79	1.40	1.80	2.65	1.38	1.34
Лая-3	1.93	1.47	1.78	2.68	1.45	1.43
Куръядор	1.95	1.53	1.63	2.62	1.38	1.37
Медвежья пещера, бурый суглинок Б	1.86	1.42	1.66	2.61	1.33	1.30
Современные, бассейн р. Лаи	2.00	1.41	1.60	2.61	1.39	1.43
Современные, бассейн р. Адзьвы	1.97	1.43	1.66	2.58	1.32	1.33
Современные, Пай-Хой	1.88	1.37	1.54	2.56	1.33	1.35

Основным отличием *D. henseli* от *D. simplicior* является усложнение (появление дополнительного элемента) переднего треугольника m3. *D. renidens*, потомок *Praedicrostonyx compitalis* Zazhigin, 1974, известен только с Колымской низменности, его возраст – конец эпохи Матуяма – начало Брюнес, поздняя стадия олерского комплекса млекопитающих [Зажигин, 2003], т.е. ранний неоплейстоцен.

По мнению Н. Г. Смирнова и др. [1986] древнейшим представителем рода *Dicrostonyx* является *D. meridionalis* (плиоцен – эоплейстоцен), который по строению верхних коренных зубов в филогенетическом ряду копытных леммингов занимает место между *Praedicrostonyx compitalis* и *D. renidens*.

Валидность *D. okaensis* Alexandrova, 1982 [Александрова, 1982] оспаривается В. С. Зажигиным [2003], а А. К. Агаджаняном [Агаджанян, Глушанкова, 1986] отмечается более низкий (подвидовой) статус таксона.

Таблица 6.7 – Размеры (средние величины) коренных зубов копытных леммингов ряда местонахождений [Кочев, 1993]

Местонахождение	M1		M2		M3/		m1		m2		m3	
	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
Черменино	2.71	1.34	2.03	1.42	2.40	1.37	3.57	1.30	1.92	1.28	1.66	1.19
Лихвин	2.85	1.48	2.08	1.45	2.51	1.42	3.67	1.38	2.00	1.47	1.86	1.304
Гавриловка	2.74	1.46	2.14	1.5	2.31	1.40	3.59	1.36	1.91	1.39	1.81	1.324
Б. Слуда	2.90	1.55	2.23	1.50	2.58	1.50	3.70	1.44	2.00	1.43	1.85	1.35
Акись	2.85	1.61	2.40	1.66	2.40	1.50	3.71	1.41	1.93	1.45	2.10	1.50
Лая-4	2.75	1.40	2.13	1.50	2.75	1.40	3.47	1.31	1.84	1.30	1.76	1.26
Лая-3	2.74	1.42	2.14	1.46	2.42	1.36	3.56	1.33	1.99	1.37	1.83	1.28
Серчейю-1	2.66	1.41	2.00	1.44	2.22	1.31	3.34	1.30	1.85	1.34	1.76	1.27
Чулей	2.70	1.51	2.10	1.50	2.70	1.50	3.60	1.36	2.00	1.45	1.65	1.23
Куръядор	3.01	1.54	2.25	1.48	2.45	1.50	3.75	1.45	2.00	1.45	1.81	1.32
Медвежья пещера, бурый суглинок Б	2.87	1.54	2.18	1.54	2.40	1.45	3.70	1.43	2.00	1.50	1.80	1.37
Современные, бассейн р. Лаи	2.68	1.37	1.95	1.38	2.03	1.27	3.29	1.26	1.78	1.28	1.65	1.15
Современные, бассейн р. Адзьвы	2.81	1.44	2.12	1.48	2.09	1.26	3.35	1.30	1.90	1.44	1.76	1.32
Современные, Пай-Хой	2.67	1.42	1.96	1.43	2.06	1.34	3.43	1.34	1.75	1.32	1.62	1.20

Характер преобразований зубной системы в роде *Dicrostonyx* подробно описан и хорошо известен [Агаджанян, 1973, 1976; Зажигин, 1976, 2003; Громов, Поляков, 1977; Кочев, 1984, 1993; Смирнов, Большаков, 1985; Смирнов и др., 1986, 1997; Nadachowski, 1982 и др.]. Он заключается в надстройке дополнительных элементов на коренных зубах, что обеспечивает лучшее перетирание корма в процессе специализации группы к питанию грубыми растительными кормами [Смирнов и др., 1997]. Надстраиваются дополнительные непарные лопасти: задние у верхних зубов и передние – у нижних (Рисунки 6.15, 6.16). У древних форм лопасть (треугольник, призма) существует в «зачаточном», неразвитом состоянии. Сначала она имеет округленный вид, затем увеличивается в размерах и происходит ее оформление в виде треугольника, вытянутого поперечно (аналогично другим лопастям), а далее начинается формирование новой лопасти с противоположной стороны зуба. Процесс развития новой лопасти сопровождается закладкой новой режущей эмалевой грани. Степень развития новой лопасти можно определять по ее относительному размеру, по характеру искривления новообразованной эмалевой грани и измерять разными способами. В первом (качественном) варианте анализа выделяют варианты строения зуба (морфотипы, фены) по степени развития дополнительных структур у моляров.

Каждый зуб относят к тому или иному морфотипу по степени сходства с типовым вариантом. Обычно выделялось 16 морфотипов, по четыре для m1, M1, M2 и M3/ [Агаджанян, 1973, 1976; Агаджанян, Исайчев, 1976, Громов, Поляков, 1977]. В наиболее проработанном варианте число морфотипов, поддающихся выделению на качественном уровне, достигает 31 (Рисунок 6.15) [Смирнов и др., 1986]. Такой метод выявления морфотипической изменчивости использовался на начальных этапах исследований, благодаря чему удалось показать общих ход эволюции зубной системы копытных леммингов. Однако, он не удобен при выявлении тонких различий, поэтому был предложен другой метод, заключающийся в количественной оценке выемки, сопровождающей формирование новой эмалевой грани [Кочев, 1983; Смирнов и др., 1997].

Что касается количественного метода оценки степени усложнения жевательной поверхности зубов, то он был предложен Б. И. Гуслицером [1981] и развит В. А. Кочевым [1984] и Н. Г. Смирновым [Смирнов и др., 1997]. Данный метод наиболее хорошо разработан для первого и второго верхних моляров. Эти зубы развивались

гораздо быстрее остальных [Кочев, 1993; Смирнов и др., 1986], в их эволюции заметен отчетливый тренд изменений, в то время как для нижних моляров характерна более высокая индивидуальная изменчивость, которая скрывает межвидовые различия. Поэтому именно на этих зубах, в основном, строились филогенетические построения, и поэтому на их изучение были направлены усилия предшественников и автора данной работы.

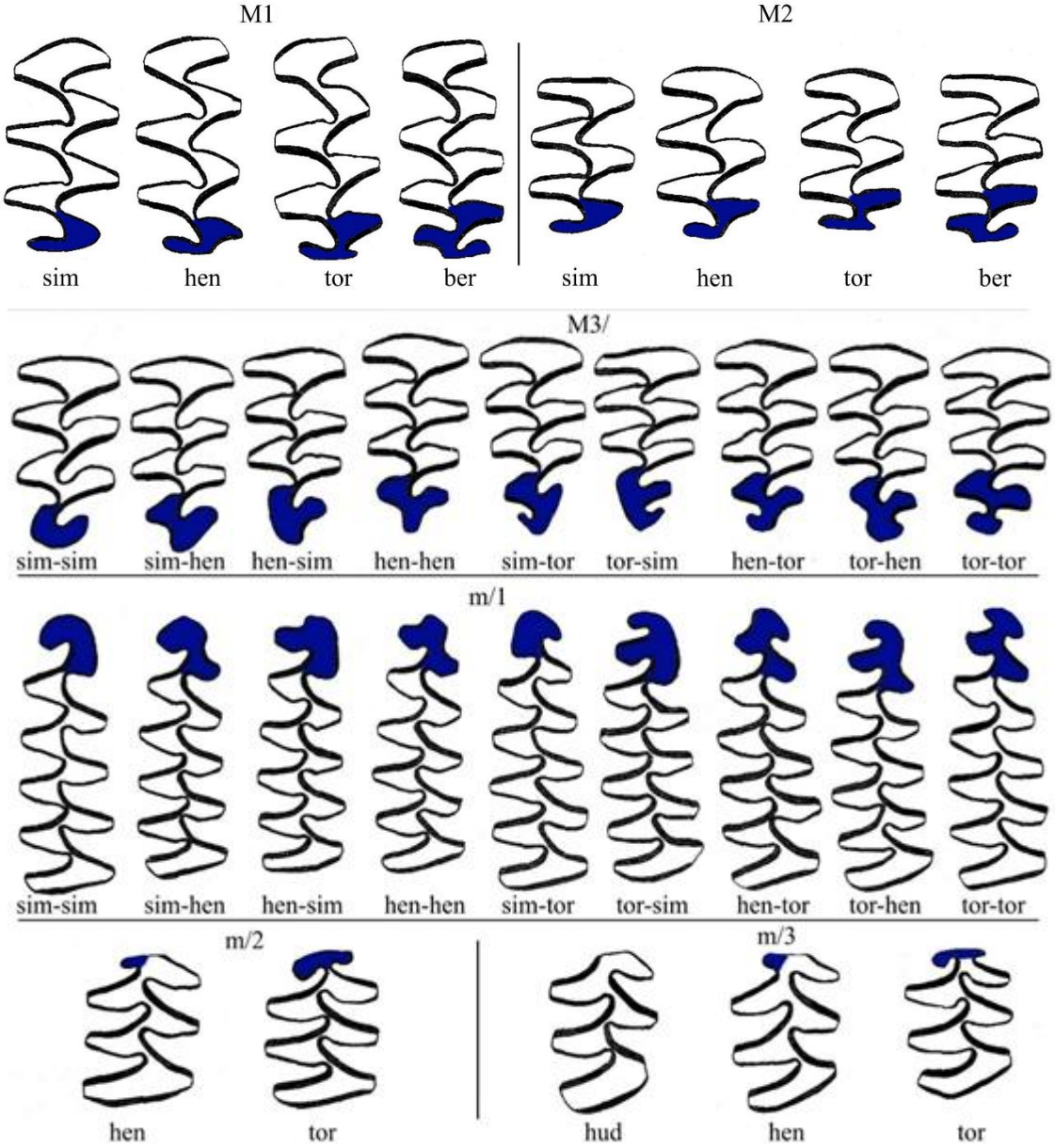


Рисунок 6.15 – Морфотипы коренных зубов *Dicrostonyx*. Обозначения морфотипов: sim – simplicior, hen – henseli, tor – torquatus, ber – beringius, hud – hudsonius [Смирнов и др., 1986].

Количественная оценка включает две части: первая состоит в измерении стадии развития дополнительного треугольника в пределах морфотипа simplicior, а вторая – в пределах морфотипов henseli и torquatus [Смирнов и др., 1997]. Морфотип simplicior выделяется на зубах, у которых последняя непарная лопасть (шестая у M1 и пятая у M2) еще заметно хуже сформирована, чем остальные зубы.

Сначала она намного меньше по размерам и имеет округленную форму Рисунок 6.16), затем вытягивается в поперечном направлении и принимает форму треугольника, но (и это главное) пока не имеет выемки с режущей эмалевой гранью. В пределах данного варианта строения долгое время не выделялось никаких стадий развития [Смирнов и др., 1986], за исключением метода В. А. Кочева [1993], предложившего выделять зубы с одно или двухслойной эмалью. Н. Г. Смирнов [Смирнов и др., 1997] справедливо замечает, что такая классификация внутри морфотипа simplicior весьма полезна и информативна, но, в тоже время, трудоемка (необходима пришлифовка) и недостаточна (всего два класса). Он предложил свой способ выделения классов в фене методом сравнения ширины новой нарастающей лопасти с предыдущей, уже нормально развитой, для чего необходимо выполнить измерения ширины треугольников (Рисунок 6.17).

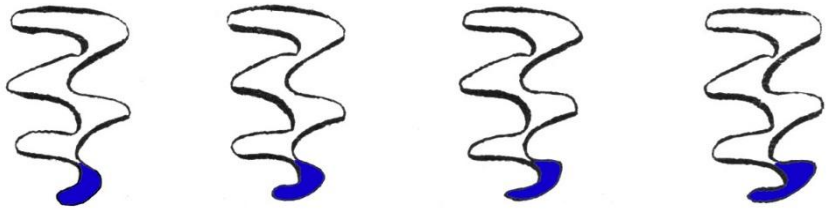
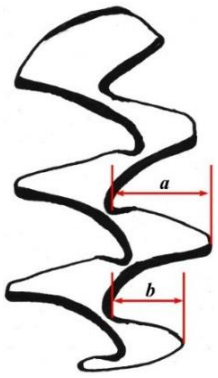


Рисунок 6.16 – Стадии развития дополнительной лопасти (треугольника) на M2 *Dicrostonyx* в пределах морфотипа simplicior [Смирнов и др., 1997].

Рисунок 6.17 – Схема измерений ширины треугольников на M1 и M2 *Dicrostonyx*, которая применяется для определения стадии развития дополнительного элемента в пределах морфотипа simplicior [Смирнов и др., 1997].



Собственно показателем степени развития нового треугольника является отношение его ширины (*b*) к ширине предыдущей непарной лопасти (*a*). Это отношение изменяется от долей единицы (если лопасть слабо развита) до единицы (если треугольники имеют равную ширину). Показатель тем меньше, чем менее развита лопасть. На основе своего обширного опыта Н. Г. Смирнов предлагает использовать четыре стадии развитости нового треугольника: 1) 0.59 и меньше, 2) 0.6–0.69, 3) 0.7–0.79, 4) 0.8 и больше. Каждая из этих стадий показана на Рисунке 6.16.

В данной работе выделяется не четыре, а пять стадий сформированности новой лопасти – в дополнении к предлагаемым Н. Г. Смирновым добавлена пятая стадия – 0.9 и больше, а четвертая стадия характеризуется значением 0.8–0.89. В тексте и на рисунках эти стадии обозначаются, вслед за Н. Г. Смирновым с коллегами [1997] как s1, s2, s3, s4 и s5.

После достижения треугольником размеров и формы, сопоставимых с предыдущими лопастями, на ее задней части появляется выемка с узкой полоской эмали, что маркирует переход к следующему этапу развития моляра, в пределах которого выделяется два морфотипа: henseli и torquatus [Смирнов и др. 1986, 1997]. Зуб, у которого на задней поверхности нового (шестого у M1 и пятого у M2) треугольника появилось утолщение эмали (дополнительного ее слоя), но без выраженной впадинки, в данной работе относился к морфотипу simplicior. В пределах данного этапа развития заканчивается формирование новой режущей эмалевой грани, т.е. полностью завершается развитие новой лопасти, когда она приобретает форму и размеры такие же, как у предыдущих треугольников. После завершения формирования шестого (у M1) и пятого (у M2) треугольников на лингвальной стороне зуба процесс формирования соответственно седьмой и шестой лопастей переходит в стадию henseli, когда уже на ней, а не на предыдущей появляется выемка с режущей эмалевой гранью. Такие зубы выделены Н. Г. Смирновым [Смирновым и др., 1986, 1997] в морфотип beringicus (Рисунок 6.15). Формирование этого морфотипа относится уже к следующему, третьему этапу развития зубов.

Внутри второго этапа можно выделить более мелкие стадии по степени развития новых структур (лопастей). Для оценки степени выраженности новых образований используется схема измерения углов, которая была предложена В. А. Кочевым [1984] (Рисунок 6.18). Величина угла BAC измеряется с точностью до 5°. Анализ распределения значений углов у современных и ископаемых копытных леммингов из разных частей ареала показал, что этот признак варьирует достаточно непрерывно, но

неравномерно – выделяются два пика: один в области значений от 5 до 50° и второй – от 55 до 120° [Смирнов и др., 1986; Смирнов и др., 1997]. По мнению Н. Г. Смирнова [Смирнов и др., 1986, 1997] такая картина представляет собой смесь двух одновершинных распределений углов в двух дискретных морфотипах: henseli и torquatus. Он предложил относить значения от 5 до 50° (до 45° в первом варианте) к морфотипу henseli, а 55° и больше – к морфотипу torquatus.

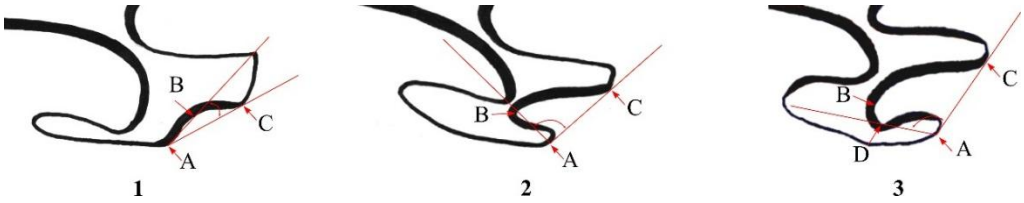


Рисунок 6.18 – Схема измерения угла BAC и DAC для определения степени развития дополнительных элементов на M1 и M2 *Dicrostonyx* в пределах морфотипов henseli и torquatus [Смирнов и др., 1997, с дополнениями]. 1, 2 – схема промеров, предложенная В. А. Кочевым [1984] и использованная Н. Г. Смирновым с соавторами [1997]; 3 – схема измерения углов в пределах морфотипа torquatus, использованная в настоящей работе.

Степень дискретности групп (классов) внутри морфотипов выбирается опытным путем и зависит, прежде всего, от объема выборки. Так, Н. Г. Смирновым с соавторами (1997) для выборок в 50–100 экз. были предложено следующее деление для морфотипа henseli: h1 (5–10°), h2 (15–20°), h3 (25–30°), h4 (35–40°), h5 (45–50°). Для морфотипа torquatus предлагаются шесть классов: t1 (55–60°), t2 (65–70°), t3 (75–80°), t4 (85–90°), t5 (95–100°), t6 (105° и более).

В данной работе схема выделения классов в пределах морфотипа torquatus была несколько изменена. Представляется, что выделение шести классов в этом морфотипе недостаточно, потому что при этом не всегда удается отобразить реальную сложность зуба. Дело в том, что среди продвинутых зубов, в основном, конечно, современных животных, есть такие экземпляры, у которых точка C, максимально удаленная от прямой AB, может находится близко к точке A, а задняя остальная часть зуба намного более сложная (Рисунок 6.18, 2, 3). Выбор точки B как максимально удаленной от прямой AC не позволяет учесть сложную заднюю часть жевательной поверхности моляра. В данной работе в случае усложнения зубов, когда точка B (максимально удаленная от прямой AC) находится не в месте максимального изгиба режущей кромки,

предлагается измерять угол DAC (Рисунок 6.18, 3). Точка D выбирается как место максимального изгиба режущей кромки, максимально удаленное от точки C. При таком способе измерения углов их значения в пределах морфотипа torquatus изменяются не до 120°, а до 145. В результате было также увеличено число классов изменчивости в пределах морфотипа torquatus до восьми: t1 (55–60°), t2 (65–70°), t3 (75–80°), t4 (85–90°), t5 (95–100°), t6 (105–110°), t7 (115–120°), t8 (125 и более градусов). Общее число морфотипов составляет 18: 5 simplicior, 5 henseli, 8 torquatus.

Изменения методики, сделанные в настоящей работе, оказывают определенное влияние на результат анализа морфотипов и затрагивают выборки не только современных животных (Рисунок 6.19). Так, например, в результате морфометрической обработки M2 из Серчейю-1 по методике В. А. Кочева [19843] морфотипы torquatus не были выделены, а применение модифицированной методики показало наличие 9% зубов данного морфотипа. Можно отметить, что в ряде случаев двувершинность (бимодальность) распределения классов морфотипов лучше заметна на графиках, построенных по модифицированному способу, с бóльшим числом классов (более дробным делением морфотипов). Как справедливо отмечалось Н. Г. Смирновым с коллегами [1997], при малых выборках интервалы классов можно увеличивать вплоть до самих морфотипов simplicior, henseli, torquatus, а единственным важным условием для сравнения разных материалов является лишь унификация метода выделения морфотипов и их классов. Далее в тексте при анализе морфологии жевательной поверхности первого и второго коренных зубов копытных леммингов используются две схемы промеров, за исключением статистической обработки, которая выполнена на данных, полученных модифицированным способом. Очевидно, что применение модифицированной методики выделения морфотипов приводит к результатам, отличным от полученных предшественниками и в ряде случаев далее будет сделана попытка оценить указанные различия.

Выборки классифицировались не только по классам морфотипов, но и по их совокупностям – по трем морфотипам: *simplicior, henseli, torquatus*. Схема классификации выборок основана на варианте типизации зубных систем, предложенной Н. Г. Смирновым с коллегами [1997]. Анализ соотношения долей морфотипов моляров в выборках ископаемых остатков копытных леммингов проводился многими авторами, начиная с А. К. Агаджаняна [Агаджанян, 1973, 1976; Агаджанян, Исайчев, 1976]. Было показано как менялись морфотипические характеристики моляров леммингов с раннего плейстоцена до современности.

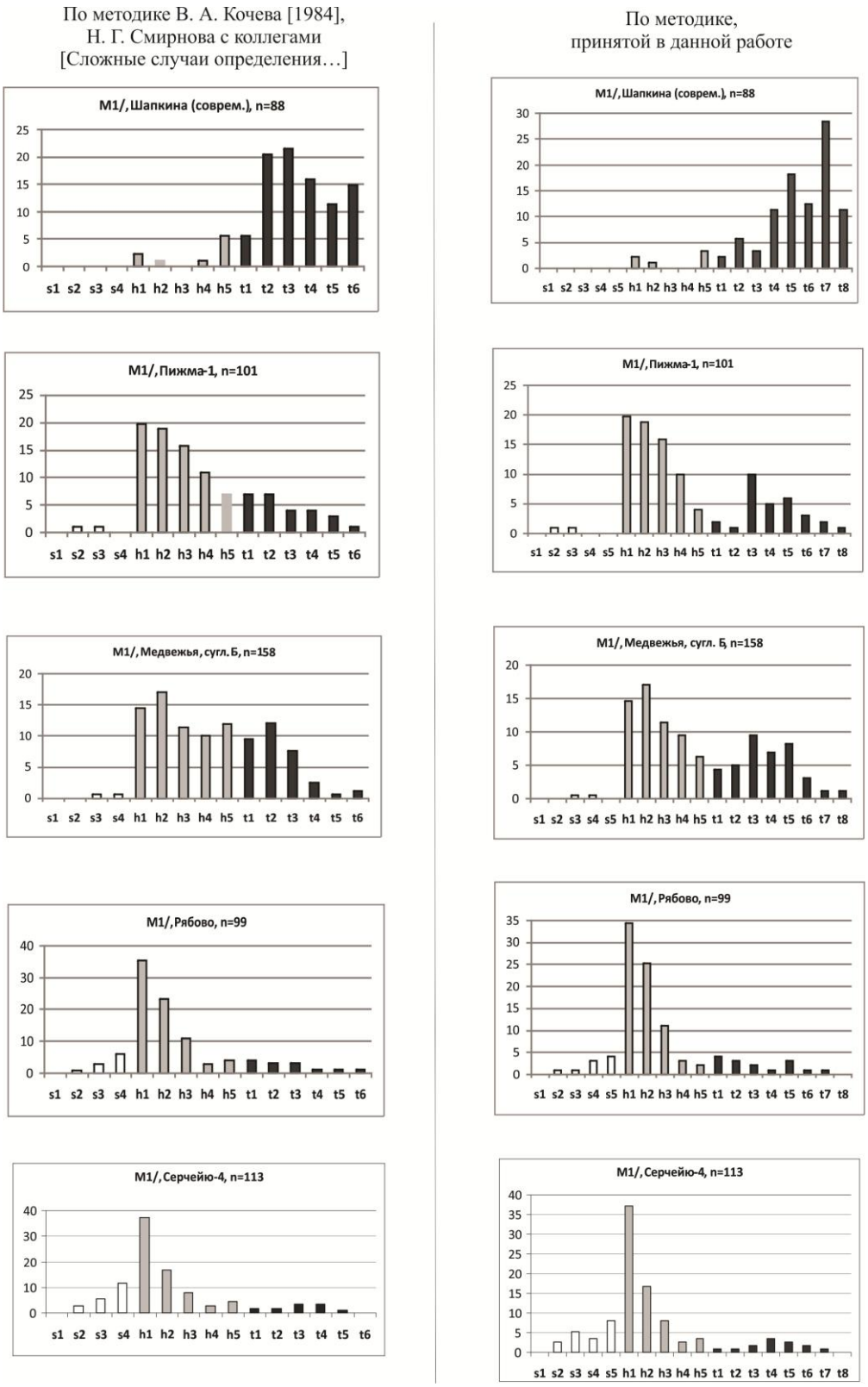


Рисунок 6.19 – Сравнение встречаемости классов морфотипов M1, выделенных по двум методикам.

По преобладающему морфотипу зубы относились или к *Dicrostonyx simplicior*, *D. gulielmi* или *D. torquatus*. Последний, наиболее проработанный, детальный вариант типизации зубов был предложен Н. Г. Смирновым с коллегами [1997]. В своем исследовании он перешел от типизации отдельных зубов к классификации зубной системы, в которой учитывается разная скорость эволюции разных зубов. Вся работа основывалась на характеристиках только первых двух верхних молярах, как наиболее быстро эволюционирующих. Важным наблюдением можно считать вывод о том, что морфологическое развитие второго верхнего моляра несколько опережает эволюцию первого коренного зуба. Основываясь на четких принципах степени доминирования одного из трех морфотипов M1 и M2, все возможное многообразие соотношений фенов он свел к ясным стадиям развития зубной системы, сменяющим друг друга по степени сложности – уменьшения доли «архаичных», возрастания доли «продвинутых» морфотипов. Все выборки относились к одному из видов: *Dicrostonyx simplicior*, *D. gulielmi* или *D. torquatus*. В пределах каждого вида были выделены по три морфы, а кроме видов было предложено различать еще и промежуточные, переходные формы неуказанного таксономического ранга. Эти переходные формы имели наименования, состоящие из двух видовых названий: первое – по морфологическому сходству с наиболее близким видом, а второе – по следующему наиболее близкому виду. Схема классификации, предложенная Н. Г. Смирновым с коллегами [1997], показана на Рисунок 6.20.

Известно, что у копытных леммингов выделение эволюционных стадий наиболее надежно по строению M1 и M2 [Агаджанян, 1973, 1976; Зажигин, 1976; Громов, Поляков, 1977; Кочев, 1983, 1993; Смирнов, Большаков, 1985; Смирнов и др., 1986, 1997], в то время как для нижних моляров характерна более высокая индивидуальная изменчивость, скрывающая межвидовые различия. Кроме того, разработана и успешно применяется специальная методика для количественной оценки степени развитости новообразованных структур на этих зубах [Кочев, 1983, 1993; Смирнов и др., 1997]. Поэтому именно на этих зубах, в основном, строились филогенетические построения, и на их изучение были направлены усилия предшественников и авторов данной работы, что обусловлено не только фактическими закономерностями эволюции группы, но и соображениями удобства, часто незаслуженно отвергаемыми [Мейен, 1989].

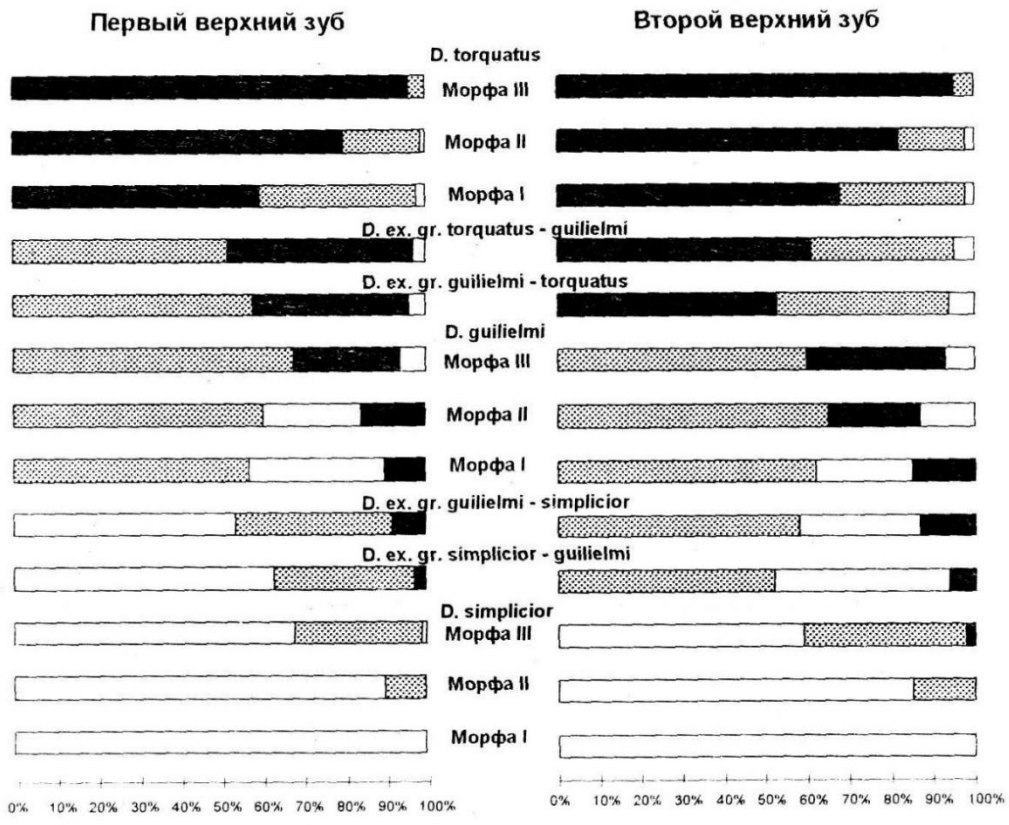


Рисунок 6.20 – Типизация зубных систем копытных леммингов, предложенная Н. Г. Смирновым с коллегами [1997]. Белым цветом показан морфотип simplicior, серым – henseli, черным – torquatus.

Представляется, что изучение морфотипики жевательной поверхности всех зубов, а не только первого и второго верхних моляров, оправдано для местонахождений раннеднепровского возраста и древнее. В частности, важным признаком для разделения ранне- и средненеоплейстоценовых форм выступает строение m3. В материалах из средненеоплейстоценовых местонахождений крайнего северо-востока Европы присутствуют только сложные варианты строения m3, за исключением одного зуба простого строения (против 10 сложных) в Шапкина-4 (всего во всех местонахождениях найдены 57 m3). В целом, для средненеоплейстоценовых леммингов отмечается достаточно высокая изменчивость строения m3 [Кочев, 1983, 1993; Смирнов, Большаков, 1985; Смирнов и др., 1986], так что по соотношению простых и сложных морфотипов этого зуба, как и других моляров, за исключением M1 и M2, местонахождения среднего неоплейстоцена отличаются слабо. Все материалы данной работы представлены последнепровскими (послепечорскими) комплексами, и поэтому их возможно различать по M1 и M2, которые изменялись намного быстрее других. Здесь

удобен метод определения эволюционных стадий рода по соотношению морфотипов M1 и M2, развиваемый Н. Г. Смирновым с коллегами [1997].

Для *D. simplicior* Н. Г. Смирнов не приводит описания стадий. Судя по изображению, имеющемуся в его работе [Смирнов и др., 1997], можно предположить, что морфа 1 данного вида характеризуется наличием только морфотипа simplicior на обоих зубах. Первый и второй верхние моляры, среди которых преобладают зубы морфотипа simplicior, но есть и морфотип henseli относятся к морфе 2. Среди обоих зубов морфы 3 доминируют зубы морфотипа simplicior, меньшая доля принадлежит молярам henseli, но среди M2 или среди всех зубов встречается морфотип torquatus. При анализе морфотипики зубов в данной работе использовалась вышеописанная схема выделения морф в виде *D. simplicior*.

Следующая, более «продвинутая» стадия развития зубов выделяется в переходную форму, называемую *D.* ex gr. *simplicior–gulielmi.* Для этой стадии характерно следующее распределение морфотипов: на первом месте среди M1 – simplicior, на втором – henseli; среди M2 преобладает henseli, а simplicior на втором месте. Морфотип torquatus может отсутствовать или встречаться среди обоих зубов, но в очень малой доле. Количество зубов морфотипа simplicior больше моляров henseli и torquatus вместе взятых.

Переходная форма *D.* ex gr. *gulielmi–simplicior* отличается преобладанием по частоте среди M1 морфотипа simplicior, на втором месте henseli. Среди M2 на первом месте морфотип henseli, а simplicior на втором. Встречаемость морфотипа simplicior на обоих зубах меньше, чем морфотипов henseli и torquatus вместе.

Для вида *D. gulielmi* Н. Г. Смирнов с соавторами [1997] считают характерным доминирование морфотипа henseli на обоих зубах, на втором месте морфотип simplicior, на третьем – torquatus. У всех трех морф, выделяемых в пределах этого вида, на первом месте среди M1 и M2 морфотип henseli. Для первой морфы характерно на втором месте на обоих зубах морфотип simplicior, а на третьем – torquatus. Вторая морфа отличается положением на втором месте среди M1 морфотипа simplicior, но на M2 второе место занимает torquatus. Для третьей морфы установлен следующий порядок частот морфотипов на обоих зубах: на первом месте henseli, на втором – torquatus, на третьем – simplicior.

Между двумя видами *D. gulielmi* и *D. torquatus* выделяются две переходные формы. Форма *D.* ex gr. *gulielmi–torquatus* характеризуется положением среди M1 на первом

месте по частоте встречаемости морфотипа henseli, на втором – torquatus, на третьем – simplicior. Среди M2 на первом месте – морфотип torquatus, на втором месте henseli, simplicior – на третьем. Встречаемость моляров морфотипа torquatus среди двух зубов меньше, чем других морфотипов вместе.

Вторая переходная форма *D.* ex gr. *torquatus–gulielmi* отличается таким же порядком частот морфотипов: среди M1 преобладают зубы морфотипа henseli, на втором месте – torquatus, на третьем – simplicior; среди M2 на первом месте torquatus, на втором – henseli, на третьем – simplicior. Отличительной особенностью данной стадии является то, что встречаемость моляров морфотипа torquatus выше, чем сумму зубов других морфотипов среди первых и вторых верхних моляров.

Для современного *D. torquatus* также предложено выделять три морфы, для которых характерно преобладание зубов морфотипа torquatus среди M1 и M2, второй по встречаемости морфотип henseli, а третий – simplicior. Морфы различаются количественным соотношением частот зубов определенного морфотипа: у первой морфы доля зубов морфотипа torquatus среди M1 и M2 не превышает 140% (из общих 200%); у второй морфы эта доля изменяется от 150 до 170%, у третьей морфы она составляет 175–190%, при этом морфотип simplicior не встречается практически совсем и появляются зубы морфотипа beringicus.

Необходимо отметить, что в данной работе схема развития зубной системы копытных леммингов, предложенная Н. Г. Смирновым, принимается без оговорок. Представляется, что она выглядит самой обоснованной и, по мнению автора, пока безальтернативной.

Доли классов морфотипов первого и второго коренных зубов копытных леммингов всех изученных местонахождений представлены в Таблицах 6.8, 6.9 и на Рисунках 6.21–6.27). Результаты подсчета долей морфотипов в каждой исследуемой выборке представлены в Таблицах 6.10–6.13 и на Рисунках 6.29–6.30. Эти данные наглядно иллюстрируют изменения морфотипических характеристик зубов от среднего плейстоцена до современности.

Анализируя динамику морфотипических признаков копытных леммингов региона, следует иметь в виду резкие различия между выборками по количеству материала. Некоторые выборки представлены одним или полутора десятком моляров на каждый зуб, в то время как другие насчитывают серии в сотню измерений.

Таблица 6.8 – Встречаемость (%) морфотипов M1 копытных леммингов (модифицированная методика)

Местонахождение	N	s1	s2	s3	s4	s5	h1	h2	h3	h4	h5	t1	t2	t3	t4	t5	t6	t7	t8
Пай-Хой, соврем.	59	–	–	1.7	–	–	–	–	–	–	–	1.7	6.8	11.9	10.2	16.9	18.6	27.1	5.1
Шапкина, соврем.	88	–	–	–	–	–	2.3	1.1	–	–	3.4	2.3	5.7	3.4	11.4	18.2	12.5	28.4	11.4
Адзьва, соврем.	66	–	–	–	–	–	–	–	1.5	3.0	3.0	3.0	7.6	7.6	12.1	13.6	25.8	13.6	9.1
Кожим-1	32	3.1	–	6.3	–	–	–	9.4	–	25.0	6.3	6.3	9.4	3.1	9.4	12.5	3.1	6.3	–
Щугер-4, сл. 1	27	–	3.7	–	–	–	7.4	–	22.2	18.5	3.7	3.7	3.7	11.1	11.1	7.4	–	3.7	3.7
Щугер-4, сл. 2-3	48	–	–	–	–	2.1	16.7	4.2	4.2	14.6	10.4	14.6	–	8.3	8.3	10.4	4.2	2.1	–
Пижма-1	101	–	1.0	1.0	–	–	19.8	18.8	15.8	9.9	4.0	2.0	1.0	9.9	5.0	5.9	3.0	2.0	1.0
Седью-1	10	–	–	–	–	–	20	30	10	20	20	–	–	–	–	–	–	–	–
Медвежья, сугл. А	17	–	–	–	–	–	5.9	23.5	–	–	5.9	5.9	5.9	–	23.5	11.8	5.9	11.8	–
Медвежья, сугл. Б	158	–	–	0.6	0.6	–	14.6	17.1	11.4	9.5	6.3	4.4	5.1	9.5	7.0	8.2	3.2	1.3	1.3
Шапкина-1	25	4	4	–	–	–	16	4	20	12	4	4	8	12	8	–	4	–	–
Уньинская	94	–	–	1.1	6.4	1.1	18.1	19.1	11.7	5.3	8.5	–	4.3	1.1	8.5	4.3	7.4	1.1	2.1
Студеная-1, 0-20см	48	–	–	2.1	–	2.1	12.5	14.6	6.3	10.4	4.2	2.1	10.4	–	14.6	6.3	12.5	–	2.1
Студеная-5, 80-100см	35	–	–	–	–	–	20	22.9	14.3	5.7	8.6	2.9	–	2.9	11.4	–	8.6	2.9	–
Куръядор	13	–	–	–	7.7	7.7	23.1	15.4	23.1	–	–	–	–	–	–	7.7	7.7	7.7	–
Рябово	99	–	1	1	3	4	34.3	25.3	11.1	3	2	4	3	2	1	3	1	1	–
Нижний Двойник	33	–	3.0	6.1	3.0	3.0	42.4	21.2	3.0	3.0	–	–	3.0	–	3.0	3.0	3.0	–	3.0
Серчейю-4	113	–	2.7	5.3	3.5	8.0	37.2	16.8	8.0	2.7	3.5	0.9	0.9	1.8	3.5	2.7	1.8	0.9	–
Кипиево-2 (верх)	40	–	–	7.5	5	5	35	15	12.5	5	5	–	–	–	2.5	5	–	2.5	–
Лая-2	105	–	–	9.5	5.7	2.9	43.8	21.9	6.7	1.9	1.0	1.9	1.0	–	–	1.0	2.9	–	–
Серчейю-5	47	–	–	4.3	6.4	10.6	29.8	31.9	4.3	4.3	2.1	2.1	–	–	–	4.3	–	–	–
Серчейю -6	22	–	–	–	–	4.5	50	22.7	4.5	–	–	–	–	4.5	4.5	4.5	4.5	–	–
Серчейю -3	74	–	–	4.1	17.6	6.8	20.3	27.0	4.1	4.1	1.4	–	2.7	4.1	1.4	2.7	4.1	–	–
Шапкина-3	45	–	–	4.4	4.4	6.7	35.6	15.6	11.1	11.1	6.7	–	–	2.2	–	2.2	–	–	–
Чулей	10	10	20	30	10	–	20	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Шапкина-4	10	10	10	20	20	–	40	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Серчейю -1	18	–	5.6	16.7	44.4	16.7	11.1	–	5.6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Лая-3	27	–	–	29.6	37.0	11.1	22.3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Лая-4	15	–	–	13.3	66.7	13.3	6.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Акись	28	3.6	32.1	50	10.7	–	3.6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Большая Слуда	12	8.3	–	75.0	–	8.3	8.3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Гавриловка	34	2.9	23.5	58.8	11.8	2.9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Таблица 6.9 – Встречаемость (%) морфотипов M2 копытных леммингов (модифицированная методика)

Местонахождение	N	s1	s2	s3	s4	s5	h1	h2	h3	h4	h5	t1	t2	t3	t4	t5	t6	t7	t8
Пай-Хой, соврем.	66	–	–	–	–	–	1.5	1.5	1.5	1.5	–	–	3.0	7.6	7.6	15.2	21.2	19.7	19.7
Шапкина, соврем.	78	–	–	–	2.6	–	3.8	2.6	2.6	1.3	–	1.3	3.8	–	6.4	9.0	17.9	23.1	25.6
Адзьва, соврем.	67	–	–	–	–	–	–	1.5	1.5	–	–	4.5	4.5	3.0	3.0	9.0	25.4	17.9	29.9
Кожим-1	30	–	–	–	–	–	3.3	13.3	16.7	16.7	10	3.3	3.3	–	10	6.7	6.7	6.7	3.3
Щугер-4, сл. 1	22	–	–	–	4.5	–	4.5	13.6	9.1	9.1	18.2	9.1	–	–	4.5	4.5	13.6	4.5	4.5
Щугер-4, сл. 2-3	37	–	–	–	–	–	16.2	10.8	16.2	5.4	10.8	–	–	5.4	5.4	10.8	10.8	5.4	2.7
Пижма-1	96	–	–	–	1.0	–	17.7	19.8	9.4	11.5	10.4	5.2	2.1	1.0	3.1	6.3	4.2	5.2	3.1
Седью-1	19	–	–	–	–	–	10.5	26.3	–	5.3	–	5.3	5.3	–	21.1	5.3	5.3	10.5	5.3
Медвежья, сугл. А	15	–	–	–	–	–	–	–	6.7	–	–	20.0	20.0	6.7	13.3	–	33.3	–	–
Медвежья, сугл. Б	163	–	–	0.6	–	–	10.4	17.8	9.2	4.3	3.1	3.1	6.7	4.9	6.7	11.7	11.0	6.7	3.7
Шапкина-1	19	–	–	–	5.3	–	5.3	15.8	15.8	5.3	–	–	–	5.3	21.1	–	10.5	10.5	5.3
Уньинская	61	–	1.6	1.6	3.3	3.3	18.0	19.7	4.9	16.4	6.6	4.9	1.6	–	8.2	1.6	–	1.6	6.6
Студеная-1, 0-20см	39	–	–	2.6	–	–	5.1	15.4	7.7	5.1	2.6	5.1	–	–	7.7	25.6	15.4	2.6	5.1
Студеная-5, 80-100см	32	–	–	3.1	3.1	–	6.3	28.1	12.5	3.1	–	3.1	3.1	6.3	6.3	9.4	12.5	–	3.1
Куръядор	8	–	–	–	–	–	37.5	–	–	–	–	12.5	25.0	–	12.5	12.5	–	–	–
Рябово	106	–	–	3.8	4.7	2.8	26.4	21.7	12.3	5.7	1.9	0.9	1.9	–	1.9	6.6	0.9	4.7	3.8
Нижний Двойник	18	–	–	–	–	–	44.4	27.8	5.6	5.6	–	–	–	–	5.6	–	5.6	5.6	–
Серчейю-4	94	–	–	4.3	2.1	2.1	41.5	20.2	9.6	1.1	3.2	1.1	3.2	–	2.1	3.2	5.3	1.1	–
Кипиево-2 (верх)	33	–	–	–	–	6.1	39.4	15.2	9.1	3.0	3.0	–	3.0	3.0	–	9.1	–	9.1	–
Лая-2	83	–	–	–	–	–	33.7	27.7	9.6	2.4	2.4	1.2	1.2	4.8	4.8	3.6	4.8	1.2	2.4
Серчейю-5	40	–	–	–	2.5	2.5	37.5	20.0	7.5	–	–	–	–	2.5	2.5	7.5	5.0	12.5	–
Серчейю -6	14	–	–	–	–	–	57.1	21.4	–	–	–	–	–	7.1	–	7.1	–	7.1	–
Серчейю -3	55	–	–	1.8	1.8	–	23.6	23.6	14.5	7.3	7.3	5.5	1.8	1.8	–	1.8	3.6	5.5	–
Шапкина-3	55	3.6	–	–	3.6	1.8	52.7	7.3	3.6	7.3	–	–	–	1.8	5.5	3.6	1.8	3.6	3.6
Чулей	6	–	–	33.3	–	–	50.0	16.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Шапкина-4	16	–	6.3	6.3	18.8	6.3	62.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Серчейю -1	11	–	9.1	9.1	36.4	18.2	9.1	9.1	–	–	–	–	–	9.1	–	–	–	–	–
Лая-3	16	–	12.5	31.3	31.3	–	6.3	12.5	–	–	–	–	6.3	–	–	–	–	–	–
Лая-4	9	–	–	44.4	33.3	–	–	11.1	11.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Акись	15	–	20.0	66.7	6.7	–	6.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Большая Слуда	8	12.5	12.5	62.5	12.5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Гавриловка	27	7.4	37.0	44.4	7.4	–	3.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

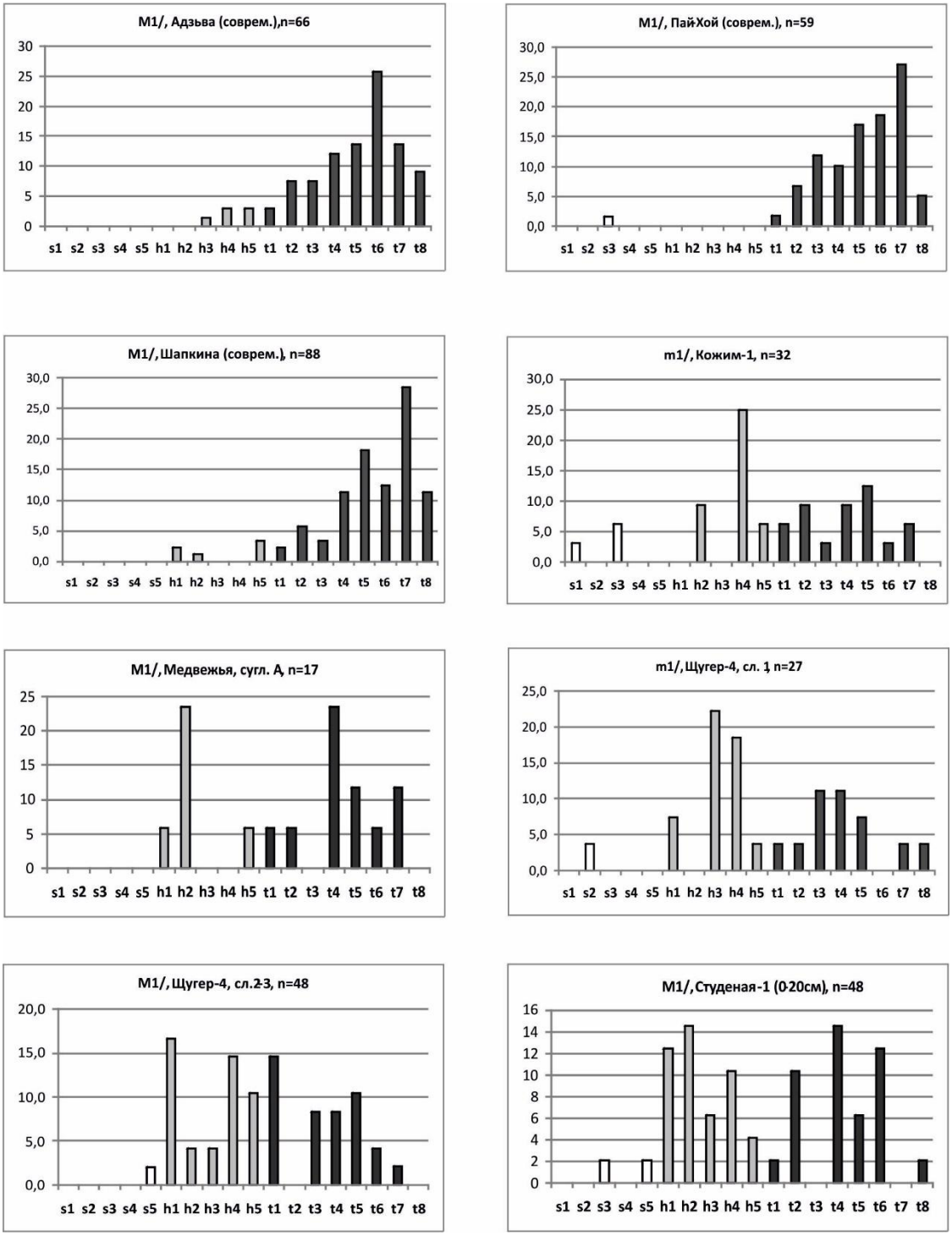


Рисунок 6.21 – Встречаемость классов морфотипов M1 современных и ископаемых копытных леммингов из района р. Адзьвы, Пай-Хоя, р. Шапкиной и местонахождений Кожим-1, Медвежья пещера суглинок А, Студеная-1 (0–20см), слоев 1 и 2-3 Щугера-4

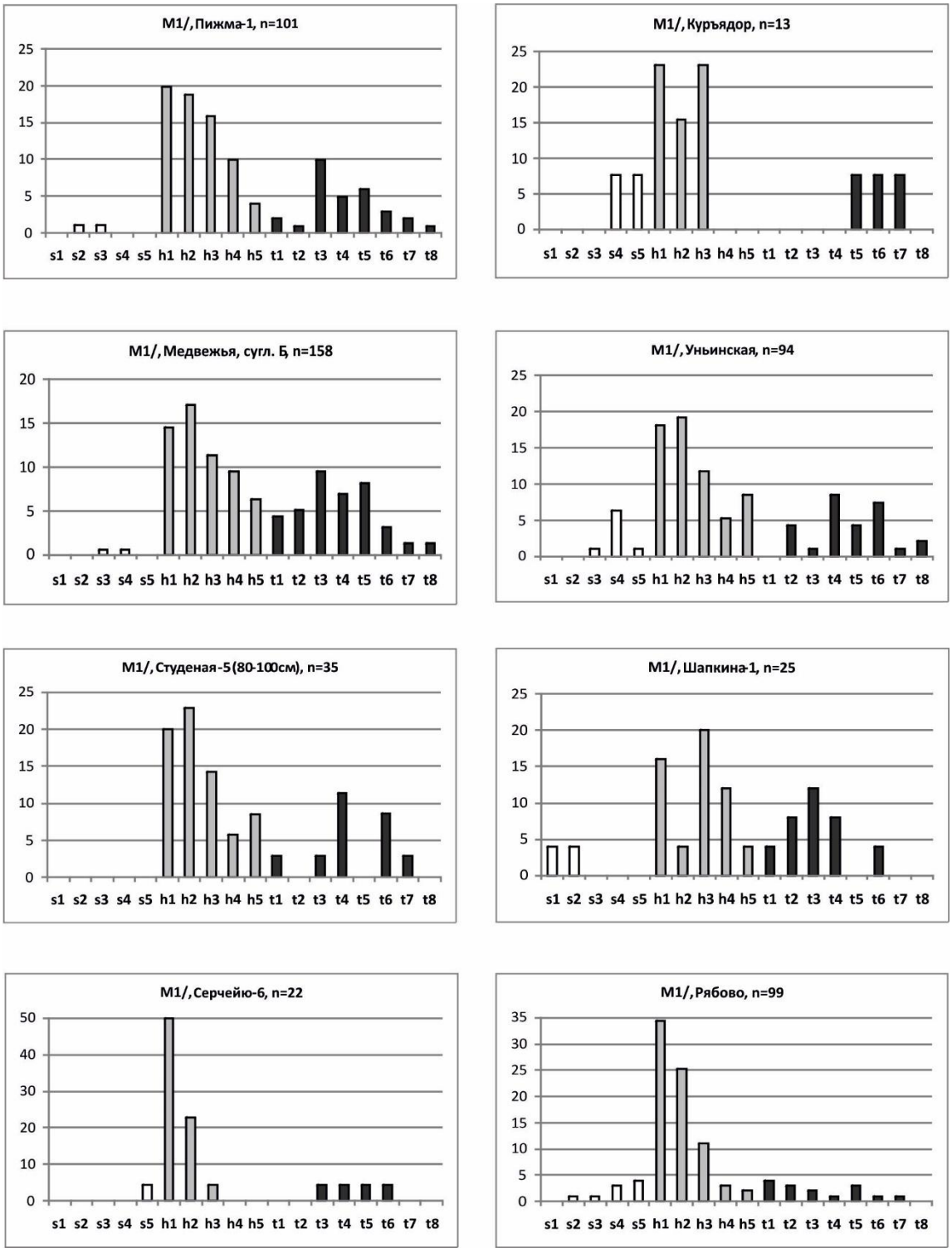


Рисунок 6.22 – Встречаемость классов морфотипов M1 ископаемых копытных леммингов из местонахождений Пижма-1, Куръядор, Медвежья пещера бурый суглинок Б, Уньинская пещера, Студеная-5 (80–100см), Шапкина-1, Серчейю-6, Рябово

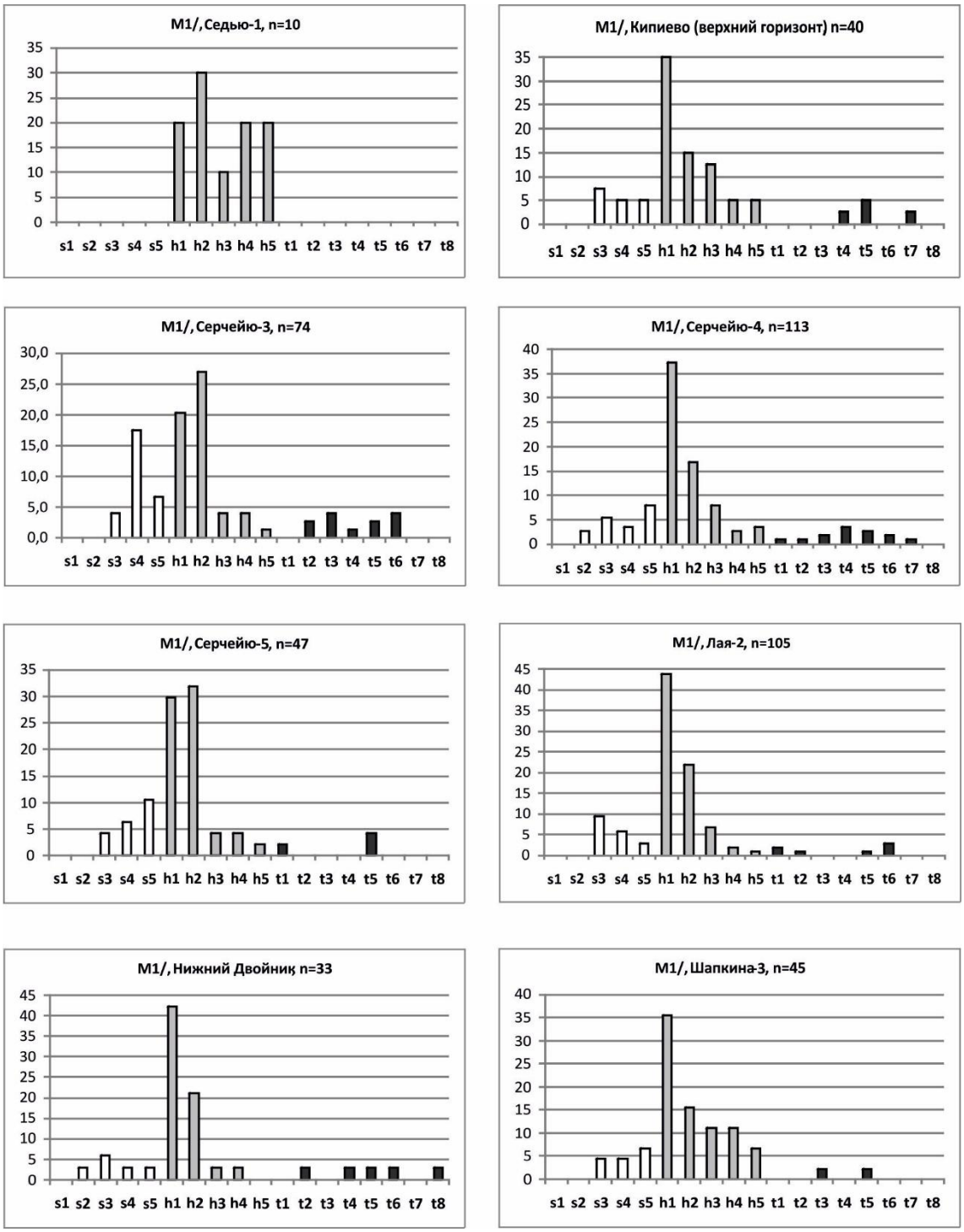
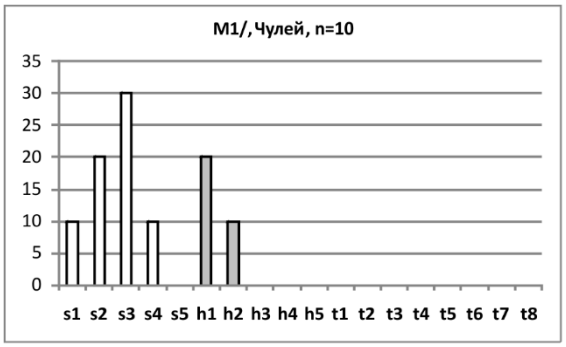
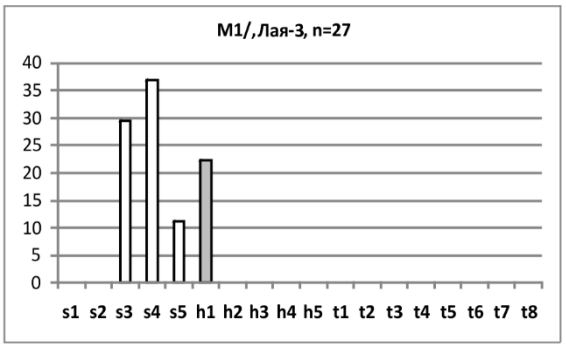
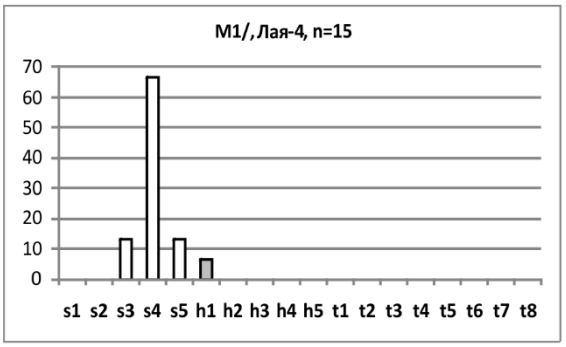
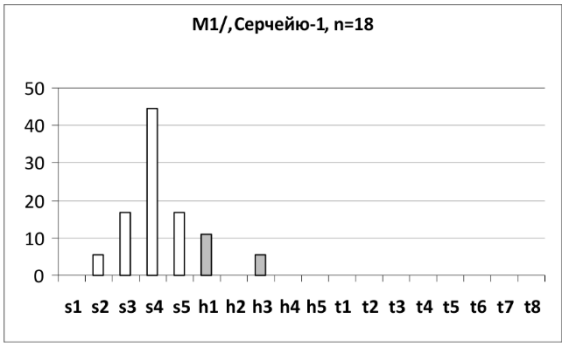


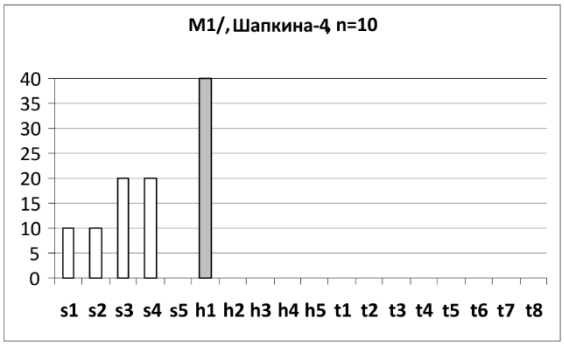
Рисунок 6.23 – Встречаемость классов морфотипов M1 ископаемых копытных леммингов из местонахождений Нижний Двойник, Серчейю-3, 4, 5, верхнего горизонта Кипиево, Лая-2, Шакина-3 и Седью-1

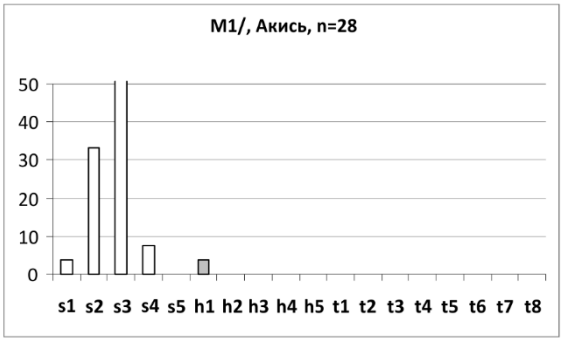












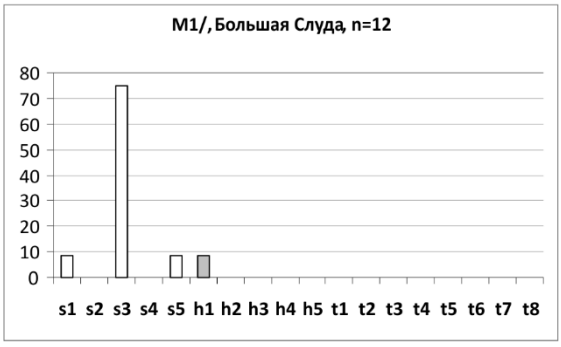


Рисунок 6.24 – Встречаемость классов морфотипов M1 ископаемых копытных леммингов из местонахождений Чулей, Лая-3, 4, Серчейю-1, Большая Слуда, Гавриловка, Шапкина-4 и Акись

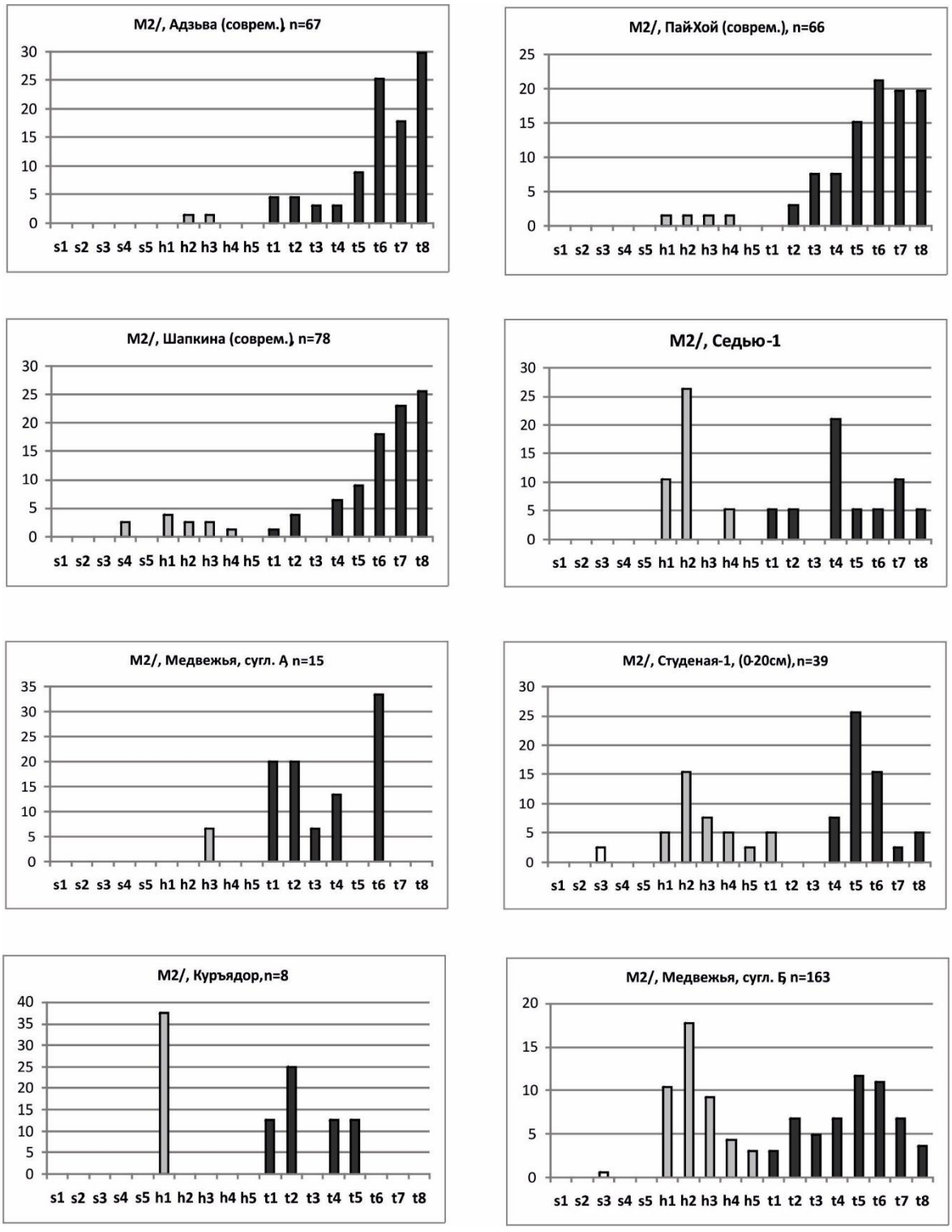


Рисунок 6.25 – Встречаемость классов морфотипов M2 современных и ископаемых копытных леммингов из района р. Адзьвы, Пай-Хоя, р. Шапкиной и местонахождений Медвежья пещера суглинки А и Б, Студеная-1 (0–20см), Куръядор, Седью-1

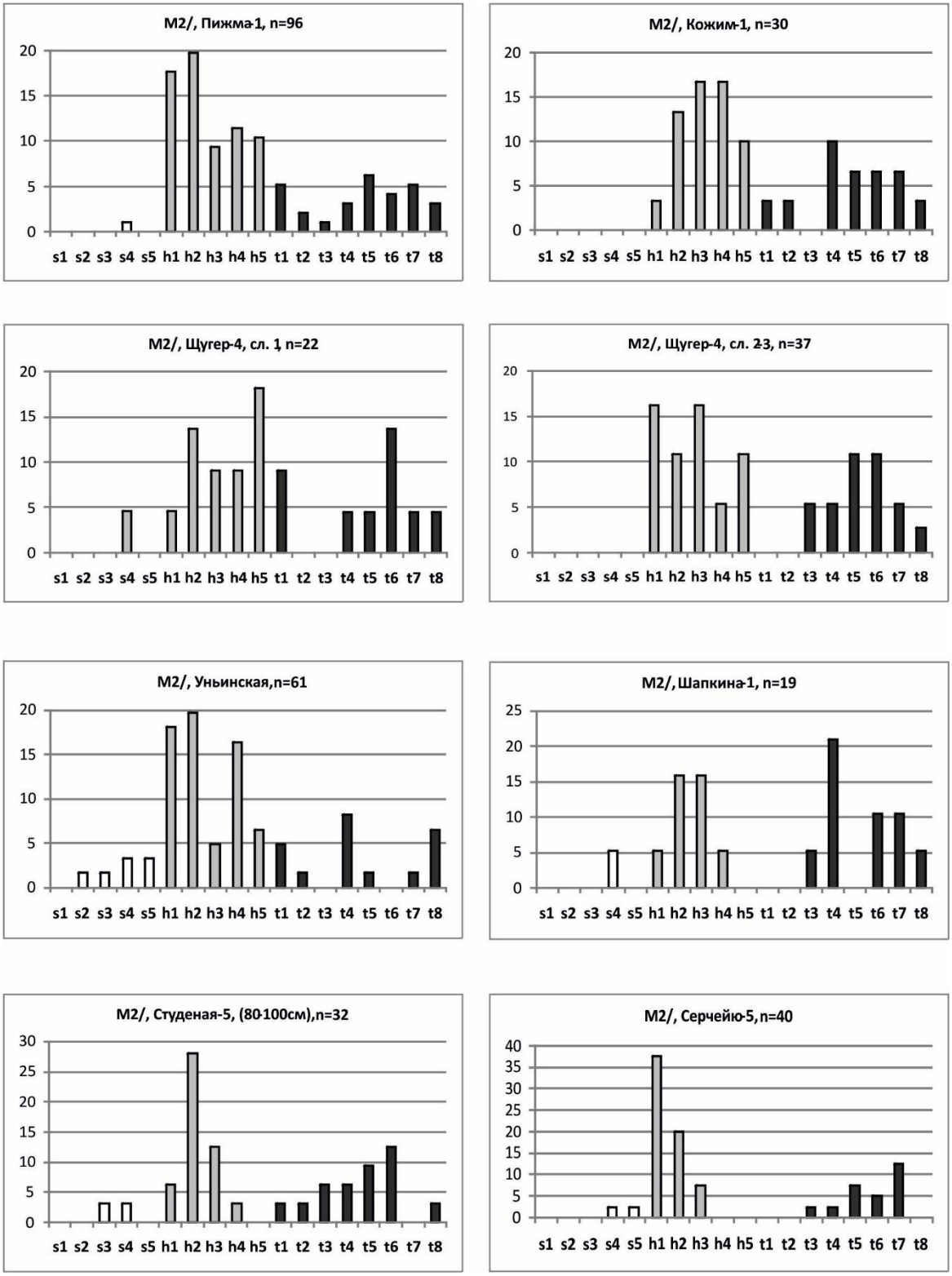
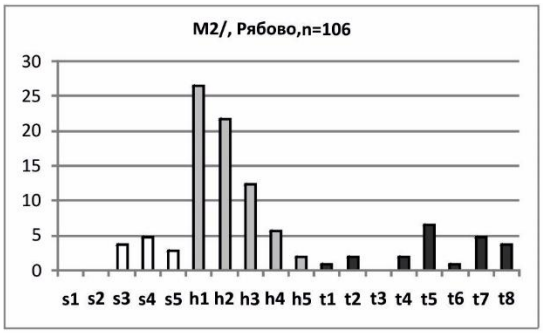
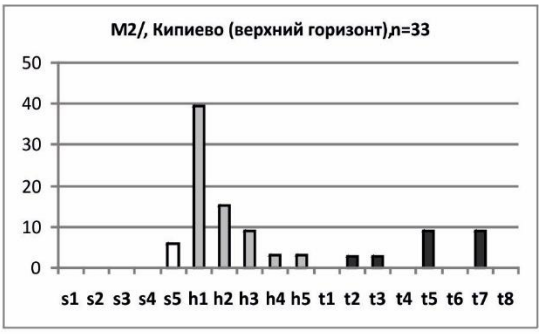
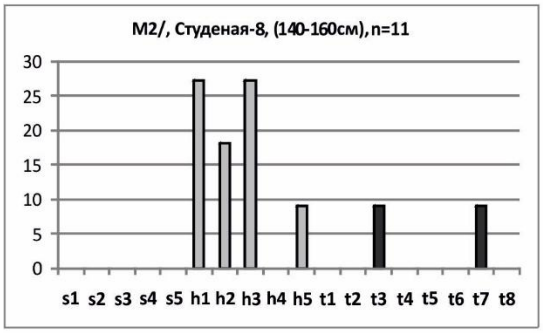
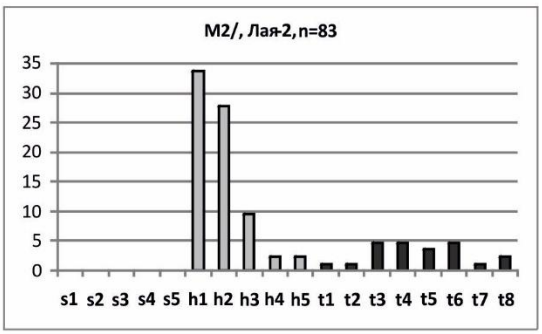


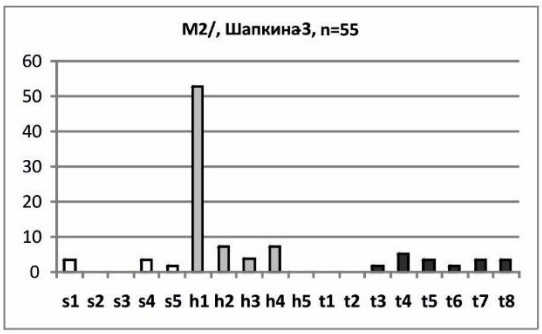
Рисунок 6.26 – Встречаемость классов морфотипов M2 ископаемых копытных леммингов из местонахождений Шапкина-1, Студеная-5 (80–100см), Щугер-4, сл.1 и 2-3, Кожим-1, Пижма-1, Серчейю-5, Уньинской пещеры

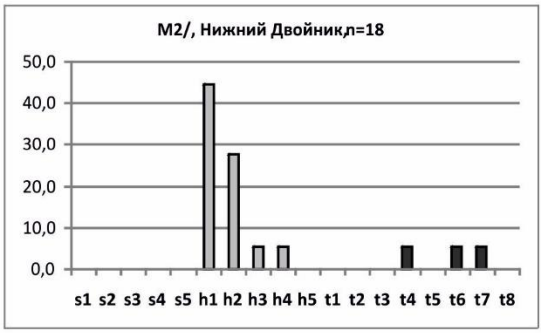


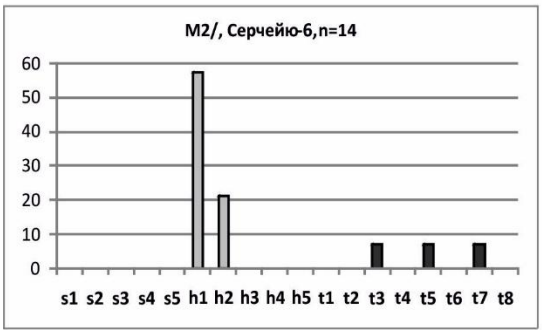












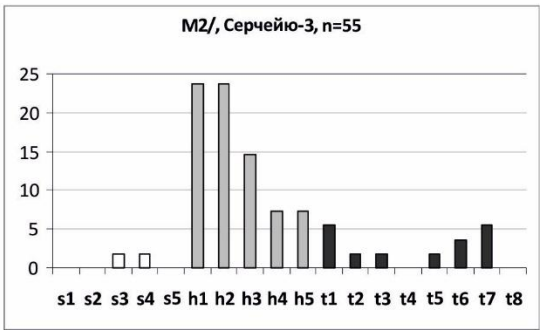


Рисунок 6.27 – Встречаемость классов морфотипов M2 ископаемых копытных леммингов из местонахождений верхний горизонт Кипиево, Лая-2, Серчейю-3, 6, Рябово, Шапкина-3, Студеная-8 (140-160см), Нижний Двойник

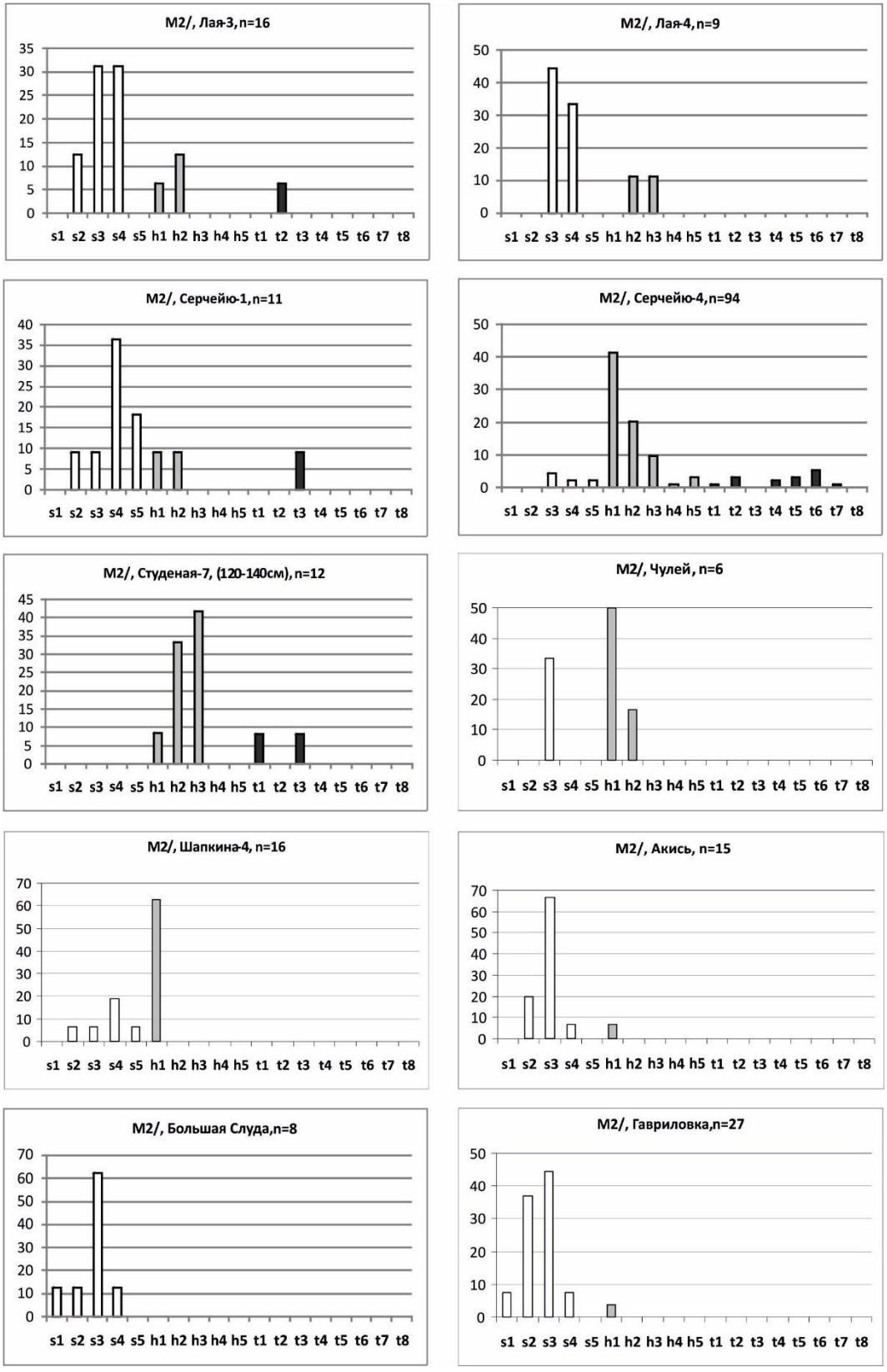


Рисунок 6.28 – Встречаемость классов морфотипов M2 ископаемых копытных леммингов из местонахождений Студеная-7 (120-140см), Серчейю-1, 4, Лая-3, 4, Чулей, Шапкина-4, Гавриловка, Большая Слуда, Акись.

Таблица 6.10 – Встречаемость морфотипов M1 копытных леммингов, выделенных по модифицированной методике

Местонахождение	**N**	***simplicior***	***henseli***	***torguatus***
Пай-Хой, соврем.	59	1.7	–	98.3
Шапкина, соврем.	88	–	6.8	93.2
Адзьва, соврем.	66	–	7.6	92.4
Медвежья, сугл. А	17	–	35.3	64.7
Кожим-1	32	9.4	40.6	50.0
Студеная-1, 0-20см	48	4.2	47.9	47.9
Щугер-4, сл. 2-3	48	2.1	50.0	47.9
Щугер-4, сл. 1	27	3.7	51.9	44.4
Медвежья, сугл. Б	158	1.3	58.9	39.9
Шапкина-1	25	8.0	56.0	36.0
Пижма-1	101	2.0	68.3	29.7
Уньинская	94	8.5	62.8	28.7
Студеная-5, 80-100см	35	–	71.4	28.6
Куръядор	13	15.4	61.5	23.1
Серчейю-6	22	4.5	77.3	18.2
Адзьва-1	18	11.1	72.2	16.7
Рябово	99	9.1	75.8	15.2
Нижний Двойник	33	15.2	69.7	15.2
Серчейю-3	74	28.4	56.8	14.9
Серчейю-4	113	19.5	68.1	12.4
Кипиево-2, верх. гор.	40	17.5	72.5	10.0
Лая-2	105	18.1	75.2	6.7
Серчейю-5	47	21.3	72.3	6.4
Шапкина-3	45	15.6	80.0	4.4
Седью-1	10	–	100.0	–
Чулей	10	70.0	30.0	–
Шапкина-4	10	60.0	40.0	–
Лая-3	27	77.8	22.2	–
Серчейю-1	18	83.3	16.7	–
Лая-4	15	93.3	6.7	–
Большая Слуда	12	91.7	8.3	–
Акись	28	96.4	3.6	–
Гавриловка	34	100.0	–	–

Таблица 6.11 – Встречаемость морфотипов M2 копытных леммингов, выделенных по модифицированной методике

Местонахождение	**N**	***simplicior***	***henseli***	***torguatus***
Адзьва, соврем.	67	–	3.0	97.0
Пай-Хой, соврем.	66	–	6.1	93.9
Медвежья, сугл. А	15	–	6.7	93.3
Шапкина, соврем.	78	2.6	10.3	87.2
Куръядор	8	–	37.5	62.5
Студеная-1, 0-20см	39	2.6	35.9	61.5
Седью-1		–	42.1	57.9
Медвежья, сугл. Б	163	0.6	44.8	54.6
Шапкина-1	19	5.3	42.1	52.6
Студеная-5, 80-100см	32	6.3	50.0	43.8
Щугер-4, сл. 1	22	4.5	54.5	40.9
Щугер-4, сл. 2-3	37	–	59.5	40.5
Кожим-1	30	–	60.0	40.0
Пижма-1	96	1.0	68.8	30.2
Серчейю-5	40	5.0	65.0	30.0
Уньинская	61	9.8	65.6	24.6
Кипиево-2, верх. гор.	33	6.1	69.7	24.2
Лая-2	83	–	75.9	24.1
Серчейю-6	14	–	78.6	21.4
Рябово	106	11.3	67.9	20.8
Серчейю-3	55	3.6	76.4	20.0
Шапкина-3	55	9.1	70.9	20.0
Студеная 8, 140-160см	11	–	81.8	18.2
Адзьва-1	23	4.3	78.3	17.4
Нижний Двойник	18	–	83.3	16.7
Студеная-7, 120-140см	12	–	83.3	16.7
Серчейю-4	94	8.5	75.5	16.0
Серчейю-1	11	72.7	18.2	9.1
Лая-3	16	75.0	18.8	6.3
Чулей	6	33.3	66.7	–
Шапкина-4	16	37.5	62.5	–
Лая-4	9	77.8	22.2	–
Гавриловка	27	96.3	3.7	–
Большая Слуда	8	100.0	–	–
Акись	15	93.3	6.7–	–

Таблица 6.12 – Встречаемость морфотипов M1 копытных леммингов, выделенных по методике В. А. Кочева [1984] и Н. Г. Смирнова с соавторами [1997]

Местонахождение	**N**	***simplicior***	***henseli***	***torguatus***
Пай-Хой, соврем.	59	1.7	5.1	93.2
Адзьва, соврем.	66	–	7.6	92.4
Шапкина, соврем.	88	–	10.2	89.8
Медвежья, сугл. А	17	–	35.3	64.7
Кожим-1	32	9.4	43.8	46.9
Щугер-4, сл. 1	27	3.7	51.9	44.4
Щугер-4, сл. 2-3	48	2.1	54.2	43.8
Студеная-1, 0-20см	48	4.2	54.2	41.7
Медвежья, сугл. Б	158	1.3	65.2	33.5
Шапкина-1	25	8.0	64.0	28.0
Уньинская	94	8.5	63.8	27.7
Пижма-1	101	2.0	72.3	25.7
Студеная-5, 80-100см	35	–	74.3	25.7
Куръядор	13	15.4	61.5	23.1
Серчейю-6	22	4.5	77.3	18.2
Адзьва-1	18	11.1	72.2	16.7
Нижний Двойник	33	15.2	69.7	15.2
Серчейю-3	74	28.4	56.8	14.9
Рябово	99	10.1	76.8	13.1
Серчейю-4	113	19.5	69.0	11.5
Кипиево-2, верх. гориз.	40	17.5	72.5	10.0
Лая-2	105	18.1	75.2	6.7
Серчейю-5	47	21.3	72.3	6.4
Шапкина-3	45	15.6	80.0	4.4
Седью-1	10	–	100.0	–
Шапкина-4	10	60.0	40.0	–
Чулей	10	70.0	30.0	–
Лая-3	27	77.8	22.2	–
Серчейю-1	18	83.3	16.7	–
Лая-4	15	93.3	6.7	–
Большая Слуда	12	91.7	8.3	–
Акись	28	96.4	3.6	–
Гавриловка	34	100.0	–	–

Таблица 6.13 – Встречаемость морфотипов M2 копытных леммингов, выделенных по методике В. А. Кочева [1984] и Н. Г. Смирнова с соавторами [1997]

Местонахождение	**N**	***simplicior***	***henseli***	**torguatus**
Адзьва, соврем.	67	–	4.5	95.5
Пай-Хой, соврем.	66	–	7.6	92.4
Медвежья, сугл. А	15	–	13.3	86.7
Шапкина, соврем.	78	2.6	11.5	85.9
Студеная-1, 0-20см	39	2.6	41.0	56.4
Седью-1	19	–	52.6	47.4
Шапкина-1	19	5.3	47.4	47.4
Медвежья, сугл. Б	163	0.6	52.1	47.2
Студеная-5, 80-100см	32	6.3	50.0	43.8
Щугер-4, сл. 2-3	37	–	62.2	37.8
Куръядор	8	–	62.5	37.5
Кожим-1	30	–	63.3	36.7
Щугер-4, сл. 1	22	4.5	59.1	36.4
Серчейю-5	40	5.0	67.5	27.5
Пижма-1	96	1.0	71.9	27.1
Кипиево-2, верх. гор.	33	6.1	69.7	24.2
Серчейю-6	14	–	78.6	21.4
Лая-2	83	–	79.5	20.5
Серчейю-3	55	3.6	76.4	20.0
Уньинская	61	9.8	70.5	19.7
Рябово	106	11.3	69.8	18.9
Студеная-8, 140-160см	11	–	81.8	18.2
Студеная-7, 120-140см	12	–	83.3	16.7
Нижний Двойник	18	–	83.3	16.7
Шапкина-3	55	9.1	74.5	16.4
Серчейю-4	94	8.5	75.5	16.0
Адзьва-1	23	4.3	82.6	13.0
Серчейю-1	11	72.7	18.2	9.1
Лая-3	16	75.0	18.8	6.3
Чулей	6	33.3	66.7	–
Шапкина-4	16	37.5	62.5	–
Лая-4	9	77.8	22.2	–
Гавриловка	27	96.3	3.7	–
Большая Слуда	8	100.0	–	–
Акись	15	93.3	6.7	–

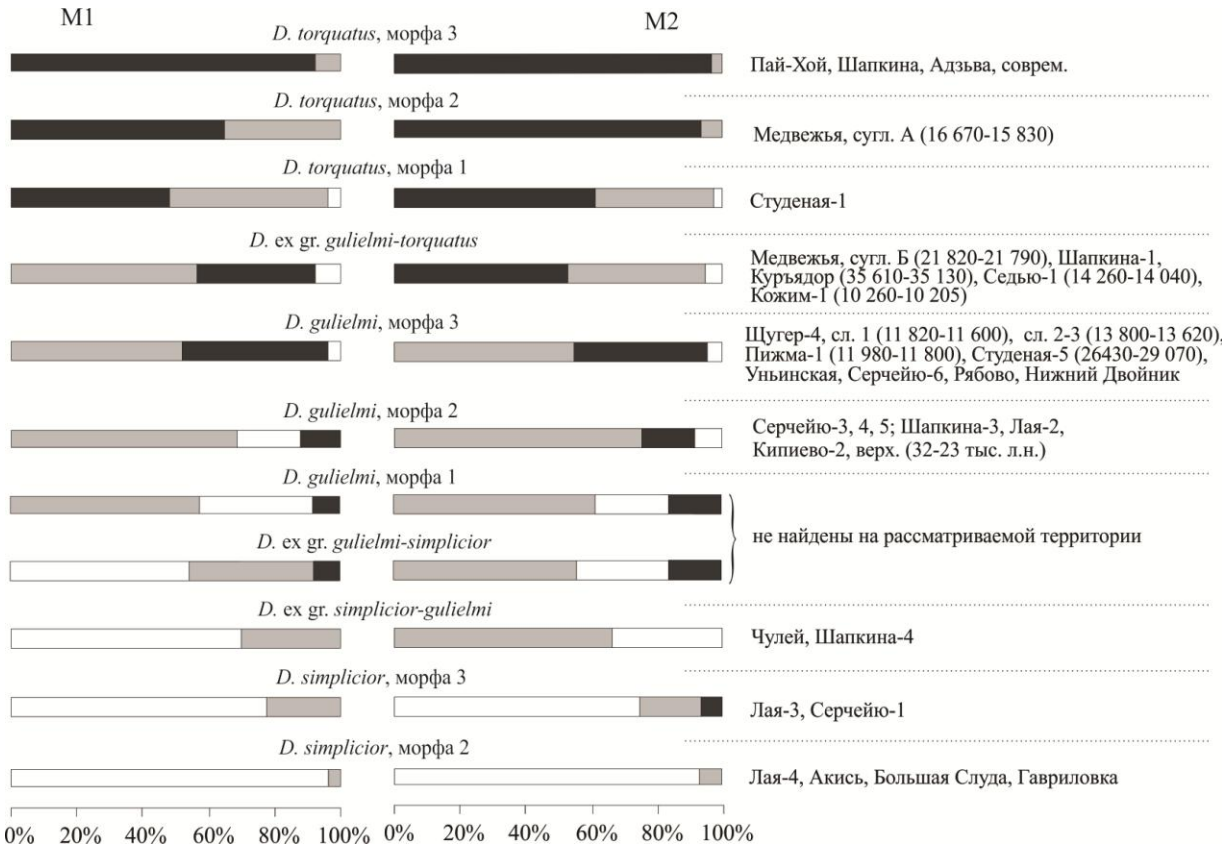


Рисунок 6.29 – Стадии развития зубной системы *Dicrostonyx*, определяемые по соотношению морфотипов M1 и M2 [Смирнов и др., 1997], и местонахождения, в которых были найдены остатки животных соответствующего эволюционного уровня. Три морфы выделяются внутри каждого из трёх хроновидов (*D. simplicior*, *D. gulielmi*, и *D. torquatus*), а также промежуточные формы неопределённого таксономического статуса. Морфотип simplicior показан белым, henseli – серым, torquatus чёрным цветом. Интервал калиброванных радиоуглеродных датировок приводится для некоторых местонахождений. Для верхнего горизонта Кипиево указан предполагаемый временной диапазон по палеогенетическим данным [Palkopoulou et al., 2016].

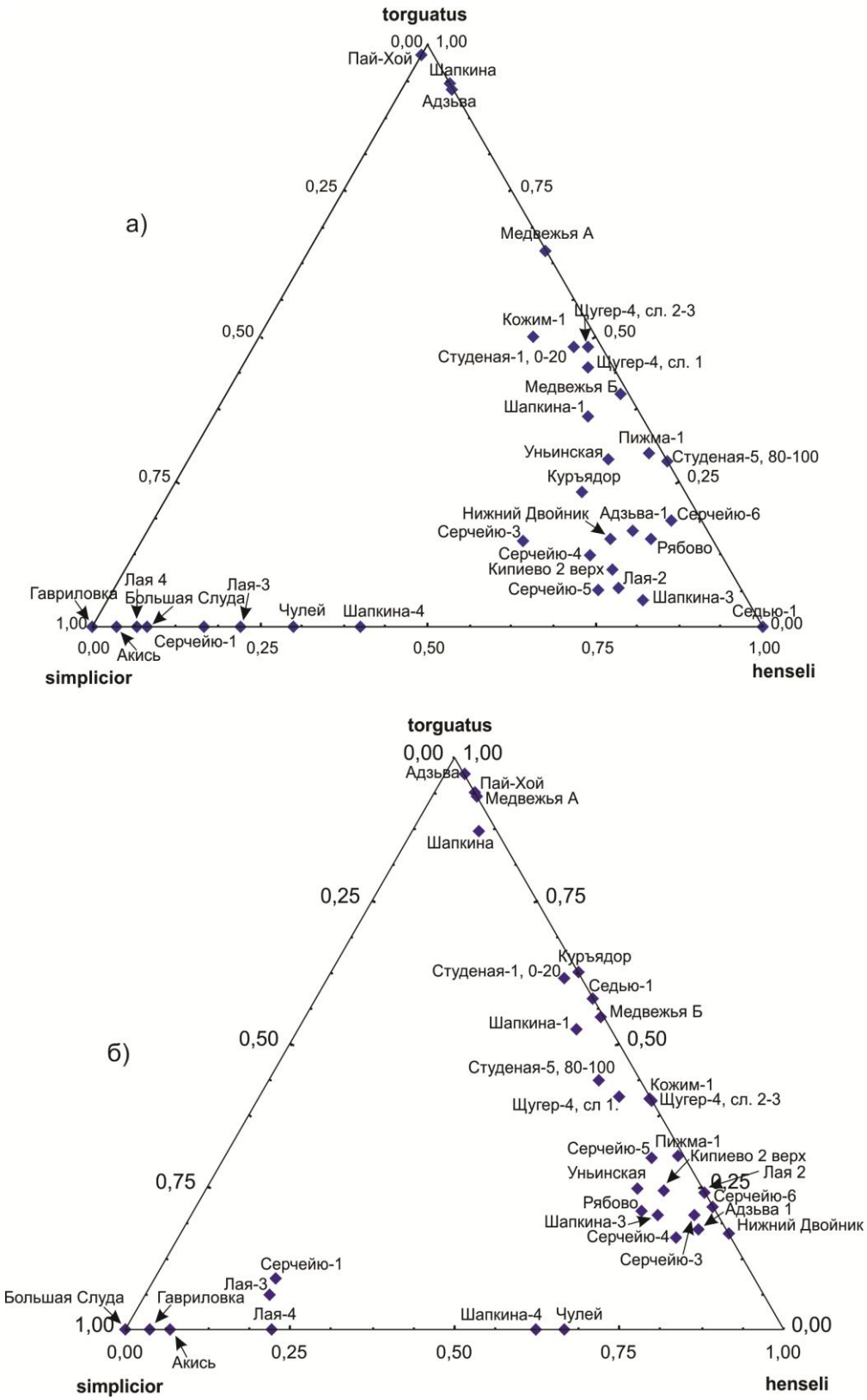


Рисунок 6.30 – Диаграммы распределения выборок *Dicrostonyx* по морфотипам первого (а) и второго (б) верхних коренных зубов. Значения осей в долях единицы. Морфотипы выделялись по модифицированной методике.

Эта особенность данных существенно влияет на надежность результатов работы (например, значений фенетических дистанций между выборками) и, по-видимому, малыми объемами выборок объясняются нетипичный облик остатков из таких местонахождений, как бурый суглинок А Медвежьей пещеры и Седью-1, а также, возможно, и других выборок, использованных в работе.

Результаты статистической обработки

Совместно с д.б.н А. Ю. Пузаченко (ИГ РАН, г. Москва) для анализа выборок по множественным переменным, которыми являются классы морфотипов, применялись методы многомерной статистики, которые позволяют проводить редукцию числа переменных до двух-трех «макропеременных». Эти макропеременные представляются в виде факторов, которые определяют распределение выборок в многомерном пространстве (Глава 4 «Методы исследований»). Матрицы дистанций между выборками (mean measure of divergence, MMD) приводятся в Приложении Таблицы 1 и 2.

Трехмерная модель неметрического многомерного шкалирования (МШ, NMDS – non-metric multidimensional scaling) для морфотипов обоих зубов описывает от 8% до 85% варьирования встречаемости морф (Таблица 6.14). Первая (основная) ось модели линейно, а вторая нелинейно (почти параболически) коррелируют с оценкой возраста местонахождений (Рисунок 6.31). Как можно видеть из данных, представленных в Таблице 6.14 и на Рисунке 6.31 модель МШ, с одной стороны, воспроизводит основные закономерности варьирования частот морфотипов и, с другой стороны, с учетом корреляции осей E1, E2 с возрастом местонахождений, отражает изменения этих частот во времени. Например, основной эволюционный тренд, описываемый осью E1, коррелирует с уменьшением частот морф s1–5 и с увеличением частот морф h4–5, t1–8. Вторая ось (E2) описывает нелинейное варьирование частот морф h1, h2 и t5–t7 среди M1 и h1, h2, t6, t7 у M2.

Ось E3 демонстрирует только нелинейную корреляцию с частотами морф h1–h3 на M2. На трехмерной диаграмме (Рисунок 6.32) в пространстве трех осей E1– E3, можно видеть расположение местонахождений, которые объединяются в четыре группы.

Используя оси E1, E2 построили дендрограмму по методу ближайшего соседа (NJ), иллюстрирующую относительную схожесть выборок по составу морфотипов (Рисунок 6.33). Дендрограмма показывает постепенное, в основном, накопление различий в морфологии моляров на протяжении 240 тыс. лет. Относительно обособлена только

группа местонахождений с возрастом более 180 тыс. лет. Однако эта обособленность, вероятно, является следствием отсутствия в данной работе местонахождений с возрастом от 90 до 180 тыс. лет. Выборка из суглинка А Медвежьей пещеры помещена между современными и позднеледниковыми выборками.

Таблица 6.14 – Коэффициенты корреляции Спирмена для переменных модели МШ (оси E1, E2, E3) для нетрансформированных частот морфотипических классов M1 и M2, а также доля (%) дисперсии частот, определенная линейной комбинацией осей МШ

Морфотип. класс	E1	E2	E3	%	Морфотип. класс	E1	E2	E3	%
M1					M2				
s1	-0.46	-0.20	0.33	37.2	s1	-0.39	-0.12	0.18	34.3
s2	-0.41	0.06	0.20	52.6	s2	-0.62	-0.20	0.09	68.3
s3	-0.86	0.06	0.13	86.3	s3	-0.69	-0.12	0.00	85.2
s4	-0.78	0.32	0.00	54.9	s4	-0.57	-0.06	-0.23	57.6
s5	-0.57	0.37	-0.13	37.5	s5	-0.25	0.53	0.02	13.2
h1	-0.24	0.93	0.06	79.7	h1	-0.23	0.92	0.35	80.9
h2	0.28	0.60	-0.25	57.2	h2	0.15	0.59	-0.37	60.4
h3	0.28	0.40	-0.22	27.1	h3	0.28	0.06	-0.44	31.7
h4	0.44	0.16	-0.29	20.9	h4	0.37	0.17	-0.22	15.4
h5	0.59	0.04	-0.32	31.1	h5	0.21	0.09	-0.16	8.4
t1	0.67	-0.35	-0.26	26.7	t1	0.49	-0.16	-0.29	21.5
t2	0.61	-0.41	-0.19	55.4	t2	0.41	-0.19	-0.15	8.4
t3	0.61	-0.17	-0.02	37.6	t3	0.37	0.03	-0.22	17.1
t4	0.80	-0.41	-0.09	68.6	t4	0.68	-0.21	-0.20	35.4
t5	0.75	-0.27	0.22	78.9	t5	0.66	-0.03	0.25	45.8
t6	0.71	-0.30	0.09	65.7	t6	0.82	-0.39	-0.20	80.1
t7	0.66	-0.44	0.12	69.0	t7	0.66	0.03	0.08	53.1
t8	0.60	-0.36	0.12	56.0	t8	0.73	-0.34	-0.12	65.5

Стадии эволюции M1 и M2

Анализируя динамику морфотипических признаков копытных леммингов региона, следует иметь в виду резкие различия между выборками по количеству материала. Некоторые выборки представлены одним или полутора десятком моляров на каждый зуб, в то время как другие насчитывают серии в сотню измерений. Эта особенность данных существенно влияет на надежность результатов работы (например, значений средней меры дистанции между выборками – mean measure of divergence, MMD) и, по-видимому, малыми объемами выборок объясняются нетипичный облик остатков из таких местонахождений, как бурый суглинок А Медвежьей пещеры и Седью-1, а также, возможно, и других выборок, использованных в работе.

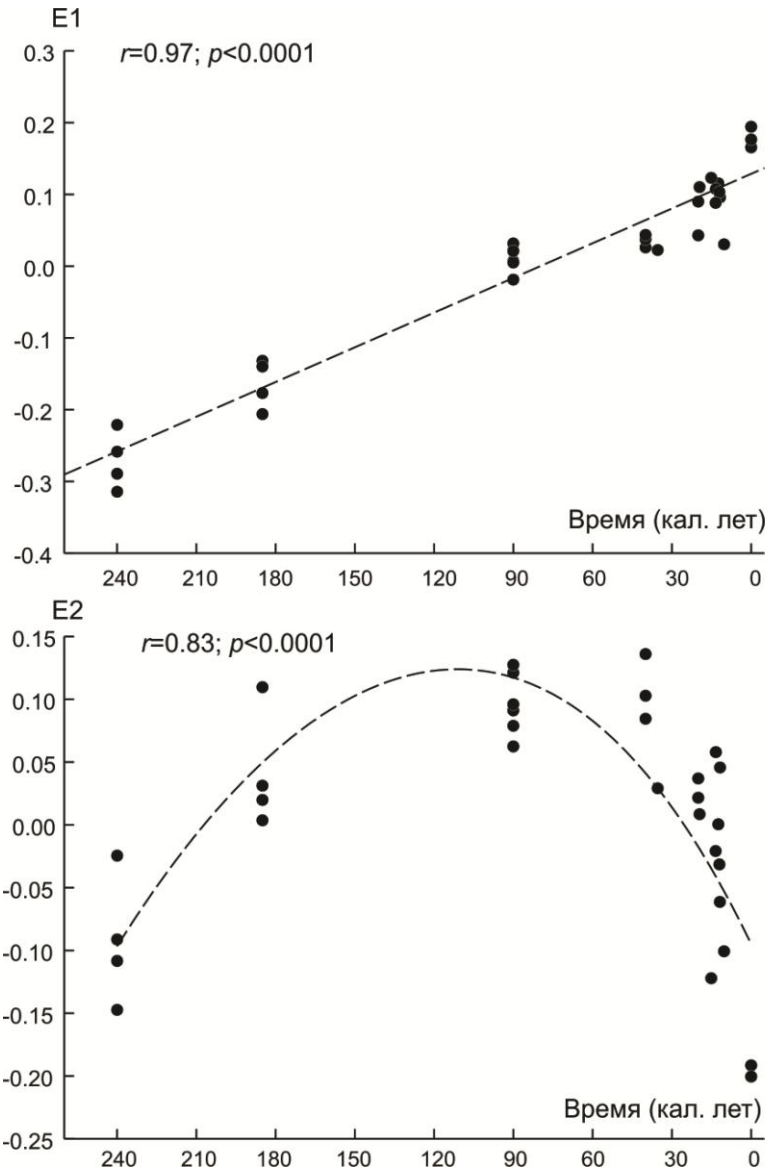


Рисунок 6.31 – Корреляция осей МШ (E1, E2) с возрастом местонахождений; *r* – коэффициент корреляции.

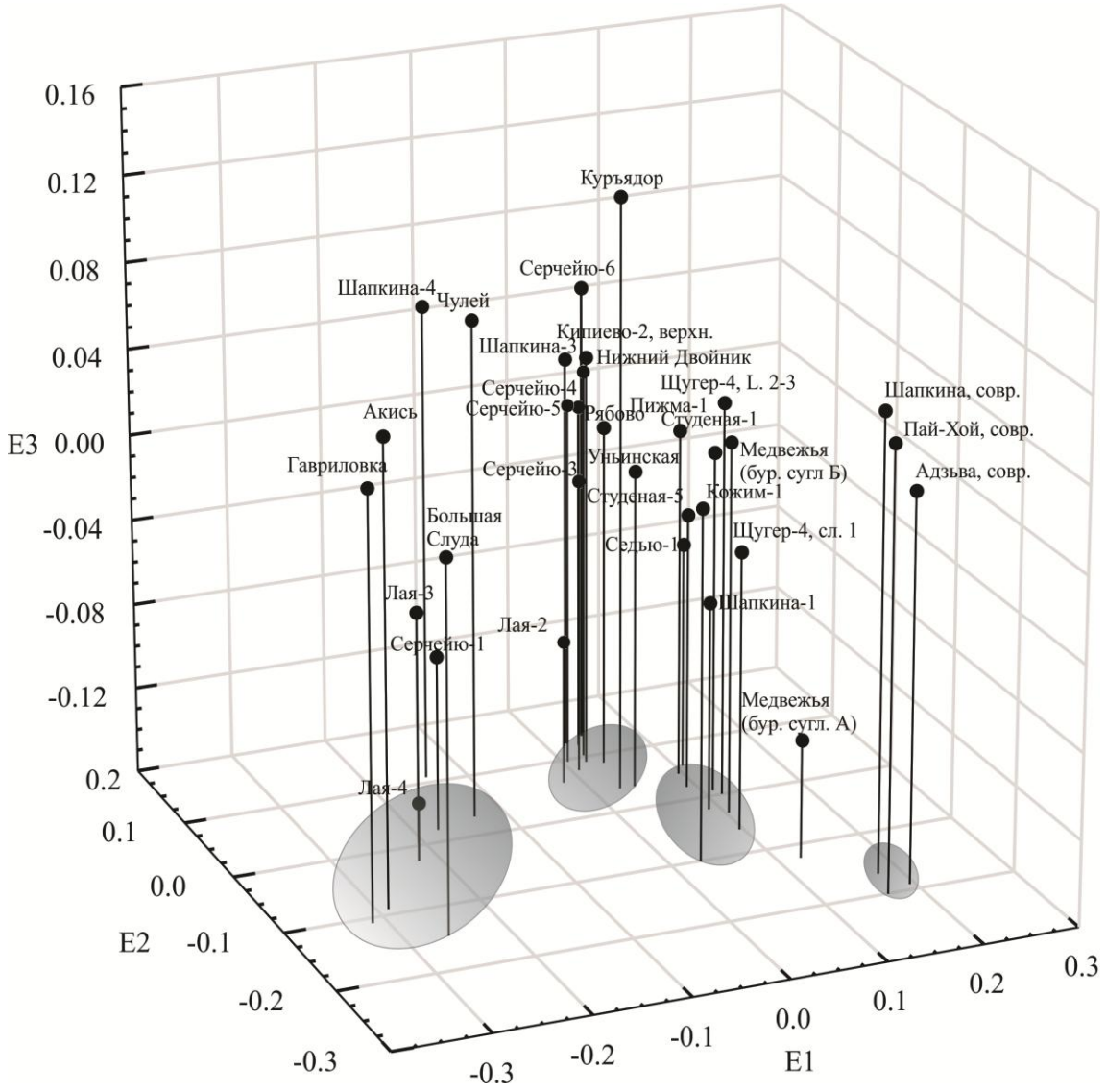


Рисунок 6.32 – Относительное положение местонахождений в пространстве осей МШ (E1, E2, E3), коррелирующих с возрастом местонахождений

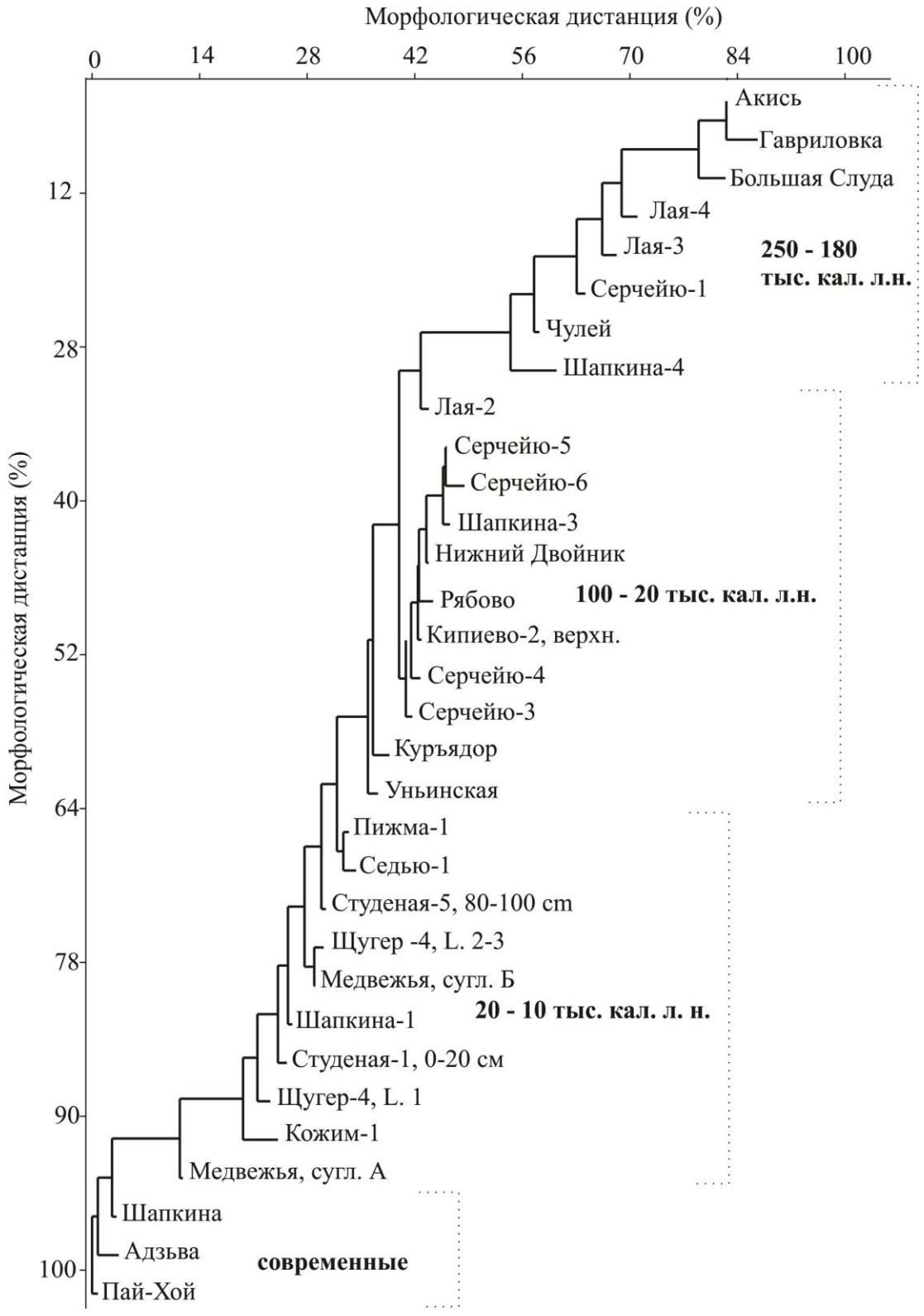


Рисунок 6.33 – Дендрограмма (метод ближайшего соседа, NJ) местонахождений копытных леммингов, построенная по данным МШ (оси E1, E2)

Все выборки копытных леммингов можно разделить на несколько относительно компактных дискретных групп по соотношению морфотипов. Эти группы представляют собой не морфы, не дробные стадии развития зубной системы в понимании Н. Г. Смирнова с соавторами [1997], а более крупные этапы эволюции зубов. Некоторые из этих этапов включают несколько стадий развития и представлены не одной, а рядом схожих морф. Наиболее наглядно эти группировки можно видеть на Рисунках 6.30 и 6.33.

Наиболее архаичное строение наблюдается у коренных зубов из местонахождений Акись, Гавриловка, Большая Слуда и Лая-4, характеризующих первый этап эволюции коренных зубов, представленный морфой 2 *D. simplicior*. Содержание моляров морфотипа simplicior в этих местонахождениях составляет не менее 77.8%, встречается также морфотип henseli. Распределение морфотипических классов внутри simplicior для местонахождений первого и второго этапов практически не отличается. В обоих случаях преобладает класс s3, за исключением Гавриловки, где среди M2 много также зубов с морфологией класса s2 (Таблицы 6.8, 6.9). Основным отличием двух этапов развития является большая доля моляров морфы henseli среди местонахождений второго этапа.

Несколько менее примитивный облик имеют коренные зубы из местонахождений Лая-3 и Серчейю-1, которые представлены морфами 3 *D. simplicior*. Эти данные маркируют второй этап развития зубной системы копытных леммингов в регионе. Здесь материала также немного (от 11 до 18 экземпляров в Серчейю-1), лишь в Лая-3 чуть больше – 27 M1 и 16 M2. Среди M1 и M2 преобладают зубы морфотипа simplicior, на втором месте henseli, присутствует морфотип torquatus.

Следующий, более продвинутый (третий) этап развития зубной системы копытных леммингов региона представлен переходной формой *D.* ex gr. *simplicior-gulielmi,* найденной в местонахождениях Чулей и Шапкина-4. Количество зубов в этих местонахождениях крайне мало (от 6 до 15), поэтому выборки нельзя считать достаточно репрезентативными. Принимая во внимание данный факт, следует все же отметить, что лемминги этого этапа заметно отличаются от более продвинутых повышенной долей зубов морфотипа simplicior, а от более архичных – существенным участием морфотипа henseli. Отсутствие моляров морфотипа torquatus связано, скорее всего, с малым количеством материала.

Между третьим и четвертым этапами развития зубной системы наблюдается большой разрыв в морфологическом уровне моляров, так как промежуточные стадии развития зубной системы – *D. gulielmi* морфа 1 и *D.* ex gr. *gulielmi-simplicior* не обнаружены на исследуемой территории.

Немного более древние комплексы остатков можно объединить в третью группу, для которой характерны моляры с морфологией 2 и 3 морф *D. gulielmi* (Серчейю-3, 4, 5, 6, Шакина-3, Рябово, Нижний Двойник, Кипиево-2 верх, Лая-2). В этих выборках преобладают зубы морфотипа henseli, а на втором месте в типичном случае среди M1/ располагается морфотип simplicior. Комплексы, формально относящиеся к третьей морфе *D. gulielmi*, были включены в данную совокупность на основании присутствия в них значительной доли зубов морфотипа simplicior. Например, лемминги из местонахождения Рябово относятся к стадии *D. gulielmi*, морфа 3, которая включает также и остатки из Пижмы-1, датируемые плейстоцен-голоценовым рубежом. Следует отметить, что ископаемый комплекс Рябово, возможно, более архаичный, так как в нем найдено значительное количество зубов морфотипа simplicior. Их доля относительно невелика, но в несколько раз превышает количество таких зубов у поздних представителей данной стадии (Щугер-4, Пижма- 1).

Четвертая многочисленная совокупность представлена материалами поздневалдайских (полярных) местонахождений, для которой характерна относительно высокая изменчивость морфотипических показателей входящих в нее выборок. На треугольных и факторной диаграммах эти местонахождения образуют группу, растянутую по осям henseli (Рисунок 6.30) и E2, E3 (Рисунок 6.32). Большая часть этих местонахождений датирована по ^{14}C, поэтому их поздневалдайский и раннеголоценовый возраст (в широком смысле, примерно от 20 до 9 тыс. лет назад) не вызывает сомнений. Надо отметить, что в этом относительно узком интервале времени представлены существенно разные стадии развития – от морфы 1 *D. torquatus* до морфы 3 *D. gulielmi*. Для большинства выборок среди обоих моляров характерно преобладание зубов морфотипа henseli, на втором месте torquatus. Примечательно, что материалы данной работы не демонстрируют явного преобладания более продвинутых моляров в молодых местонахождениях по сравнению с более древними. Наоборот, более древние комплексы имеют немного более продвинутую морфологию. Например, моляры из Пижмы-1 с возрастом 10180 л.н. имеют более архаичное строение, чем зубы из

горизонта бурого суглинка Б Медвежьей пещеры, которые старше их почти на 8000 лет. Это говорит о том, что морфотипическая изменчивость, по крайней мере, на данном этапе эволюции зубной системы, очень велика, и имеет, по-видимому, мозаичный характер, т.к. даже в пределах одного, хоть и довольно крупного региона наблюдается относительно высокое разнообразие морфотипов в близких по возрасту выборках. С чем связан такой феномен, пока остается неясным. В качестве вероятных причин можно предположить наличие рефугиумов, где долгое время обитали лемминги с относительно простым строением зубов, что, в свою очередь, может быть связано, например, с пока неизвестными палеогеографическими особенностями региона, например, с природной зональностью субмеридионального типа из-за влияния скандинавского ледника или другими факторами. Несколько выборок (Седью-1, Медвежья А, Куръядор) выбиваются из общей закономерности, что объясняется, по-видимому, их малыми размерами. Так, присутствие моляров только одной морфы (henseli) среди M1 из Седью-1 явно связано с малым количеством материала. Моляры из Кожим-1 отнесены к морфе *D.* ex gr. *gulielmi-torquatus*, поскольку, среди обоих зубов доминирует морфа henseli, хотя среди M1 преобладает с минимальным перевесом морфотип torquatus.

В пятую (условно) группу входят современные выборки, характеризующиеся резким преобладанием зубов морфотипа torquatus и представленные морфой 3 *D. torquatus*.

Обсуждение результатов морфологического исследования остатков копытных леммингов

Постепенное усложнение жевательной поверхности коренных зубов копытных леммингов в течение плейстоцена, выявленное для разных регионов северной Евразии многими исследователями, и показанное, в том числе, в данной работе на материалах северо-востока Европы, являет собой одну из немногих четких эволюционных закономерностей биоты, которые можно использовать в биостратиграфии квартера. Сравнительно узкий выбор методов относительной хронологии четвертичной системы подталкивает к соблазну прямолинейного использования данного тренда для целей биостратиграфии [Смирнов и др., 1986; Смирнов, Федоров, 2003]. Основные препятствия для датирования вмещающей породы по уровню развития зубной системы копытных леммингов, главным из которых является значительный размах морфотипической изменчивости зубов современных представителей рода, были

детально рассмотрены в работах Н. Г. Смирнова [Смирнов и др., 1986, 1997; Смирнов, Федоров, 2003]. Было установлено, что M1 и M2 усложняются в Евразии с запада на восток – исчезает морфотип simplicior, а доля henseli становится крайне малой. Выделяется два района: к западу от Колымы обитают лемминги с простыми зубами, а к востоку – со сложными. В Америке обитает *D. hudsonius*, у которого все M1 и M2 имеют морфологию *D. simplicior*. Самый главный результат исследований Н. Г. Смирнова [Смирнов и др., 1986, 1997; Смирнов, Федоров, 2003] в этом направлении заключается в том, что было выявлено отсутствие прямого соответствия между морфологическим и генетическим сходством современных популяций копытных леммингов, при этом морфологическое сходство, как предполагается, является примером параллельного, независимого конвергентного развития. Высокие скорости эволюции зубной системы копытных леммингов Голарктики имели место в областях, как с динамичной, так и с консервативной природной средой. Очень важным для палеонтологов следует считать вывод о том, что разные виды *Dicrostonyx* могут иметь одинаковые зубные системы; и наоборот, внутри даже одного подвида строение зубов может сильно различаться. Таким образом, вышеперечисленные соображения необходимо иметь в виду при обсуждении результатов исследований ископаемых материалов.

Кроме того, в этих публикациях приводится целый ряд замечательных научных результатов, заслуживающих упоминания в данной работе. Так, надстройки на M1 и M2 рассматриваются как компенсация усложнения m1. Преобразование верхних зубов происходило не плавно, не постепенно, а путем смены модальных классов (=морфотипов), при этом очень редко наблюдались зубы с переходными морфотипическими вариантами. Перекрываются два распределения: в области 0–20° и 65–90°, соответствующие двум морфотипам henseli и torquatus. На материалах данной работы проявляется такая же закономерность (дискретность морфотипов).

Упомянутые исследования показали связь изменчивости разных зубов, но природа этой связи не функциональная, а морфогенетическая. Анализ морфологии зубной системы леммингов, разводимых в виварных колониях, выявил параллельное уменьшение и упрощение зубов в череде поколений, но причина этих двух процессов, как и природа связи между ними осталась непонятной.

В первую очередь необходимо провести сравнение оригинальных результатов с выводами предшественников [Гуслицер, 1981; Лосева и др., 1991; Кочев, 1993;

Андреичева, 2002 и др.] и с оригинальной концепцией развития зубной системы копытных леммингов Н. Г. Смирнова [1999; Смирнов и др., 1997], взятой за основу в данной работе. Результаты такого сравнения в обобщенной форме показаны в Таблице 6.15. Сопоставление стадий развития зубной системы и выборок отдельных местонахождений со стратиграфическими подразделениями плейстоцена сильно затруднено отсутствием надежного хронологического и/или хронометрического эталона, функции которого для среднего и позднего валдая выполняют радиоуглеродные датировки. Для установления относительного возраста местонахождений необходимо сопоставить независимо друг от друга все имеющиеся стратиграфические данные. Представляется важным не определять относительный возраст геологических тел по уровню развития зубной системы с использованием особого индекса – показателя эволюционного уровня (ПЭУ), предложенного В. А. Кочевым [1984], а учитывать морфологию зубной системы наряду с другими стратиграфическими критериями, придавая всем им равное значение.

Позднепечорский возраст леммингов из местонахождений Акись на р. Печоре и Гавриловки, Большой Слуды на р. Вычегде не вызывает сомнений, т.к. он подтвержден положением костеносных слоев в разрезе и данными литологического изучения морен [Андреичева, 1992, 2002]. Лемминги из этих местонахождений по строению зубной системы относятся к самой “примитивной” морфе 2 *D. simplicior*.

Исходя из того, что у леммингов из Лая-4 выше доля зубов морфотипа henseli, чем в Акиси, Большой Слуде и Гавриловке, Б. И. Гуслицер полагал, что осадки костеносного слоя сформировались предположительно в один из холодных интервалов родионовского межледниковья [Гуслицер, 1981]. На основании более высокой доли зубов морфотипа henseli, по сравнению с материалами из местонахождений Акиси, Большой Слуды и Гавриловки Н. Г. Смирновым [1999] лемминги из Лаи-4 датированы ранневычегодским временем.

По отсутствию моляров морфотипа torquatus среди обоих зубов комплекс из этого местонахождения относится к стадии *D. simplicior* морфа 2, как и лемминги из Акиси, Большой Слуды и Гавриловки. Комплекс из Лаи-4 отличается от них только более высокой (22.2 против 6.7%) долей морфотипа henseli среди M2, поэтому более вероятен позднепечорский или родионовский возраст этого ориктоценоза.

В родионовское время реконструированы климатические условия с двумя оптимумами и тремя эпизодами немного холоднее современных [Дурягина, Коноваленко, 1993], в течение которых и могли накопиться костеносные отложения.

В местонахождениях Серчейю-1 и Лаи-3 моляры копытных леммингов морфологически уже более продвинуты (морфа 3 *D. simplicior*). В местонахождении Серчейю-1 костеносный слой залегает под вычегодской мореной. В местонахождении Лая-3 комплекс костных остатков залегает между двумя моренами, интерпретируемыми Б. И. Гуслицером [1981] как вычегодская (сверху) и печорская (внизу).

По морфологии лемминги (морфа 3 *D. simplicior*) в местонахождениях Серчейю-1 и Лая-3 датируются родионовским временем, что не противоречит геологической ситуации: положению слоев в разрезе и литологии морен.

Однако, залегание костеносных отложений в этих разрезах различно. Комплекс остатков леммингов в местонахождении Лая-3 извлечен из слоя, лежащего практически на печорской морене, тогда как костеносные отложения в Серчейю-1 находятся непосредственно под вычегодской мореной.

Верхние моляры копытных леммингов из местонахождений Шапкина-4, Чулей и Кипиево имеют еще более сложную морфологию, заметно отличающую их от комплексов Серчейю-1 и Лаи-3. Эти моляры относятся к переходной форме *D.* ex gr. *simplicior-gulielmi*, которая в отличие от более архаичных стадий содержит существенную долю моляров морфотипа henseli. Количество зубов в этих местонахождениях крайне мало (от 6 до 15), поэтому выборки нельзя считать достаточно репрезентативными. Отсутствие моляров морфотипа torquatus связано, вероятно, с малым количеством материала. В отрыве от геологических материалов можно говорить о поздневычегодском возрасте этих ориктоценозов, как считает Н. Г. Смирнов [1999], только на основании высокой доли зубов морфотипа henseli в сравнении с остальными средненеоплейстоценовыми местонахождениями.

Таблица 6.15 – Относительный возраст местонахождений ископаемых остатков копытных леммингов на северо-востоке Европы по данным разных авторов.

Местонахождения	Стадии развития зубной системы	Б. И. Гуслицер [1981], Э. И. Лосева и др. [1991), В. А. Кочев 1993], Л. Н. Андреичева [1992, 2002, 2007]	Н. Г. Смирнов [1996, 1999, Смирнов и др., 1997]	Настоящая работа	Радиоуглеродная датировка	МИС	Примерный абсолютный возраст границ и интервалов (тыс. лет)
Кожим-1	*D.* ex gr. *gulielmi-torquatus*	–	–	ранний голоцен	9090	1	
Студеная-1, 0-20см	*D. torquatus* морфа 1	бызовской		ранний голоцен – позднеледниковье	–		
Медвежья, сугл. А	*D. torquatus* морфа 2		позднеледниковье	позднеледниковье	13260	2	≤20 тыс.
Седью-1	*D.* ex gr. *gulielmi-torquatus*	–	–		12310		
Шапкина-1		полярный					
Щугер-4, сл. 1	*D. gulielmi* морфа 3	–			10090		
Щугер-4, сл. 2-3					11850		
Пижма-1			позднеледниковье		10180		
Уньинская			–	позднеледниковье– последний ледниковый максимум?	–		
Студеная-5, 80-100см		бызовской		последний ледниковый максимум	22470 – 24790		
Медвежья, сугл. Б	*D.* ex gr. *gulielmi-torquatus*		последний ледниковый максимум		17980		
Куръядор			–	последний ледниковый максимум – конец бызовского времени?	31080		20

Продолжение таблицы 6.15

Серчейю-6	*D. gulielmi* морфа 3	лайский		полярный–бызовской		2-3?	10–20 (30)
Рябово							
Нижний Двойник		поздневычегодский					
Кипиево-2, верх. гор.	*D. gulielmi* морфа 2	поздневычегодский или лайский	бызовской – лайский	бызовской		3	32–23
Лая-2		лайский		лайско-бызовской		5d-a–4	110–60
Серчейю-3						3-4 (5?)	70?–30
Шапкина-3			полярный				
Серчейю-5			–				
Серчейю-4		поздневычегодский или лайский				5d-a–4	110–60
Шапкина-4	*D.* ex gr. *simplicior-gulielmi*	ранневычегодский	пред- или послесулинское время	ранневычегодский		6	190–160?
Чулей			–				
Лая-3	*D. simplicior* морфа 3		ранневычегодский	родионовский		7	240–190
Серчейю-1							
Лая-4	*D. simplicior* морфа 2	шкловский (родионовский, горкинский)		позднепечорский		8	больше 240
Большая Слуда		позднепечорский	позднепечорский				
Акись							
Гавриловка							

Однако палеонтологические возрастные оценки в местонахождении Шапкина-4 не подтверждаются геологическими данными, поскольку костеносные слои залегают под вычегодской мореной с характерными литологическими признаками [Андреичева, 2007].

Остатки позднемосковских леммингов, по-видимому, пока не найдены на изучаемой территории. Вероятно, в этом временном интервале обитали лемминги, для которых типичными были моляры стадий *D. gulielmi* морфа 1 и *D.* ex gr. *gulielmi-simplicior*, выпавшие из ископаемой летописи морфологической эволюции зубов копытных леммингов региона (между третьим и четвертым этапами развития зубной системы).

Копытные лемминги из местонахождений Серчейю-3, Серчейю-4, 5, 6, Шапкина-3, верхнего горизонта Кипиево, Лая-2, Рябово и Нижний Двойник имеют очень близкую морфологию. Моляры копытных леммингов из местонахождений Рябово, Нижний Двойник и Серчейю-6 относятся к морфе 3 *D. gulielmi*, а остатки из Серчейю-3, 4, 5, Шапкина-3, верхнего горизонта Кипиево и Лаи-2 – к более архаичной морфе 2 этого вида (Рисунок 6.29).

Учитывая различия в морфологии остатков копытных леммингов, местонахождения этих двух групп, скорее всего, не вполне синхронны, а сформировались в разные эпизоды среднего и раннего валдая. Основываясь только на морфологии моляров, можно было бы местонахождения с остатками леммингов морфы 2 *D. gulielmi* отнести к раннему похолоданию раннего валдая (100–80 тыс. лет назад), а местонахождения с морфой 3 – к позднему похолоданию или бызовскому интервалу (примерно 70–30 тыс. лет назад). Принимая во внимание сложную динамику этого отрезка и его продолжительность примерно в 70 тыс. лет, такое предположение выглядит вероятным. Однако, недавно были опубликованы результаты палеогенетического изучения (цитохром *b* мтДНК) моляров леммингов морфы 2 *D. gulielmi* из верхнего горизонта Кипиево [Palkopoulou et al., 2016]. Согласно этим данным, лемминги из верхнего горизонта Кипиево принадлежат хронологически дискретной генетической линии EA3, носители которой существовали в интервале с 32 до 23 тыс. календарных лет. Учитывая палеогенетические данные, можно утверждать, что лемминги морфы 2 *D. gulielmi*

совместно с морфой 3 этого вида обитали в регионе до 23 тыс. календарных лет назад.

В местонахождениях Лая-2 и Серчейю-4 кроме остатков копытного лемминга были найдены моляры узкочерепной полевки. Форма жевательной поверхности первых нижних зубов *M. gregalis* из этих местонахождений более простая, архаичная, по сравнению со всеми другими поздненеоплейстоценовыми узкочерепными полевками региона [Ponomarev, Puzachenko, 2017]. Среди m1 полевок из Лая-2 и Серчейю-4 наблюдается высокая (около 50 %) доля грегалоидного морфотипа, тогда как в остальных местонахождениях она не превышает 25 %. На этом основании можно предполагать, что местонахождения Серчейю-4 и Лая-2 древнее остальных поздненеоплейстоценовых местонахождений и, скорее всего, сформировались в раннем валдае – морская изотопная стадия (МИС) 5a-d.

Представляется, что окончательно установить возраст среднеплейстоценовых и ранневалдайских местонахождений можно, только используя новые данные, такие как изотопные датировки отложений в разрезах местонахождений или самих костных остатков.

Наиболее важным выводом из анализа материалов является то, что стадии развития зубной системы не строго последовательно сменяют друг друга во времени (Рисунок 6.34). В определенные интервалы одновременно сосуществовали лемминги с довольно различающейся морфологией зубов. Это явление хорошо заметно при анализе материалов датированных радиоуглеродным методом, когда в пределах региона наблюдается относительно большое разнообразие морфотипов в сравнительно одновозрастных выборках. Этот факт находится в соответствии с картиной изменчивости современных леммингов, показанной Н. Г. Смирновым [Смирнов и др., 1986, 1997; Смирнов, Федоров, 2003]. Схожая особенность была выявлена этим исследователем на ископаемых материалах из Западной Сибири, когда было показано, что одновозрастные среднеплейстоценовые фауны из удаленных районов (нижняя Обь и нижний Иртыш) принадлежали, по-видимому, к разным филетическим линиям (как современные *D. hudsonius* и евразийские лемминги) и довольно сильно различались морфологически.

Согласно схеме, объясняющей морфологический переход в сторону увеличения сложности жевательной поверхности щечных зубов полевок, включая *Dicrostonyx*, основанной на комбинациях основных морфотипов [Маркова, 2013], в популяциях наблюдается низкий уровень разнообразия, когда основные морфотипы находятся на одном уровне сложности (*D. simplicior* или современный *D. torquatus*). Высокий уровень разнообразия отражает ситуацию, когда одновременно существуют морфотипы с разным уровнем сложности (например, все комбинации морфотипов simplicor, henseli и torquatus в нескольких выборках позднего неоплейстоцена).

Сосуществование в популяциях одной дискретной генетической линии [Palkopoulou et al., 2016] индивидов с зубами разной степени сложности может быть следствием влияния генетических или эпигенетических процессов, таких как полиморфизм генов, отвечающих за рост и развитие зубов в онтогенезе [Jernvall, Jung, 2000; Jernvall, Thesleff, 2012], а также разнообразных внешних экологических условий (благоприятных или неблагоприятных, как во времени, так и в пространстве) [Смирнов и др., 1986; Oksanen et al., 2008].

Существенные различия рисунка жевательной поверхности зубной системы копытных леммингов из одновозрастных местонахождений, наблюдаемые в пределах одного региона, свидетельствует в пользу параллельной, мозаичной эволюции зубной системы, что, вероятно, объясняется, среди прочего, и пространственно-этологической структурой популяций копытных леммингов (наличие семейных групп), которая влияет на филогеографическую структуру популяций вида [Абрамсон, 2007]. Кроме того, эта особенность может объясняться наличием рефугиумов, где долгое время обитали лемминги с простым строением зубов, что, в свою очередь, может быть связано, с пока неизвестными палеогеографическими особенностями региона, например, с природной зональностью субмеридионального типа из-за влияния скандинавского ледника [Симакова, Пузаченко, 2008а] или другими факторами.

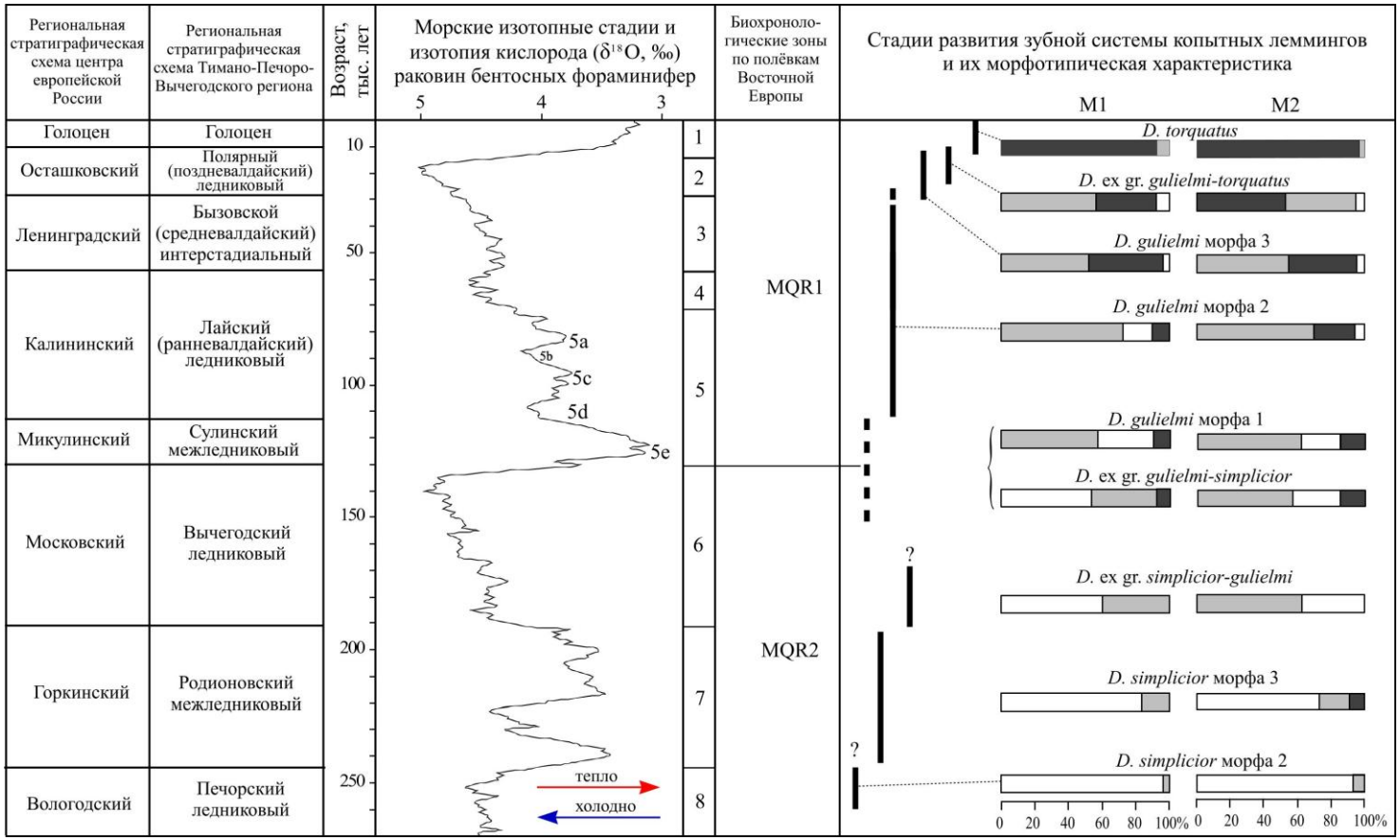


Рисунок 6.34 – Сопоставление горизонтов региональной стратиграфической схемы четвертичных отложений северо-востока Европы (Решение…, 1986) с межрегиональными горизонтами европейской части России [Постановление…, 2008], динамикой климата по данным изотопии кислорода в раковинах бентосных фораминифер и морскими изотопными стадиями [Lisiecki, Raymo, 2005], биохронологическими зонами по полевкам Восточной Европы [Вангенгейм, Тесаков, 2008] и стадиями развития зубной системы копытных леммингов. Пунктирная линия – предполагаемый интервал.

Стоит упомянуть результаты применения в данной работе схемы развития зубной системы Н. Г. Смирнова и соавторов [1997]. Развитие второго верхнего зуба не всегда опережает развитие первого моляра (Пижма-1, Кожим-1, Щугер-4), что не отмечалось авторами модели. Применение данной схемы удобно для оценки уровня развития моляров и, главное, таксономической значимости различий, особенно в пределах среднего и позднего неоплейстоцена. Привлекать для оценки таксономических различий морфологию других моляров, например m3, имеет смысл, очевидно, только для местонахождений древнее раннеднепровских, т.к. в выборках этого возраста еще встречаются m3 без дополнительной призмы. В случае копытных леммингов среднего и позднего плейстоцена, по мнению автора, таксономические выводы можно основывать на анализе двух наиболее быстро эволюционирующих зубов – M1 и M2, руководствуясь в первую очередь соображениями удобства. Изучение морфотипики жевательной поверхности всех зубов оправдано только для местонахождений раннеднепровского возраста и древнее. Что касается спорных вопросов приоритета среднеплейстоценовых видов *D. henseli* и *D. simplicior*, то они, вероятно, должны решаться на основе первоисточников. В данном случае следует, по-видимому, отметить тот факт, что видовые диагнозы приведены в литературе без учета высокого морфологического разнообразия морфотипов ископаемых выборок, в то время как развиваемый Н. Г. Смирновым и соавторами [1997] метод определения вида по соотношению морфотипов M1 и M2 удобен и понятен.

Согласно результатам исследований мтДНК современных и ископаемых копытных леммингов [Fedorov et al. 1999; Prost et al., 2010; Brace et al., 2012; Palkopoulou et al., 2016; Baca et al., 2017] в позднем неоплейстоцене Европы существовало пять дискретных хроно-популяций копытных леммингов, представленных пятью отдельными линиями митохондриальной ДНК. Эти популяции были широко распространены от Франции до Урала, и на протяжении последних 50 тыс. лет они последовательно сменяли друг друга во времени. Смена филогенетических митохондриальных линий интерпретировалась как серия вымираний и последовавших затем реколонизаций всего европейского континента, которые происходили в направлении с востока на запад из рефугиума в северо-восточной Сибири. Самые древние популяции (EA1 и EA2) датируются на пределе возможностей радиуглеродного метода примерно 50 тыс. лет назад. Популяция EA1 исчезла около 50 тыс. лет, а популяция EA2 – около 42.3 тыс. лет

назад. Палеопопуляция EA3 появилась в Европе примерно 32 тыс. лет назад и исчезла 22.8 тыс. лет назад. После неё последовала популяция EA4, которая существовала короткое время между 22.2 и 20.5 тыс. лет назад. Популяция EA5 появилась 20.3 тыс. лет назад и вымерла в Европе примерно 14.5 тыс. лет назад. Все голоценовые и современные копытные лемминги Европы и Сибири принадлежат к этой EA5 линии митохондриальной ДНК.

Считается, что все отмеченные популяционные смены, произошедшие на пространствах обширного ареала вида, вызваны изменениями окружающей среды или трансформациями в тундро-степных экосистемах [Palkopoulou et al., 2016; Baca et al., 2017]. Датировки двух самых древних палеопопуляций (EA1 и EA2) неточные, поэтому связь их исчезновений с климатом остается неизвестной. Распространение популяции EA3 началось сразу после GI-5 (Greenland Interstadial, гренландский интерстадиал) и может быть связано с началом похолодания GS-5 (Greenland Stadial, гренландский стадиал). Как ни странно, но две последующие смены популяций EA3 на EA4 и EA4 на EA5 произошли в течение последнего ледникового максимума, когда условия арктической тундры были широко распространены по всей территории северной Евразии [Величко, 1973 и др.]. Хотя указывается, что периоды популяционных смен совпадают с краткими эпизодами потепления климата по палинологическим данным высокого разрешения из Лаго Гранде Ди Монтичио в Италии [Palkopoulou et al., 2016; Baca et al., 2017], окончательный ответ на вопрос какие причины привели к этим сменам, остается открытым.

Данные из местонахождений При- и Зауральской Субарктики (западный и восточный склоны Полярного Урала, местонахождения гряды Чернышева и хребтов Янгана-Пэ и Наун-Пэ) показывают ограниченное распространение всех гаплотипов в одном географическом районе, и такая филогеографическая структура подразумевает отсутствие потока генов между географически удаленными популяциями [Prost et al., 2010]. Региональное событие «бутылочного горлышка» эволюции произошло в конце неоплейстоцена 14.5 тыс. кал. л.н. (бёллинг-аллерёд, Greenland Interstadial 1). Современные популяции прошли голоценовый климатический оптимум 8–5.5 тыс. кал. л.н., когда тундровая зона имела минимальное распространение.

Т р и б а Myodini Kretzoi, 1955

В последнем варианте системы, предложенной отечественными специалистами [Абрамсон, Лисовский, 2012], три вида лесных полевок, обитающие на территории региона и ранее относимые к роду *Clethrionomys*, сейчас выделяются в два рода: род *Craseomys* с видом *Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846 (красно-серая полевка) и род *Myodes*, соответствующий подроду *Myodes* (=*Clethrionomys*) в традиционном понимании. В роде *Myodes* в фауне России два вида: *Myodes glareolus* Schreber, 1780 (европейская рыжая полёвка) и *Myodes rutilus* Pallas, 1779 (красная полевка).

Коренные зубы с корнями, цементом во входящих углах и эмалью, слабо дифференцированной по толщине. Дентиновые поля треугольников моляров могут быть в различной степени слиты друг с другом. В общем, рисунок жевательной поверхности довольно изменчив, особенно с возрастом животного.

М а т е р и а л . 6116 коренных зубов.

М е с т о н а х о ж д е н и е . Кожим-1, 2; Пижма-1, 3, 4; Седью-1, 2; Соколиный, Щугер-1, 2, 4, 5; Студеная пещера (4 m1), Медвежья пещера (61 m1).

В о з р а с т . Верхний неоплейстоцен — голоцен (субатлантик).

Р а з м е р ы . Учитывая, что измерялись не зубы, определенные до вида, а определение видовой принадлежности велось по размерам зубов по методике А. В. Бородина с коллегами [2005], то приводимую здесь информацию скорее следует рассматривать как справочную. Она характеризует пределы варьирования размеров m1 у лесных полевок западного склона Урала в позднеледниковье и голоцене, т.е. размеры тех щечных зубов, которые идентифицированы до вида методом, предложенным А. В. Бородиным с соавторами [2005]. В Таблице 6.16 представлены результаты измерения m1 лесных полевок из местонахождений Щугер-4 (поздний дриас) и Кожим-4, 5 (поздний голоцен). Из данных, представленных на Рисунке 6.35 видно, что даже сильно изменчивые первые нижние коренные зубы достаточно хорошо дифференцируются по размерам. По этим характеристикам они располагаются в хорошо известном порядке возрастания размеров: красная – рыжая – красно-серая полевки. Это свидетельствует о достаточно успешном применении методики видовой идентификации трех видов лесных полевок по размерам щечных зубов на изученном материале. Относительно высокая доля зубов красно-серой полевки, очевидно, является следствием

развития предгорных ландшафтов, где широко распространены выходы горных пород – предпочитаемым местообитаниям красно-серой полевки.

Таблица 6.16 – Размеры m1 лесных полевок из местонахождений Приполярного Урала

		Craseomys rufocanus			*Myodes glareolus*			*Myodes rutilus*		
		n	lim	$\bar{x}$	n	lim	$\bar{x}$	n	lim	$\bar{x}$
Кожим-4, 5	Длина	44	2.425–3	2.72	25	2–2.65	2.38	34	1.9–2.35	2.13
	Ширина		1–1.25	1.158		0.85–1.1	0.99		0.7–1	0.875
Щугер-4	Длина	14	2.375–2.875	2.58	15	2.175–2.475	2.32	20	1.75–2.35	2.09
	Ширина		1.05–1.25	1.13		0.85–1.1	0.99		0.75–0.925	0.82

Описание и сравнение. По размерам и морфологии моляры лесных полевок из изученных местонахождений не отличаются от зубов современных животных и материалов из четвертичных местонахождений Западной Сибири, Урала, Восточной Европы, Русской равнины [Громов, Поляков, 1977; Смирнов и др., 1986; Громов, Ербаева, 1995; Бородин и др., 2005; Бородин, 2009, Агаджанян, 2009 и др].

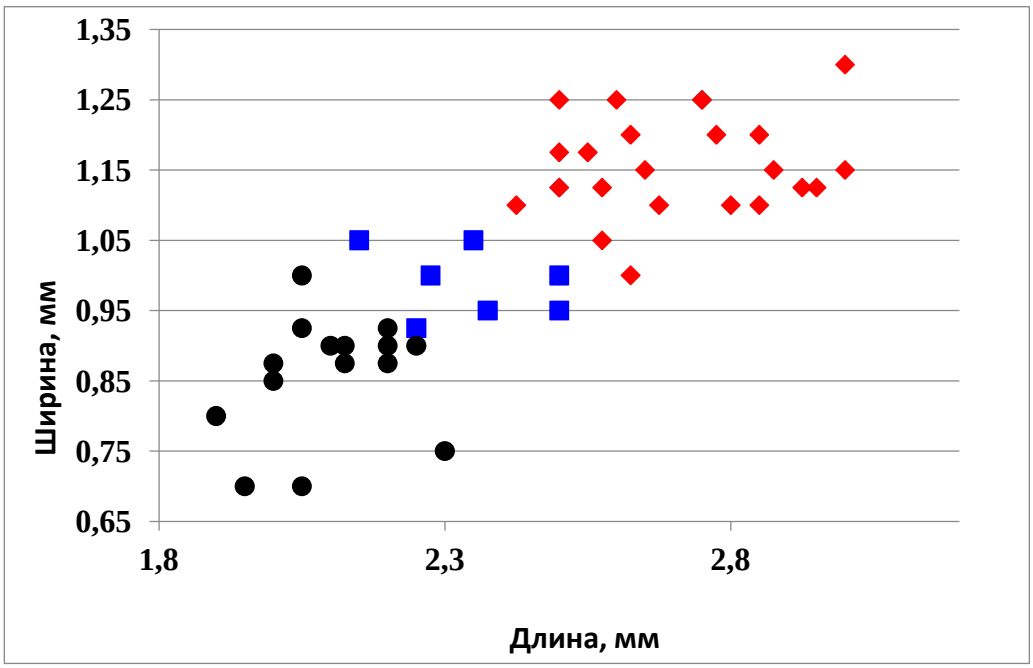


Рисунок 6.35 – Размеры (в мм) m1 лесных полевок из верхнеголоценовых отложений местонахождения Кожим-4. Ромбы – *Craseomys rufocanus*, квадраты – *Myodes glareolus*, круги – *Myodes rutilus*. Определение до вида велось по размерным показателям по методике А. В. Бородина с соавторами [2005].

Из моляров всех трех видов, обитающих в регионе в настоящее время и населявших его в четвертичном периоде [Громов, Поляков, 1977] – *Craseomys rufocanus, Myodes glareolus, M. rutilus* довольно уверенно диагностируются только зубы красно-серой полевки, поэтому часть материала определялась как *Cr. rufocanus* и *M.* ex gr. *rutilus-glareolus.* С разработкой А. В. Бородиным с соавторами [2005] метода определения щечных зубов красно-серой, красной и рыжей полевок по их размерным параметрам, появилась возможность удобной диагностики всех трех видов рыжих полевок в интерактивном определителе. Процент ошибочных определений в данном случае наименьший при идентификации красно-серой полевки и наивысший при определении рыжей и красной полевок. По данным автора методики, доля ошибочных определений наибольшая при использовании для диагностики изолированных зубов (т.е. типичный случай применения в палеозоологии) и варьирует в зависимости от измеряемого моляра, степени его стертости и места сбора материала (географическая изменчивость). Так, например, при использовании методики для определения M2, (наиболее различающегося зуба) современных *M. glareolus* из Восточной Европы из 36 моляров ошибочно (*M. rutilus*) были определены пять. В случае использования m1, дающего наибольшую ошибку, доля неверных определений может достигать 22% [Бородин и др., 2005].

К виду *Craseomys rufocanus* относились зубы крупных размеров, у которых дентиновые поля первого нижнего коренного зуба часто в значительной степени разделены. Остальные зубы идентифицировались как *M.* ex gr. *rutilus-glareolus* (Рисунок 6.36).

Материал из Пижма-4 и местонахождений Приполярного Урала (Кожим-1, 2; Соколиный, Щугер-1, 2, 4, 5) определялся с использованием интерактивного определителя А. В. Бородина [Бородин и др., 2005]. Видовая идентификация проводилась на основании расчета соответствующей классификационной функции после ввода значений длины и ширины моляра (за исключением M3 и m3). Применение данной методики для севера Восточной Европы следует считать обоснованным, так как она разработана на материалах соседних регионов – Урала и Западной Сибири, т.е. влияние географической изменчивости на ошибку определения, скорее всего, невелико, хотя значительную ошибку диагностики, следует, безусловно, учитывать. Важно

отметить, что самим автором методики предлагается применять ее для видовой идентификации лесных полевок не только Урала и западной Сибири, но и Восточной Европы [Бородин и др., 2005].

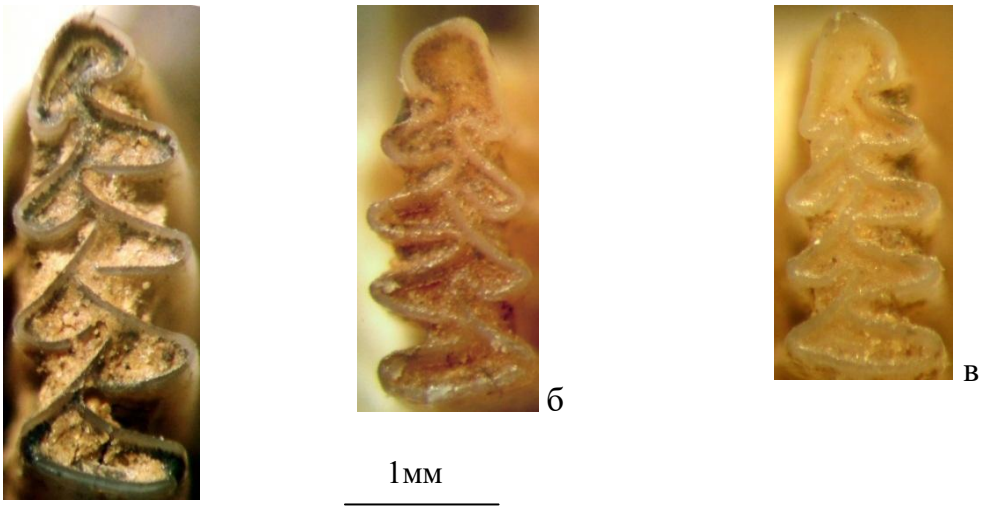


Рисунок 6.36 – Жевательная поверхность m1 голоценовых лесных полевок.
а – *Craseomys. rufocanus,* б – *Myodes glareolus, c – M. rutilus.*

Триба Arvicolini s. str.

Род *Arvicola* Lacépède, 1799

Arvicola terrestris Linnaeus, 1758

Материал. 3409 щечных зубов.

Местонахождение. Щугер-1, 2, 4, 5; Кожим-1, 2; Соколиный, Седью-1, 2; Пижма-1, 3, 4.

Возраст. Поздний неоплейстоцен – поздний голоцен.

Размеры. Измерения моляров водяной полевки не проводились.

Описание. Моляры типичного строения, крупные, с отложениями цемента во входящих углах. Эмаль «позднего» типа – более тонкая на выпуклых стенках призм.

Группа родов «*Microtus*»

Род *Microtus* Schrank, 1798

Подрод *Stenocranius* Kastschenko, 1901.

Microtus (Stenocranius) gregalis Pallas, 1779

Моляры, за исключением m1 имеют типичное микротусное строение, с коронкой средней высоты. Параконидный отдел m1 усложнен 1.5 или 2 раза, когда наружный

зубец или отсутствует или слабо выражен [Громов, Поляков, 1977]. Для «грегалисных» морфотипов m1 характерен «открытый» наружный входящий угол *BRA3* [Кочев, 1993; Бородин, 2009]; в целом все буккальные входящие углы не загнуты в передне-заднем направлении [Бородин, 2009].

Материал. Определены 817 и измерены 1541 m1.

Местонахождение. Верхний горизонт Кипиево, Кожим-1, 2; Куръядор, Лая-2, Шапкина-1, 3, Медвежья пещера, Пижма-1, 3; Рябово, Седью-1, Серчейю-4, Соколиный, Студеная пещера, Уньинская пещера, Щугер-1, 2, 4, 5; Лобвинская пещера (восточный склон Северного Урала), Гавриловка. Современный материал включает первые нижние коренные зубы из погадок, собранных Б. И. Гуслицером, К. И. Исайчевым, В. А. Кочевым, Н. И. Тимониным в районах рек Адзьвы, Шапкиной и на хребте Пай-Хой.

Возраст. Средний неоплейстоцен–современность.

Размеры. Размеры первых нижних моляров узкочерепных полевок приведены в Таблице 6.17. Остатки средненеоплейстоценовых полевок найдены в местонахождении Гавриловка (4 зуба плохой сохранности): 1) ширина 1.125 мм, угол *BRA4* 5°; 2) ширина 1 мм, угол *BRA4* выпуклый 0; 3) длина 2.48 мм, ширина 1.03 мм, угол *BRA4* 15°; 4) антероконид с выпуклой буккальной стенкой 0.

Описание и сравнение

Обычно узкочерепную полевку включают в подрод *Stenocranius* Kastschenko, 1901 рода *Microtus* Schrank, 1798, однако в последние годы появились молекулярные данные [Abramson, 2006; Bannikova et al., 2010; Абрамсон и др., 2011], указывающие на близость вида к роду *Lasiopodomys* s. str., и на этом основании его предлагается рассматривать в роде брандтовых полевок [Абрамсон, Лисовский, 2012]. По морфологическим данным выделяется до 15 подвидов [Огнев, 1950; Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995], а молекулярно-генетические исследования свидетельствуют о существовании трех форм [Абрамсон, Лисовский, 2012].

Морфологическая изменчивость современных узкочерепных полевок демонстрирует и клинальные и мозаичные паттерны и связывается с разнообразием условий среды на обширном пространстве ареала [Дупал, 2000; Голенищев, Петровская, 2002; Дупал, Абрамов, 2010; Абрамсон, Лисовский, 2012]. Для забайкальских

популяций показана значительная их генетическая дивергенция на две группы, которая не сопровождается морфологическими различиями [Lissovsky et al., 2013].

В эволюции узкочерепных полевок на протяжении плейстоцена наблюдается отчетливый тренд усложнения жевательной поверхности параконидного отдела первого нижнего коренного зуба, заключающийся в увеличении доли продвинутых, сложных морфотипов и уменьшения архаичных, простых морф [Малеева, 1977; Рековец, 1978, 1985, 1994; Большаков и др., 1980; Зажигин, 1980; Nadachowski, 1982; Смирнов и др, 1986, 1990; Маркова, 1986; Кочев, 1993; Смирнов, 1996; Головачев и др., 2001; Бородин, 2009 и др.]. По материалам из Новгород-Северского (Украина) Л. И. Рековец [1978] описал ископаемый подвид *M. gregalis kriogenicus*, который, по его мнению, вымер на границе плейстоцена и голоцена, не оставив современных потомков.

В вопросах морфологической эволюции узкочерепных полевок плейстоцена особенные интерес и сложность составляет проблема происхождения современных подвидов, т.е. когда и от каких предковых популяций, занимавших обширный плейстоценовый ареал вида, произошли современные подвиды.

Чаще всего рассматривают два подвида – *M. g. gregalis* и *M. g. major* [Смирнов др., 1986, 2007; Головачев и др., 2001; Струкова, 2003]. Они занимают два изолированных участка ареала – степной и тундровый и хорошо различаются морфологически, в том числе и по размеру зубов (северные крупнее), а также по фенологическим (раннее размножение) и эколо-биологическим (выбор местообитаний и кормовых растений, повышенная плодовитость) признакам [Шварц, 1963]. Предполагается, что усложнение рисунка жевательной поверхности происходило у обоих подвидов примерно одинаково, а размерные признаки менялись в зависимости от климатических факторов [Струкова, 2003; Бородин, 2009], хотя намечающиеся эволюционные тренды сильно затушевываются очень высокой изменчивостью как современных, так и ископаемых популяций [Смирнов, 1996, Головачев и др., 2001]. По мнению Н. Г. Смирнова с соавторами [2007] разделение узкочерепных полевок на два подвида произошло относительно недавно под влиянием ландшафтно-климатических изменений последних 3–4 тыс. лет.

Таблица 6.17 – Размеры первых нижних моляров узкочерепных полевок из разных местонахождений неоплейстоцена и голоцена Европы и Урала

Местонахождение	МИС*	Длина					Ширина					Источник
		N	min	mean	max	Var	N	min	mean	max	Var	
Адзьва, соврем.	1	35	2.31	2.64	3.04	0.043	37	0.82	1.00	1.17	0.009	наст. работа
Пай-Хой, соврем.	1	26	2.39	2.68	2.98	0.024	25	0.87	1.02	1.18	0.007	наст. работа
Шапкина, соврем.	1	100	2.28	2.68	3.03	0.032	85	0.75	1.00	1.16	0.006	наст. работа
Карасук, соврем.**	1	24	–	2.50-2.71	–	–	–	–	–	–	–	Дупал, Абрамов, 2010
Ямал, соврем.	1	–	–	2.96	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Красный Камень, соврем.	1	–	–	2.69	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Паюта, соврем.	1	–	–	2.94	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Янгана-Пэ-4, слой 1	1	–	–	2.84	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Янгана-Пэ-4, слой 2	1	–	–	2.80	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Наун-Пэ, верхний слой	1	–	–	2.82	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Наун-Пэ, нижний слой	1	–	–	2.92	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Янгана-Пэ-3	1	–	–	2.74	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Пымвашор, слой 3	1	–	–	2.75	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Кожим-1***	1	20	2.43	2.67	2.86	0.025	–	–	–	–	–	наст. работа
Щугер-4, слой 1	1	49	2.24	2.52	2.81	0.022	44	0.77	0.92	1.08	0.004	наст. работа
Пижма-1	1	150	2.24	2.56	2.99	0.016	110	0.78	0.92	1.09	0.003	наст. работа
Соколиный, слой 2	1	23	2.28	2.53	2.74	0.018	17	0.82	0.92	1.04	0.003	наст. работа
Лобвинская, верхния часть, 0-20 см	1	84	2.13	2.51	2.93	0.016	87	0.80	0.91	1.05	0.004	наст. работа
Лобвинская, средняя, 50-60 см	1	124	2.16	2.49	2.91	0.020	108	0.76	0.90	1.06	0.004	наст. работа
Дыроватый Камень	2-1	26	2.3	2.64	3.0	0.17	26	0.8	0.92	1.05	0.06	Фадеева, 2002
Пымвашор, слой 4	2	–	–	2.61	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Пымвашор, слой 5	2	–	–	2.70	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Щугер-4, слой 2	2	88	2.23	2.57	2.97	0.026	83	0.77	0.93	1.06	0.004	наст. работа
Щугер-4, слой 3	2	16	2.42	2.58	2.85	0.017	15	0.82	0.93	1.02	0.002	наст. работа
Седью-1	2	16	2.35	2.57	2.76	0.016	32	0.76	0.92	1.01	0.003	наст. работа
Медвежья, слой Б	2	24	2.36	2.55	2.78	0.017	23	0.85	0.91	1.03	0.002	наст. работа
Студеная-1-2, 0-40 cm	2	45	2.33	2.58	2.87	0.019	51	0.82	0.92	1.07	0.003	наст. работа
Лобвинская, нижняя часть, 115-125 см	2	93	2.28	2.63	2.98	0.021	101	0.83	0.95	1.10	0.003	наст. работа

Местонахождение	МИС*	Длина					Ширина					Источник
		N	min	mean	max	Var	N	min	mean	max	Var	
430а км	3	–	–	2.63	–	–	–	–	–	–	–	Головачев и др., 2001
Куръядор	3	10	2.62	2.81	3.07	0.018	10	0.91	0.97	1.06	0.004	наст. работа
Кипиево, верхний гориз.	3	8	2.47	2.68	2.92	0.028	9	0.89	1.00	1.10	0.005	наст. работа
Рябово	3	91	2.25	2.72	3.14	0.025	104	0.00	0.98	1.66	0.017	наст. работа
Biśnik Cave (Польша)	3	125	–	2.75	–	–	–	–	–	–	–	Klimowicz et al., 2014
Baranica Cave (Сербия), слой 2	3	6	2.43	2.78	3.00	0.094	–	–	–	–	–	Bogicevic et al., 2012
Lynford (Великобритания)	3	3	2.61	-	2.83	-	–	–	–	–	–	Boismier, 2012
Ightham (Великобритания)	3	20	2.66	2.86	3.73	0.034	–	–	–	–	–	Chaline, 1972
La Fage (Франция)	3	300	2.21	2.70	3.10	0.02	–	–	–	–	–	Chaline, 1972
La Quina (Франция)	3	51	2.56	2.82	3.18	0.018	–	–	–	–	–	Chaline, 1972
Bois Roche (Франция)	4	634	2.37	2.81	3.25	0.018	–	–	–	–	–	Sesé, Villa, 2008
Серчейю-4	4 (5?)	98	2.29	2.68	3.06	0.027	92	0.82	0.97	1.11	0.004	наст. работа
Лая-2	4 (5?)	8	2.52	2.82	3.10	0.036	7	0.87	0.99	1.14	0.011	наст. работа
Biśnik Cave (Польша)	7	50	–	2.61	–	–	–	–	–	–	–	Klimowicz et al., 2014

* – МИС – морская изотопная стадия

**– взрослые и перезимовавшие животные, самцы и самки

*** – измерения любезно предоставлены И. В. Кряжевой (ИГ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар)

Основные материалы по морфологической эволюции m1 узкочерепных полевок плейстоцена северо-востока Европы опубликованы в работах В. А. Кочева [1993]. Н. Г. Смирнов [1996] и И. Б. Головачев с соавторами [2001] использовали в своих исследованиях только единичные выборки из местонахождений этого региона. Материалы, исследованные В. А. Кочевым [1993] и хранящиеся в Институте геологии в Сыктывкаре (всего 11 выборок из пяти плейстоценовых и трех современных местонахождений) были получены в результате интенсивных работ, проводимых замечательным геологом-четвертичником Б. И. Гуслицером.

Морфотипические особенности строения жевательной поверхности антероконида m1 узкочерепных полевок хорошо известны и описаны во многих работах [Малеева, 1977; Громов, Поляков, 1977; Рековец, 1978, 1985, 1994; Большаков и др., 1980; Зажигин, 1980; Nadachowski, 1982; Смирнов и др, 1986, 1990; Маркова, 1986; Кочев, 1993; Смирнов, 1996; Головачев и др., 2001; Бородин, 2009 и др.]. У простых морфотипов на буккальной стороне передней непарной петли отсутствует входящий угол *BRA4*, так что эта сторона выпуклая или прямая (Рисунок 6.37, a, b). У сложных морф (Рисунок 6.37, c–f) этот угол хорошо развит, что в совокупности со строением входящих углов на лингвальной стороне (*LRA4, LRA5*) создает большое разнообразие морфотипов. Наиболее широкий набор вариантов строения параконидного отдела был выделен А. Г. Малеевой [Большаков и др., 1980], который она свела к трем основным группам: грегалоидной, грегало-микротидной и микротидной. Схожей классификации морфотипов придерживались Н. Г. Смирнов с соавторами [1986], которые предложили также оценивать эволюционный уровень полевок не только на качественном уровне – по набору морфотипов, но и количественно – измеряя глубину угла *BRA4*. В дальнейшем этот метод был проработан Н. Г. Смирновым с коллегами [1990], которые предложили количественные рамки для разделения морфотипов по глубине угла *BRA4* с шагом в 5º: без выемки обозначались как 0º и относились к грегалоидному морфотипу; моляры с углом 5º, 10º и 15º – к грегалоидно-микротидному, а зубы с углом 20º и больше – к микротидному морфотипу. В работе И. Б. Головачева и др. [Головачев и др., 2001] к микротидному морфотипу относились моляры с углом 25º и более.

В этой работе мы придерживались слегка модифицированной схемы И. Б. Головачева с соавторами [2001], считая микротидными моляры с углом 25º и выше. В грегалоидном морфотипе выделялись два класса: с выпуклой (Рисунок 6.37, a)

и прямой (Рисунок 6.37, b) буккальными стенками параконида. Зубу с выпуклой стенкой присваивалось значение 0º, а с прямой – 1º. В грегалоидно-микротидном варианте (Рисунок 6.37, c, d) также два класса – с улами 5-10º и 10-15º. В пределах микротидного морфотипа (Рисунок 6.37, e, f) рассматривались классы 25-30º, 35-40º, 45-50º, 55º и выше. Угол *BRA*4 измерялся по простой схеме (Рисунок 6.38), предложенной Н. Г. Смирновым с соавторами [1990]. Сложно оценить эволюционное усложнение формы параконида в виде прямой стенки – считать ли его более продвинутым, чем выпуклая или нет. В любом случае, и в данной работе и предшественниками он относится к категории грегалисных, т.е. простых морфотипов. В Таблице 6.18 приводятся морфотипические характеристики m1 современных и ископаемых узкочерепных полевок по данным И. Б. Головачева с соавторами [2001]. Встречаемость морфотипов m1 *M. gregalis* из изученных местонахождений представлена в Таблице 6.19.

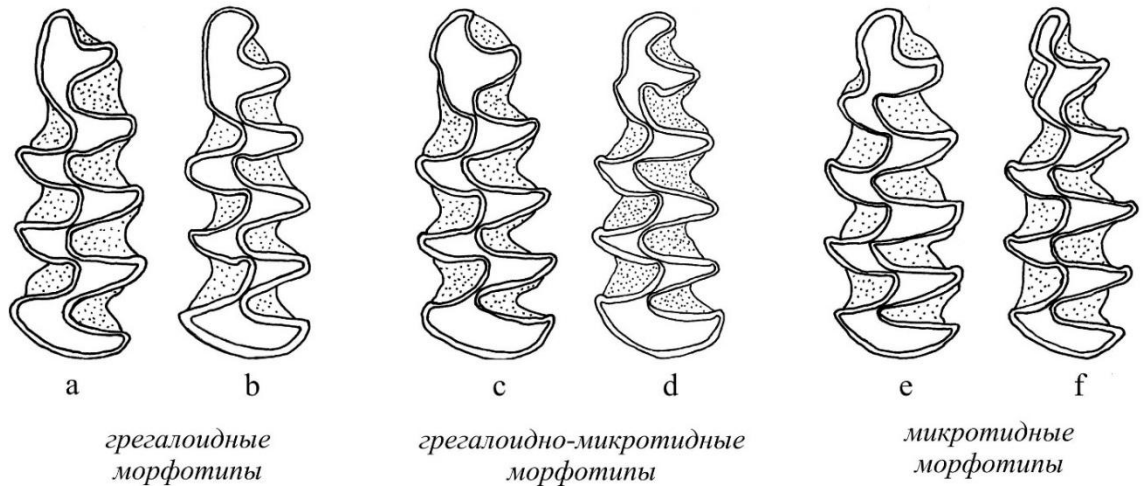


Рисунок 6.37 – Морфотипы первого нижнего моляра (m1) *Microtus gregalis*

Результаты статистической обработки

Статистическая обработка данных осуществлялась совместно с д.б.н. А. Ю. Пузаченко (ИГ РАН, Москва). Проводился многомерный анализ, позволивший сократить число переменных, в качестве которых выступали частоты встречаемости морфотипических классов и размеры m1, до нескольких виртуальных макропеременных, которые содержат информацию о варьировании признаков. Более подробная информация о методах статистической обработки содержится в Главе 4.

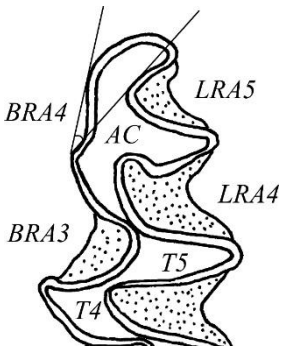


Рисунок 6.38 – Обозначения элементов жевательной поверхности m1 [van der Meulen, 1973] и схема измерения угла. *LRA* – lingual re-entrant angles, *BRA* – buccal re-entrant angles, *AC* – anterior cap, *T* – triangular loops of the occlusal surface.

Варьирование размерных и морфотипических переменных описывается двумя осями МШ (Таблица 6.20). Первая ось морфопространства (D1) содержит информацию об изменчивости *BRA4*, а вторая (D2) – об общих размерах m1. Таким образом, форма антероконидного отдела и его размеры (включенные в измерение длины зуба) варьируют независимо друг от друга. Ось D1 не коррелирует с возрастом местонахождений, что говорит об отсутствии устойчивого временного тренда в эволюции формы параконида m1.

Классификация выборок по средней мере фенетической дистанции (mean measure of divergence, MMD) разбивает все местонахождения на два кластера (Рисунок 6.39), включающие выборки разного возраста (Приложение Таблица 3.). Первый кластер включает выборки с относительно высокими частотами морфотипов *g1*, *g2* и с низкими частотами морфотипа *m3*. В его составе представлены как наиболее ранние выборки (Лая-2, Серчейю-4), так и рецентная выборка Шапкина. Второй кластер сформирован выборками с противоположным соотношением частот *g1*, *g2* и *m3*. Различия между кластерами по этим трем фенам статистически значимы. Соответствующие значения критерия Манна-Уитни (Z) для морфотипа *g1* – 2.46 (p=0.014), для *g2* – 2.27, (p=0.023), для *m3* – -3.74 (p=0.00001). Относительное взаимоположение выборок по морфотипическим признакам приведено на Рисунке 6.40.

Касательно потенциального влияния климатического фактора на встречаемость морфотипов, следует отметить, что ни первая координата морфопространства D1, ни

встречаемость отдельных морфотипов не коррелируют с климатической переменной – T, $\delta^{18}O$ (Таблица 6.20).

Таблица 6.18 – Морфотипы *M. gregalis* из местонахождений Уральской Субарктики и двух современных подвидов [Головачев и др., 2001]

Местонахождение	Возраст	N	морфотипы		
			грегалоид. 0º	грег.-микротид. 5-20º	микротид ≥25º
Ямал (*M. g. major*)	Соврем.	59	6.8	55.9	37.3
Красный Камень	Соврем.	109	–	23.8	76.2
Паюта (*M. g. major*)	Соврем.	81	1.2	42	56.8
Бреды (*M. g. gregalis*)	Соврем.	42	–	33.3	66.67
Камышловский (*M. g. gregalis*)	Соврем.	42	4,7	40.5	54.76
Янгана-Пэ-4, слой 2	1720±120	75	2.7	40	57.3
Наун-Пэ, низ	2400±120	21	5	45	50
Янгана-Пэ -3	2450±80	23	–	34.8	65.2
Янгана-Пэ -4, слой 1	Поздний голоцен	88	1.1	33	65.9
Наун-Пэ, верх	Поздний голоцен	66	3	48.5	48.5
Пымвашор, слой 3	8500±250	7	–	57.1	42.9
Пымвашор, слой 4	10000±250	15	–	46.7	53.3
Пымвашор, слой 5	11125±80	45	4.4	42.3	53.3
430а км	24000±150	71	28	60	12

Таблица 6.19 – Частоты морфотипических классов (%) m1 *M. gregalis* из местонахождений крайнего северо-востока Европы

Местонахождение	N	Морфотипы и морфотипические классы							
		грегалоидный		*грегал.-микротид.*		*микротидный*			
		0º (выпуклая сторона)	1º (плоская сторона)	5-10º	15-20º	25-30º	35-40º	45-50º	≥55º
		g1	*g2*	*g3*	*g4*	*m1*	*m2*	*m3*	*m4*
Адзьва, соврем.	56	–	7.1	19.6	25.0	30.4	5.4	10.7	1.8
Пай-Хой, соврем.	30	–	–	6.7	33.3	13.3	13.3	20.0	13.3
Шапкина, соврем.	126	8.7	5.6	33.3	19.0	19.0	7.1	6.3	0.8
Кожим-1	20	5.0	10.0	15.0	25.0	10.0	25.0	5.0	5.0
Лобвинская, верхняя часть, 0-20 см	123	8.1	6.5	22.8	19.5	19.5	13.8	8.9	0.8
Лобвинская, средняя часть, 50-60 см	132	6.1	9.8	27.3	27.3	16.7	9.1	3.0	0.8
Лобвинская, верхняя часть, 115-125 см	115	3.5	4.3	19.1	21.7	17.4	17.4	7.8	8.7
Щугер-4, слой 2	174	4.6	7.5	32.8	29.3	14.9	7.5	3.4	–
Щугер -4, слой 1	87	6.9	13.8	27.6	24.1	14.9	9.2	2.3	1.1
Пижма-1	182	4.9	18.7	25.3	22.5	18.7	7.7	2.2	–
Соколиный, слой 2	31	9.7	16.1	22.6	25.8	12.9	9.7	3.2	–
Щугер -4, слой 3	20	5	–	40.0	35	5	10	5	–
Селью-1	70	5.7	8.6	34.3	17.1	12.9	14.3	7.1	–
Студеная-1-2, 0-40 см	61	8.2	9.8	21.3	16.4	13.1	23.0	6.6	1.6
Медвежья, слой Б	27	3.7	7.4	29.6	18.5	11.1	11.1	18.5	–
Куръядор	11	9.1	9.1	27.3	27.3	9.1	18.2	–	–
Рябово	118	9.3	9.3	24.6	22.9	19.5	10.2	4.2	–
Кипиево, верхний горизонт	11	–	9.1	27.3	18.2	36.4	–	9.1	–
Серчейю-4	134	31.3	28.4	29.9	5.2	3.7	1.5	–	–
Лая-2	13	30.8	23.1	23.1	15.4	7.7	–	–	–

Таблица 6.20 – Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между морфологическими переменными и двумя осями МШ (D1, D2) для выборок *M. gregalis*.

Переменная		D1	D2
Длина		-0.14	0.83
Ширина		-0.14	0.86
Ширина/Длина (%)		0.31	0.21
Средн. зн. угла *BRA4*		0.71	-0.11
Угол BRA4			
0º (выпуклая сторона)	*g1*	-0.63	0.27
1º (плоская сторона)	*g2*	-0.83	0.47
5-10º	*g3*	0.05	-0.19
15-20º	*g4*	0.06	-0.35
25-30º	*m1*	0.16	-0.03
35-40º	*m2*	0.61	-0.25
45-50º	*m3*	0.85	-0.18
≥55º	*m4*	0.45	0.33
Возраст местонахождения			
Время (кал. л.н.)		-0.15	0.72
Глобальная температура			
T ($\delta^{18}O$)		-0.04	0.11

На материале данной работы не выявлено устойчивых временных трендов в соотношении различных морфотипов m1. Выборки с относительно высокими частотами «архаичных» или «продвинутых» микротидных морфотипов встречаются на протяжении всего рассматриваемого временного интервала, исключая наиболее древние (раневалдайские) местонахождения Лая-2 и Серчейю-4. В этих местонахождениях доля грегалоидного морфотипа составляетвыше 50%, тогда как во всех остальных она не превышает 25%. Не обнаружена и связь между частотами отдельных морфотипов с основными климатическими событиями позднего плейстоцена и голоцена.

Вторая координата морфопространства D2 описывает изменчивость общих размеров m1. Для выборок северо-востока Европы выявляется тенденция к измельчению зуба в конце плейстоцена (Рисунок 6.41).

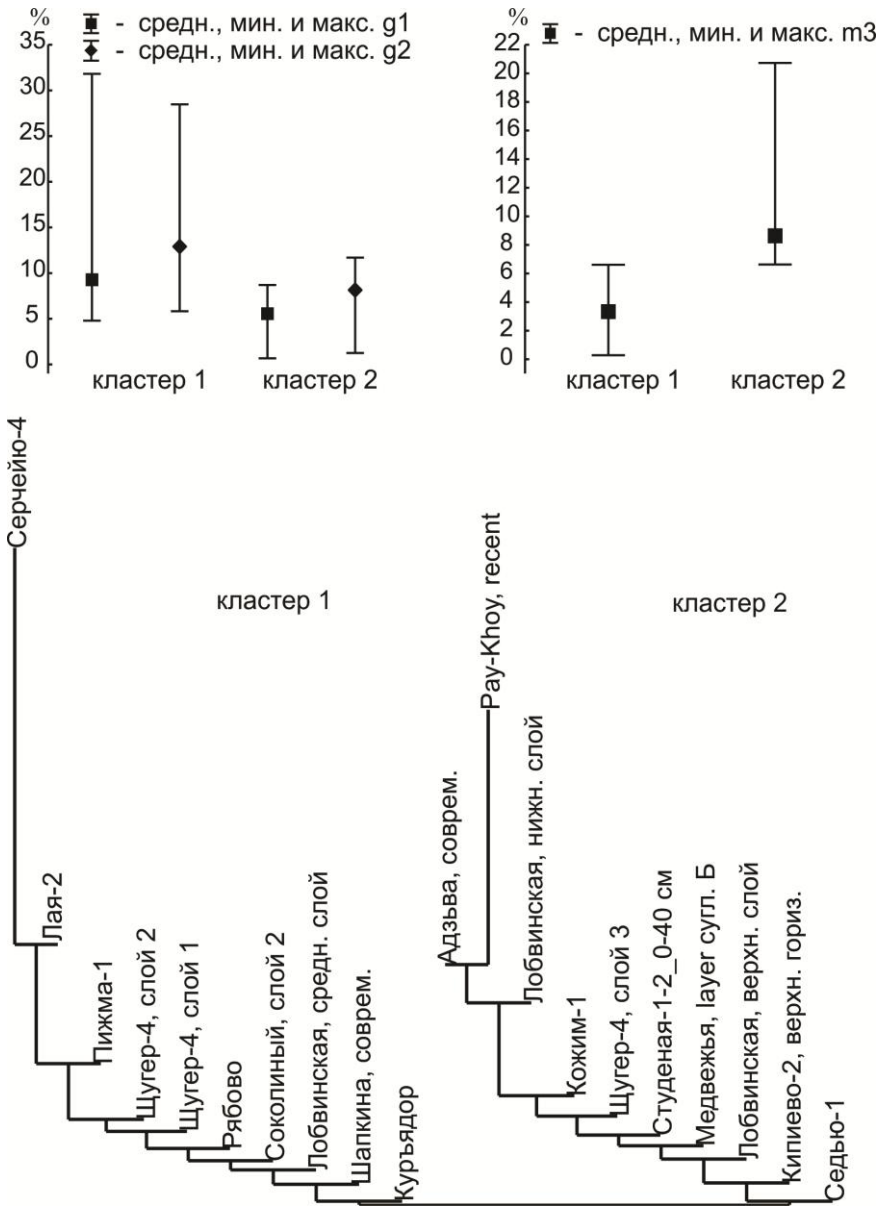


Рисунок 6.39 – Дендрограмма (метод ближайшего соседа, NJ) местонахождений узкочерепных полевок, построенная на основе матрицы фенетических дистанций (MMD) и отношению морфотипических классов *g1*, *g2* и *m3* внутри каждой из двух групп выборок

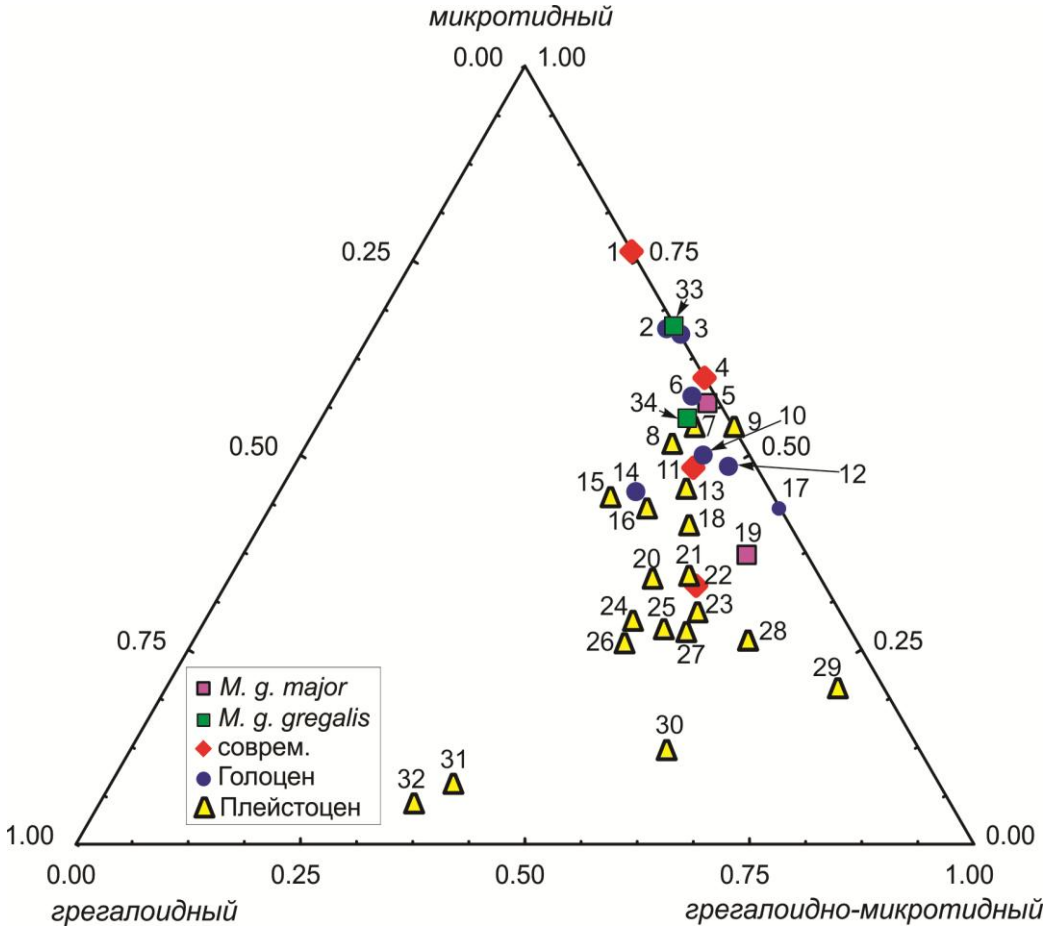


Рисунок 6.40 – Распределение выборок по пропорциям трех морфотипов m1. Значения в долях единицы. Данные по местонахождениям Красный Камень, Янгана-Пэ, Наун-Пэ, Паюта, 430а км, Ямал, Пымвашор, Камышловский и Бреды взяты из И.Б. Головачева с соавторами [2001].

1 – Красный Камень; 2 – Янгана-Пэ-4, слой 1; 3 – Янгана-Пэ-3; 4 – Пай-Хой; 5 – Паюта; 6 – Янгана-Пэ-4, слой 2; 7 – Пымвашор, слой 5; 8 – Лобвинская пещера, нижняя часть разреза; 9 – Пымвашор, слой 4; 10 – Наун-Пэ, 25 см; 11 – Адзьва; 12 – Наун-Пэ, 0–25 см; 13 – Кипиево, верхний горизонт; 14 – Кожим-1; 15 – Студеная пещера, 0–40 см; 16 – Лобвинская пещера, верхняя часть разреза; 17 – Пымвашор, слой 3; 18 – Медвежья пещера, бурый суглинок Б; 19 – Ямал; 20 – Рябово; 21 – Седью-1; 22 – Шапкина; 23 – Лобвинская пещера, средняя часть разреза; 24 – Пижма-1; 25 – Щугер-4, слой 1; 26 – Соколиный, слой 2; 27 – Куръядор; 28 – Щугер-4, слой 2; 29 – Щугер-4, слой 3; 30 – 430а км; 31 – Лая-2; 32 – Серчейю-4; 33 – Бреды; 34 – Камышловский.

Однако, относительно крупные размеры (длина) зубов, не соответствующие этому тренду, обнаружены в некоторых позднеплейстоценовых выборках (Курьядор, Пымвашор, Кожим-1). Снижение размеров происходило пропорционально, так что индекс W/L изменялся незначительно (среднее значение W/L=35.9%, диапазон варьирования – 34.7 – 37.4).

Позднеголоценовые и рецентные популяции узкочерепной полевки из тундровой зоны отличаются от позднеплейстоценовых в среднем более крупными размерами m1. При этом у современных полевок m1 относительно более широкий (W/L=37-38%) по сравнению с позднеплейстоценовыми полевками северо-востока Европы.

Выборки из голоцена отражают ситуацию на северо-востоке Европы, северном Зауралье и п-ве Ямал. В этом регионе в голоцене встречались полевки с мелкими зубами в европейской части ареала (Лобвинская, Соколиный, Шугер 4, слой 1, Пижма 1) и крупными зубами на п-ве Ямал (Янга-Пэ, Наун-Пэ и др.) и Зауралье (Паюта).

По данным Н. Г. Смирнова и др. [1986] среднее значение длины m1 на Ямале достигает 3.05 мм (2.7–3.45), что является, вероятно, наибольшим из известных значений этого промера, как у ископаемых, так и современных *M. gregalis*. Среди проанализированных рецентных выборок наименьшая длина m1 отмечена в выборках из Западной Сибири (Карасук) [Дупал, Абрамов, 2010] и Южного Зауралья [Смирнов и др.,1986].

Сравнение собственных данных по длине m1 с результатами измерений, полученными для других выборок плейстоценовой узкочерепной полевки из Европы (Таблица 6.17), показало, что в интервале МИС 7-МИС 1 средняя величина L (длина) по выборке изменяется в пределах 2.49 – 2.96 мм.

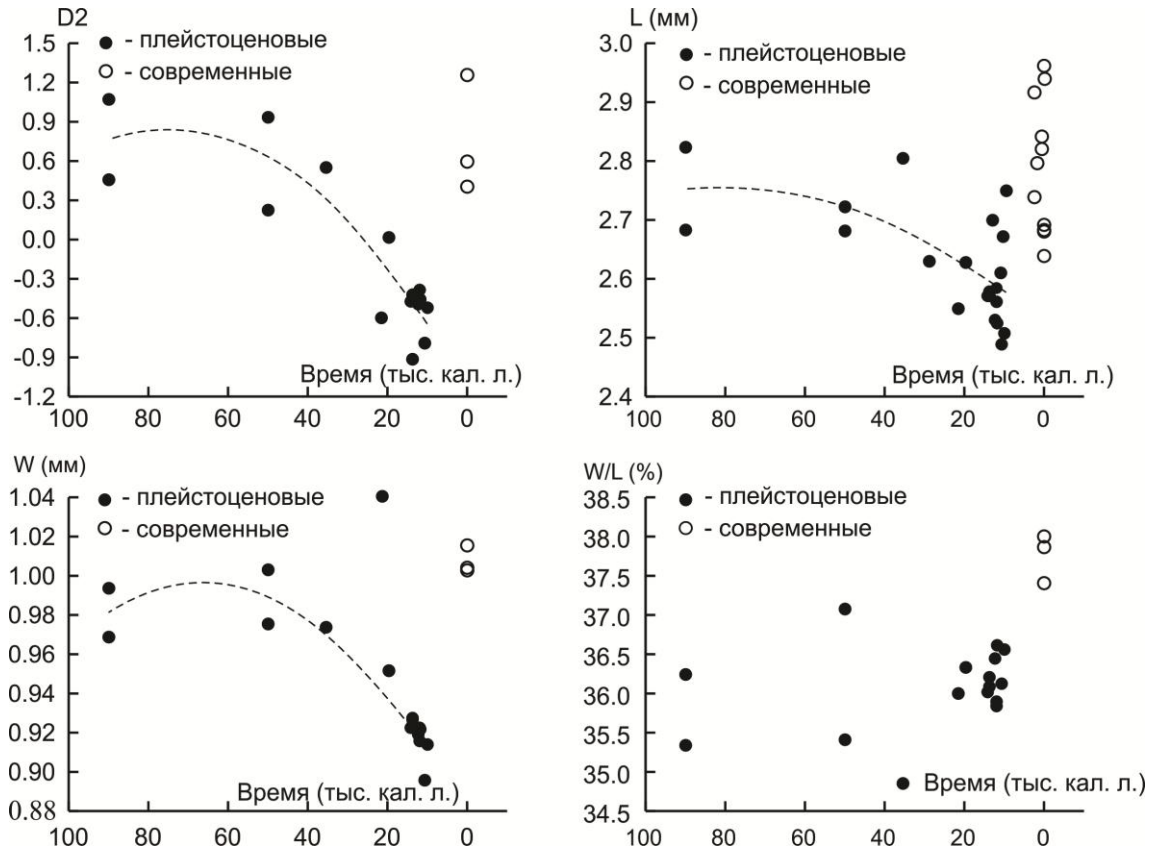


Рисунок 6.41 – Временны*е* тренды изменения размеров m1 плейстоценовых и голоценовых выборок узкочерепных полевок, выраженные вторым главным фактором (D2), длиной (L), шириной (W) и индексом ширина/длина (W/L) m1. Данные И. Б. Головачева с соавторами [2001] по Приуральской Субарктике использованы для построения графика длины (L).

Заметно отсутствие устойчивых временных трендов размеров m1 в среднем-позднем неоплейстоцене (Рисунок 6.42). Средние значения длины m1 у плейстоценовых полевок Западной Сибири (бассейн Оби) варьируют в пределах 2.61 – 2.8 мм [Смирнов и др., 1986], т.е. находятся в пределах диапазона значений, характерных для европейской части ареала.

Начиная с МИС4-3 выявлена слабая (на уровне тенденции) отрицательная связь между размерами m1 и суровостью климата, оцененной по $\delta^{18}O$. Наименьшие размеры m1 отмечены у полевок из МИС 2 (Рисунок 6.42).

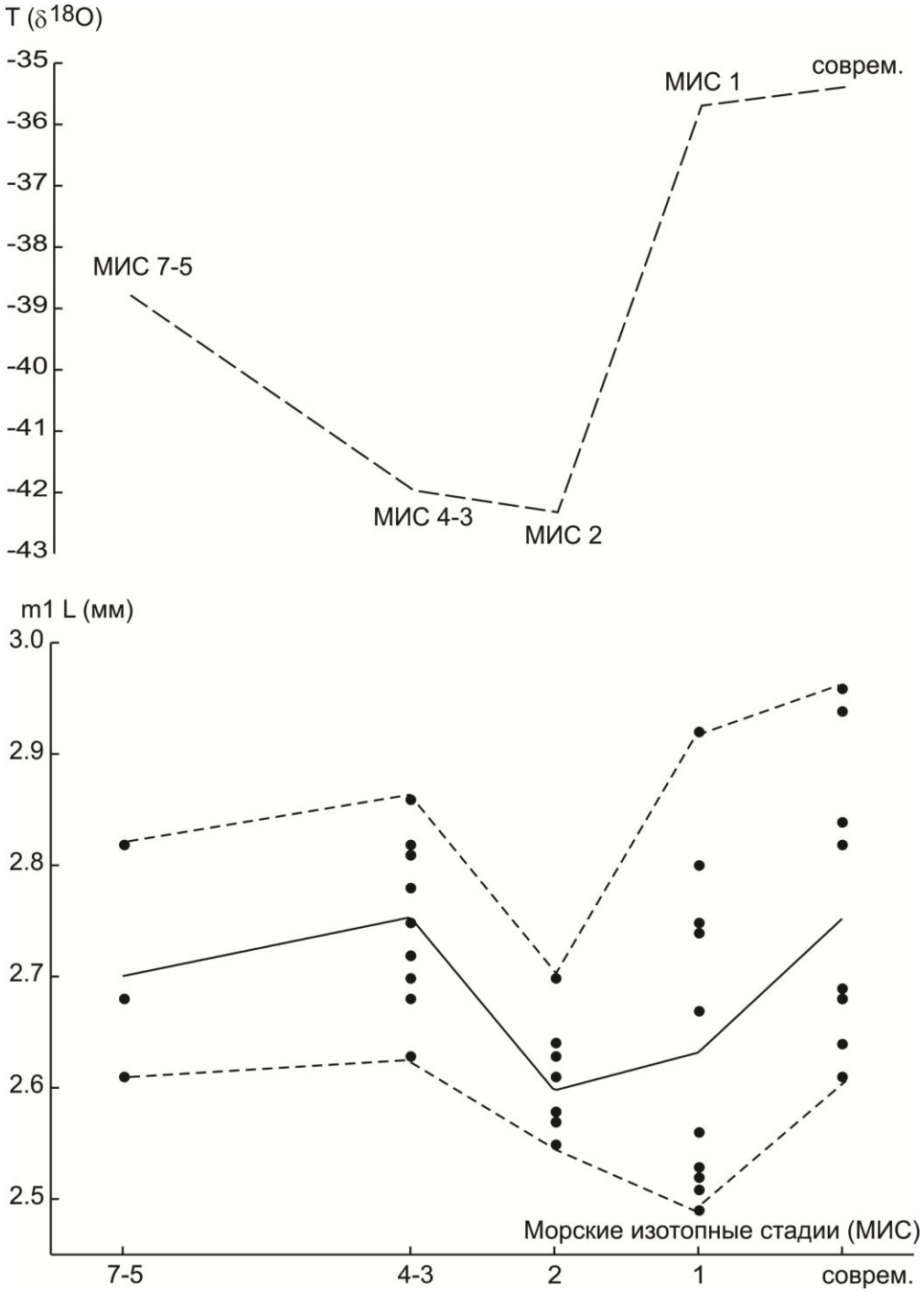


Рисунок 6.42 – Временны*е* тренды длины m1 плейстоценовых популяций Европы (Таблица 6.19) и основной тренд глобального климата (T, $\delta^{18}O$, скважина NGRIP1) [Rasmussen et al., 2014]

Средняя длина m1 у полевок последнего ледникового максимума и периода дегляциации статистически значимо отличается от современных (Mann-Whitney U Test, p=0.002), и более древних полевок МИС 4-3 (p=0.0002).

Четыре зуба из среднеплейстоценового местонахождения Гавриловка имеют простые грегалисные (2 экз.) и грегалоидно-микротидные морфотипы (2 экз.). Ширина одного из зубов относительно большая, тогда как длина единственного целого экземпляра невелика (см. раздел Размеры на стр. 259). Их размеры находятся в пределах изменчивости современных и поздненеоплейстоценовых животных.

Один из основных вопросов, возникающих при исследовании ископаемых узкочерепных полевок, это проблема происхождения современных изолированных групп популяций в результате разрыва обширного плейстоценового ареала в Евразии. Эта проблема тесно связана с исследованиями генетической преемственности современных и плейстоценовых полевок. Л. И. Рековец [1978] считал, что в плейстоцене в бассейне Днепра (Новгород-Северский) обитал отдельный ископаемый подвид *M. g. kriogenicus*, который вымер, не оставив потомков. В. А. Кочев [1993] предполагал, что разрыв ареалов и образование степного и тундрового подвидов произошло ранее среднего плейстоцена. А. Г. Малеева [Черных, Малеева, 1971] высказывала предположение о том, что в позднем плейстоцене Среднего Зауралья обитали две формы, отличающиеся по размерам и позднее крупная форма стала предком современного тундрового, а мелкая – степного подвидов. Промежуточные размеры зубов ископаемых полевок, таким образом, объясняются смешением в материалах двух этих форм. По мнению Н. Г. Смирнова с соавторами [1986] два подвида на Западно-Сибирской низменности сформировались в голоцене, после распада плейстоценового «тундро-степного» биома, когда единый ареал оказался разорван сплошной таежной зоной. Опираясь на данные И. Б. Головачева с соавторами [2001], которые показывают, что в позднем плейстоцене и раннем голоцене в Приуральской Субарктике обитали еще полевки с мелкими и архаичные молярами, Н. Г. Смирнов с соавторами [2007] заключают, что формирование крупного тундрового подвида произошло не ранее 3–4 тыс. лет назад.

На материалах Южного Урала, Зауралья и юга Западной Сибири было показано, что в раннем валдае здесь обитали узкочерепные полевки с мелкими зубами, затем в позднем валдае зубы животных стали крупными, а к современности опять измельчали [Смирнов и др., 1990; Смирнов, 1996; Головачев и др., 2001; Струкова, 2003]. Такую динамику размерных показателей связывают с климатическими изменениями, когда похолодание вызывает увеличение размеров и возникает как бы аналогия с современной картиной размерной изменчивости – крупные обитают на севере, а мелкие на юге. Достоверное увеличение размеров m1 между концом среднего плейстоцена (МИС 7-5) и позднего плейстоцена (МИС 4-2) было обнаружено у полевок из Bisnik Cave (Польша) [Klimowicz et al., 2014]. На исследованном материале показана определенная тенденция к уменьшению размеров m1 при сохранении общих пропорций зуба в позднем валдае (МИС 2) в наиболее холодный этап позднего плейстоцена.

Размеры моляров у более ранних (МИС 4-3) полевок и в позднеголоценовых и в рецентных выборках существенно варьируют, но, как правило, они больше, чем у поздневалдайских полевок. Поэтому исключить влияние экологических условий на размеры животных нельзя. Снижение размеров m1 в популяциях северо-востока Европы в МИС 2 по сравнению с более ранними и более поздними популяциями противоречит гипотезе о положительном влиянии сурового климата на размеры узкочерепной полевки.

Современные и позднеголоценовые полевки, обитающие в тундрах, не демонстрируют отчетливой морфологической преемственности с позднеплейстоценовыми животными региона (Рисунок 6.43). Моляры современных полевок (Пай-Хой, Шапкина и Адзьва) отличаются более крупными размерами и пропорциям (относительно высокая величина индекса W/L) от ископаемых. Очень близки им по длине зубы полевок из Полярного Урала (Красный Камень), однако все они заметно меньше рецентных животных Ямала и северного Зауралья (Паюта).

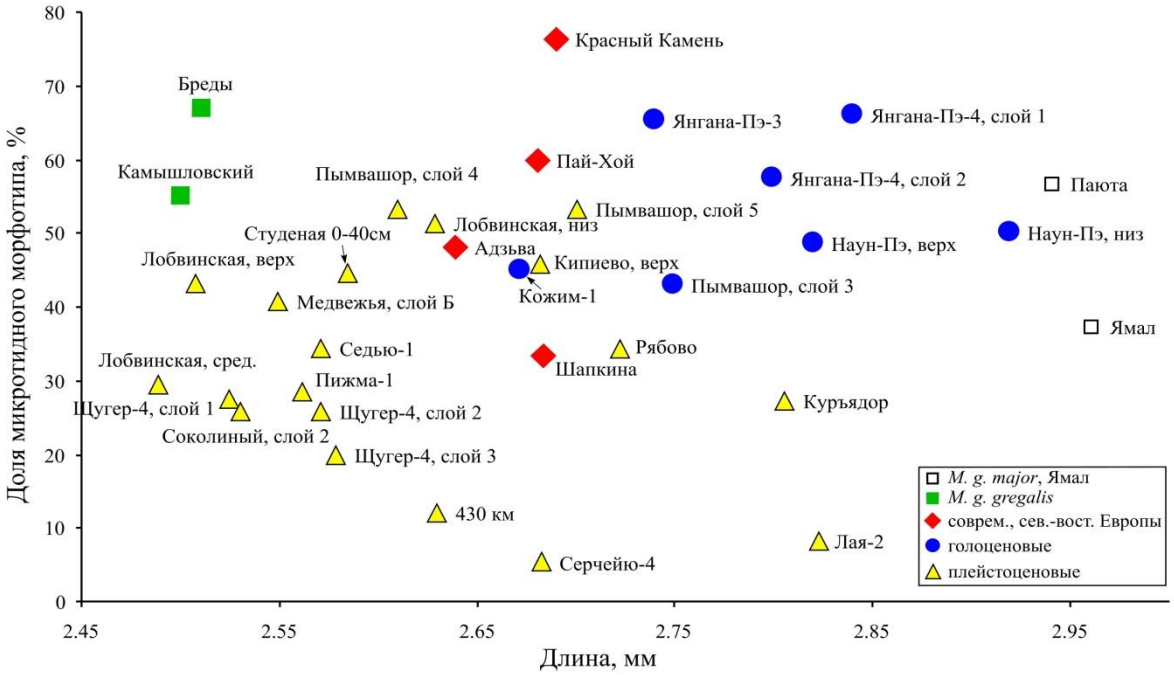


Рисунок 6.43 – Размерные и морфотипические характеристики первых нижних моляров поздненеоплейстоценовых, голоценовых и современных *M. gregalis*. Данные по местонахождениям Красный Камень, Янгана-Пэ, Наун-Пэ, Паюта, Ямал, 430а км, Пымвашор, Камышловский и Бреды взяты из работы И.Б. Головачева с соавторами [2001].

Изменчивость размеров m1 современных полевок находится в пределах изменчивости полевок из голоценовых местонахождений. При этом разные выборки позднего голоцена из одного компактного района на восточном склоне Полярного Урала демонстрируют существенно различия по размерам. Так, например, зубы из Янгана-Пэ-3 близки молярам из Красного Камня. Первые нижние моляры из нижнего горизонта Наун-Пэ практически не отличаются по размерам от m1 из Паюты и Ямала, а из верхнего горизонта – близки к зубам из выборки Янгана-Пэ-3 (слои 1 и 2). Современные m1 из Адзьвы оказываются схожи с относительно мелкими молярами из раннеголоценового местонахождения Кожим-1 (западный склон Приполярного Урала). Судя по размерным параметрам m1 (промежуточным между тундровым и степным подвидами), современные полевки Большеземельской тундры и севера Урала (западного и восточного склонов), скорее всего, не принадлежат ямальскому подвиду *M. g. major*, но вопрос

об их подвидовой самостоятельности остается открытым. Морфологические характеристики подвида *M. g. tundrae*, на взгляд автора, выражены не четко, а изменчивость ряда параметров (окраска меха, размеры черепа и др.) относительно высока [Петров, 1994].

На материале данной работы не получила своего подтверждения гипотеза о влиянии изменений климата позднего плейстоцена – голоцена на строение антероконидного отдела. Показано, что популяционные выборки с относительно высокими частотами «архаичных» или «продвинутых» морфотипов встречаются на протяжении всего рассматриваемого временного интервала. При этом устойчиво доминируют три морфотипа *g3, g4* и *m1*. Только в двух, по-видимому, наиболее древних (ранневалдайских) местонахождениях – Лая-2 и Серчейю-4 не отмечены наиболее сложные варианты строения антероконидного отдела m1. Частота встречаемости архаичных грегалоидных морф *g1, g2* существенно снизилась между 90-50 Kyr BP, а частота *m3* в тоже время возросла, хотя и не так существенно. Наиболее высокая, в среднем, встречаемость морфотипа m3 отмечена в рецентных и дегляциальных (~14 Kyr BP, интерстадиальный комплекс бёллинг-аллерёд, GI-1) популяциях.

По распределению морфотипов современные выборки также существенно различаются между собой. Самые высокие доли зубов с усложненным антероконидом обнаружены в выборках из горных районов – Красного Камня (76.2%) и Пай-Хоя (60%), а самые низкие – из равнинных областей Большеземельской тундры (Шапкина, 33%) и Ямала (37.3%). Основные различия между одновозрастными выборками определятся частотами архаичных и продвинутых, но относительно редких вариантов строения антерокона, таких как морфотипы *g1, g2* и *m3*.

В условиях вивария показано, что морфотипическое разнообразия антероконида m1 у узкочерепных полевок может иметь как генетическую, так средовую эпигенетическую компоненту [Markova et al., 2013]. Было обнаружено статистически значимое влияние генетической компоненты (материнский эффект) на морфологическую сложность m1. В тоже время в процессе онтогенеза у более 50% исследованных животных наблюдались определенные изменения в строении антероконида, причем это могло быть как усложнение, так и упрощение структуры

жевательной поверхности. Данное исследование указывает на то, что наблюдаемое разнообразие морфотипической структуры в современных и ископаемых географически разобщенных выборках, вероятно, обусловлено в первую очередь генетическим меж- и внутрипопуляционным полиморфизмом. Непрерывные (не дискретные) изменения структуры антероконида и переходов между морфотипами является косвенным свидетельством сложной регуляции роста зубов с участием как генетических, так и средовых факторов.

Молекулярная филогеография рецентных популяций узкочерепной полевки позволяет предполагать различные сценарии эволюции вида [Lissovsky et al., 2013; Petrova et al., 2015]. Имеющиеся данные указывают на возможность существенной генетической дивергенции без видимых морфологических различий и наоборот. Это обстоятельство снижает значение оценок дивергенции по морфологическим признакам в исследованиях эволюции современных форм этого вида без параллельного сравнительного генетического анализа.

Генетические связи между рецентными и ископаемыми полевками не были исследованы до сих пор. Предполагаемое время дивергенции между исследованными популяциями современной «степной» и «тундровой» формами оценивается временным интервалом раннего-среднего голоцена. T. V. Petrova et al. [2015] предполагают, что на всем Урале в неоплейстоцене встречался один гаплотип A2, который в настоящее время сохранился только на севере Урала и в Приуралье, а на Южном и Среднем Урале он заместился (по-видимому, в голоцене) гаплотипом A1, за счет популяций, обитавших юго-восточнее. Это означает, что потомками позднеплейстоценовых животных являются только представители «тундрового» подвида. Результаты предпринятого морфометрического исследования m1 полевок северо-востока Европы однозначно ни подтверждают, ни отвергают прямые генетические связи современных животных с полевками, обитавшими на этой территории в позднем плейстоцене и раннем голоцене.

Дальнейший прогресс в установлении генетической преемственность популяций возможен после прямого сравнения результатов молекулярно-генетических исследований современных и ископаемых полевок.

Microtus agrestis Linnaeus, 1761

Раздел содержит описание морфологически сходных остатков двух видов – полевки Миддендорфа и темной (пашенной) полевки. Полевка Миддендорфа (*Alexandromys* (gr. «*mongolicus*») *middendorffii* Poljakov, 1881) включается сейчас в группу видов «*mongolicus*» рода восточно-азиатских полевок *Alexandromys,* а форма *hyperboreus* (северосибирская полевка) рассматривается в качестве одного из подвидов этого вида [Абрамсон, Лисовский, 2012]. Темная полевка (*Microtus* (*Agricola*) *agrestis* Linnaeus, 1761) включается в род *Microtus*, но в обособленном подроде *Agricola*, достаточно удаленном от видов подрода *Microtus* в узком понимании [Абрамсон, Лисовский, 2012].

М а т е р и а л . 671 m1.

М е с т о н а х о ж д е н и е . Щугер-1, 2, 4, 5; Кожим-1, 2; Соколиный, Седью-1, 2; Пижма-1, 3, 4; Лая-3, 4; Серчейю-1, Большая Слуда, Гавриловка.

В о з р а с т . Средний неоплейстоцен – поздний голоцен.

О п и с а н и е . Видовая диагностика полевки Миддендорфа и темной полевки проводится по первому нижнему коренному зубу, а темной полевки еще и по M1 и M2, которые имеют маленькую дополнительную эмалевую призму в задней части зуба. По форме передней непарной петли в большинстве случаев они различаются довольно хорошо. Антероконид полевки Миддендорфа более широкий со слабо выраженным перехватом – более слабо выраженными передними входящими углами. У темной полевки петли антероконида более узкие остроконечные (Рисунок 6.44). Однако, изменчивость формы жевательной поверхности m1 этих двух видов относительно велика. Так, например, на Рисунок 6.45 под номером 9 можно видеть морфотип полевки Миддендорфа, почти не отличимый по форме антероконида от зубов темной полевки. Н. Г. Смирновым с коллегами [1997) был предложен способ разделения m1 рассматриваемых видов полевок по степени асимметрии зуба. Первые нижние моляры полевки Миддендорфа менее асимметричны, а темной полевки – заметно более асимметричны. Для этого измеряется длина зуба и ширина призм на разных сторонах зуба (расстояния FB и AB и их отношение), как показано на Рисунок 6.44. На графике распределения зубов двух видов по степени асимметрии, приводимом в указанной работе, облака точек двух видов не перекрывались. Разделение на виды проходило по уровню

BF/AB 1.6. В настоящей работе использовалась эта методика для идентификации m1, но результаты ее применения неоднозначны. Для примера на Рисунке 6.46 показано распределение m1, отнесенным к группе agrestis–middendorffii по форме передней непарной петли, из местонахождения Седью-1 по признакам асимметрии (BF/AB) и длины. На данном рисунке можно видеть, что облако точек четко не разделяется. Можно только предположить, что возможный уровень разделения видов по асимметрии находится примерно на отношении BF/AB около 1.5 (пунктирная линия на Рисунке 6.46). Выше пунктирной линии располагаются точки более асимметричных зубов темной полевки, а ниже линии – менее асимметричные точки зубов полевки Миддендорфа. Следует, однако, учесть, что изменчивость формы жевательной поверхности полевок относительно велика. Так, например, на Рисунке 6.45 можно видеть, что зубы полевки Миддендорфа под номерами 1, 5, 7 асимметричны в такой же степени, как и моляры темной полевки. В данной работе разделение двух видов проводилось по комплексу признаков: по строению антероконидного отдела m1, по строению M1 и M2, а также с учетом асимметрии m1 по вышеописанной методике.

В материалах встречаются уверенно определяемые моляры темной полевки и полевки Миддендорфа. Темная полевка встречается не только в таежных фаунах голоцена, но и в местонахождениях позднего неоплейстоцена совместно с тундровыми видами. В аллювиальных местонахождениях региона (Лая-3, 4; Серчейю-1, Большая Слуда, Гавриловка) остатки полевки Миддендорфа демонстрируют типичное строение антероконидного отдела, что можно видеть, например, по молярам из местонахождения Серчейю-1 (Рисунок 6.47).

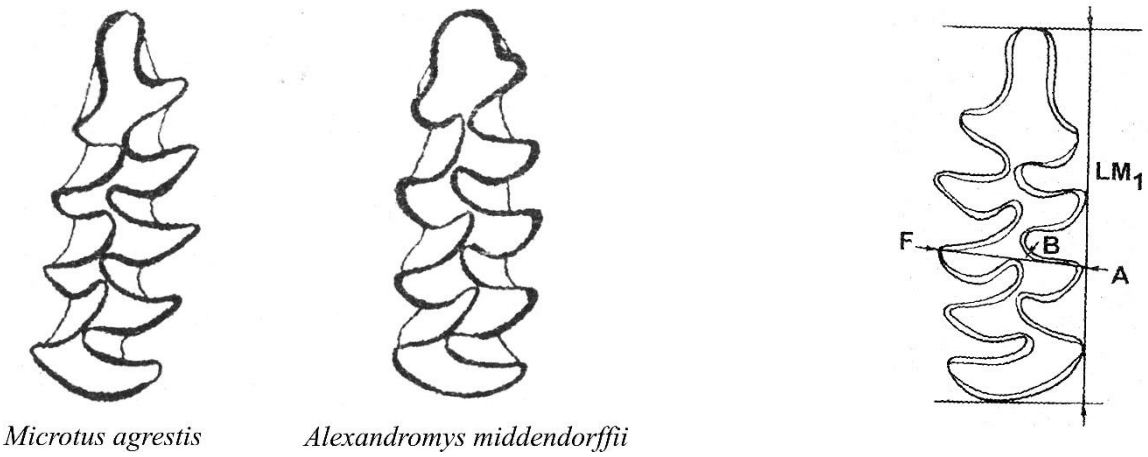


Рисунок 6.44 – Первые нижние коренные зубы темной полевки и полевки Миддендорфа и схема измерения m1 [Смирнов и др., 1997]

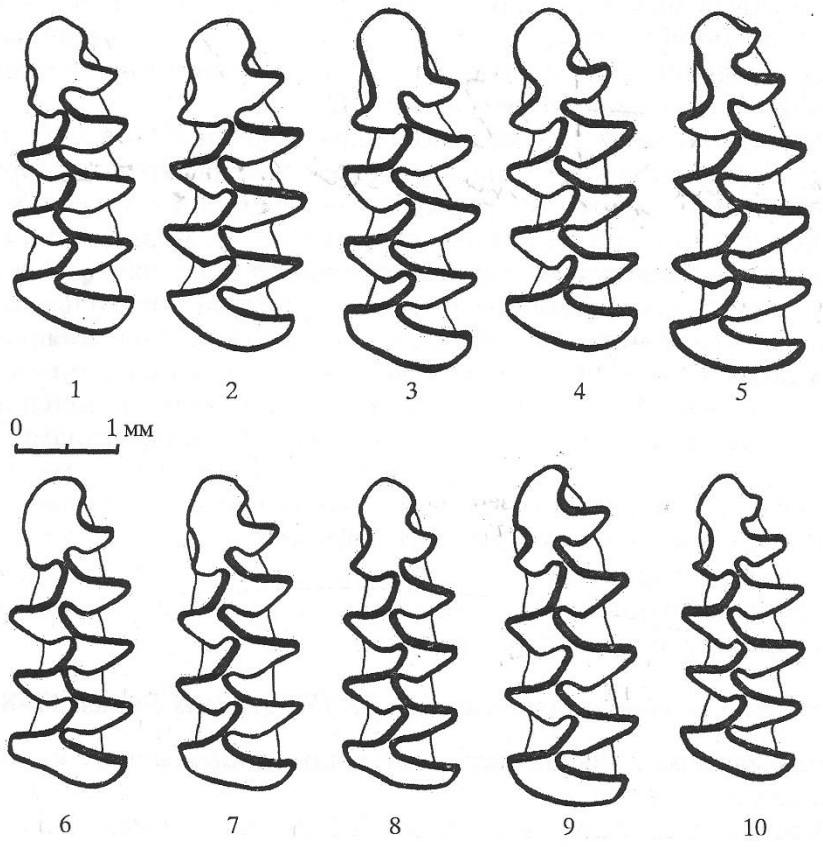
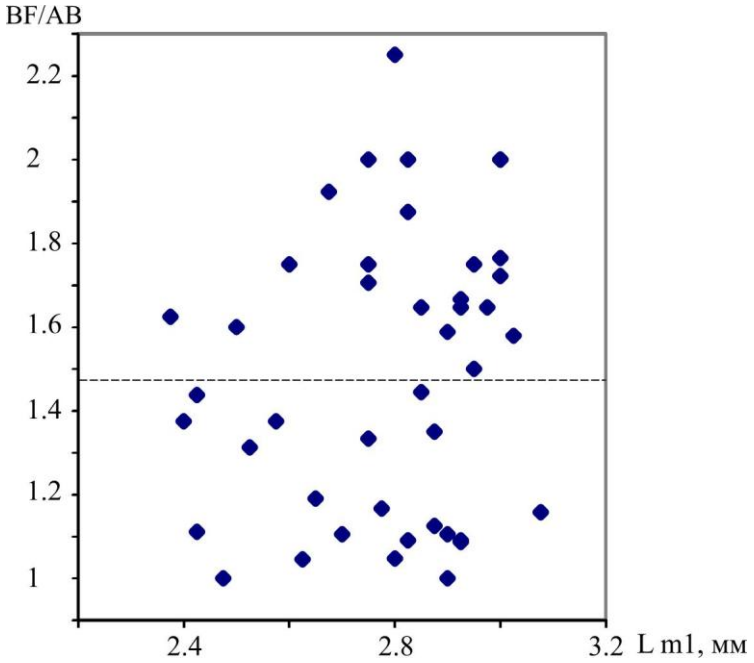


Рисунок 6.45 – Разновидности рисунка жевательной поверхности современных полевок Миддендорфа [Смирнов и др., 1986; цит. по: Бородин, 2009]



Рисунке 6.46 – Распределение m1 полевок из местонахождения Седью-1 по признакам асимметрии (BF/AB) и длины зуба

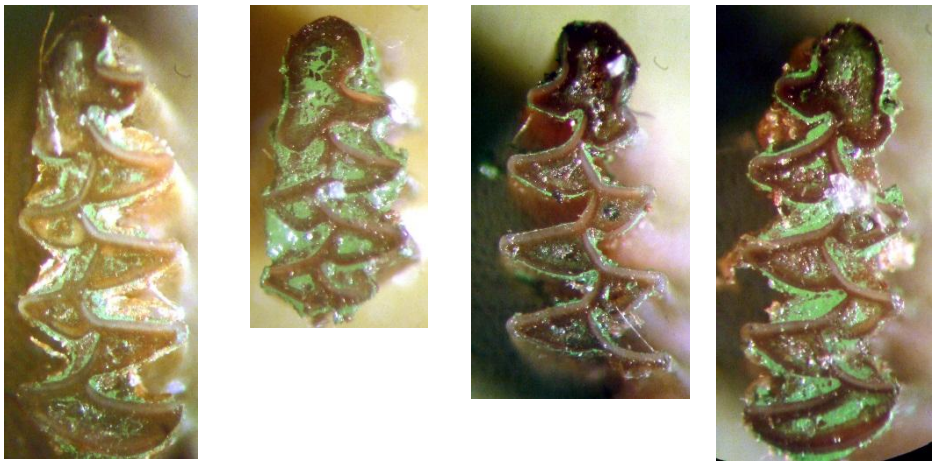


Рисунок 6.47 – m1 полевок Миддендорфа (*Alexandromys middendorffii*) из местонахождения Серчейю-1.

Группа «*oeconomus*»

Род Alexandromys Ognev, 1914

Alexandromys (gr. «*oeconomus*») *oeconomus* Pallas, 1776

М а т е р и а л . Определены 538 m1.

М е с т о н а х о ж д е н и е . Большая Слуда, Гавриловка, Щугер-1, 2, 4, 5; Кожим-1, 2; Соколиный, Седью-1, 2; Пижма-1, 3, 4.

Возраст. Средний неоплейстоцен – поздний голоцен.

Размеры. Измерялись m1 полевки-экономки из Седью-1 (n=68). Длина: сред. 2.77, мин. 2.425, макс. 3.925, ст. отклон. 0.275; ширина: сред. 1.089, мин. 0.9, макс. 1. 25, ст. отклон. 0.0719.

Описание. Видовая диагностика возможна по первому нижнему коренному, передняя непарная петля которого широко сливается с расположенным за ней лингвальным треугольником. По форме антероконида m1 различают относительно большое (до 10 и более) число вариантов строения [Зажигин, 1980; Nadachowski, 1982; Смирнов и др., 1986; Фадеева, 2005; Бородин, 2009], встречающихся как у ископаемых (поздний неоплейстоцен), так и у современных полевок, но стратиграфическое и таксономическое значение морфотипической изменчивости остается пока не выясненным.

Таким образом, в данной главе для большинства видов приведены палеонтологические описания, а также на оригинальном и литературном сравнительном материале рассмотрены морфологические особенности трех массовых таксонов грызунов – леммингов Lemmini, узкочерепной полевки и видов в роде *Dicrostonyx*.

Исследование изменчивости размерных и морфотипических признаков коренных зубов Lemmini позволило выявить ряд особенностей изученных выборок представителей трибы. Установлены размерные и морфотипические различия между родами *Myopus* и *Lemmus*, которые можно использовать для диагностики остатков этих родов из четвертичных местонахождений региона. По размерам и пропорциям ископаемых зубов средне-, позднеплейстоценовые и современные сибирские лемминги северо-востока европейской части России не отличаются друг от друга. Установлено определенное своеобразие морфотипических характеристик средне-, позднеплейстоценовых и современных сибирских леммингов региона, при отсутствии выраженного временного тренда морфологических изменений. Выявлены морфотипические различия между географически разобщенными популяциями современного норвежского лемминга.

Для узкочерепных полевок северо-востока Европы обнаружено высокое разнообразие морфотипов m1, особенно в позднем неоплейстоцене. На этом фоне

не выявлены устойчивые временные тренды в соотношениях «архаичных» грегалоидных и «продвинутых» микротидных морфотипов m1, по крайней мере, в последние 50-45 тыс. лет. Высокой долей (более 50%) зубов архаичного морфотипа выделяются только две выборки – Лая-2 и Серчейю-4, датируемые ранним валдаем. Форма антероконида и размеры m1 варьировали независимо друг от друга. Размеры первого нижнего моляра полевок из поздненеоплейстоценовых местонахождений варьировали в широких пределах.

История морфотипических изменений формы жевательной поверхности первого и второго коренных зубов копытных леммингов описана в терминах стадий развития зубной системы. Применение данной схемы является удобным способом описания морфологических преобразований в роде *Dicrostonyx* для среднего и позднего плейстоцена.

Установлено, что стадии развития зубной системы средне-поздненеоплейстоценовых и современных копытных леммингов в регионе не всегда последовательно сменяли друг друга, а часто одновременно сосуществовали популяции, находящиеся на разных стадиях. Существенные различия рисунка жевательной поверхности зубной системы *Dicrostonyx* из одновозрастных местонахождений, наблюдаемые в пределах одного региона, свидетельствуют о мозаичном характере морфотипической изменчивости и относительно параллельной эволюции зубной системы в популяциях копытных леммингов.

7. Биостратиграфия среднего и верхнего неоплейстоцена Европейского Северо-Востока по грызунам

Млекопитающие являются одной из важнейших групп для палеонтологического обоснования стратиграфии континентальных отложений верхнего кайнозоя, т.к. они эволюционировали с высокой скоростью, быстро и широко расселялись. Периодизация плиоцена и квартера по млекопитающим, в том числе и создание биохронологических шкал, с самых истоков этой работы до современного состояния вопроса подробно рассматривается в работе Э. А. Вангенгейм и А. С. Тесакова [2008] и других публикациях этих авторов [Вангенгейм и др., 1991, 2001; Тесаков и др., 2009]. Не пересказывая содержания всех вопросов, рассматриваемых в упомянутых публикациях, стоит отметить ряд важных моментов, касающихся настоящей работы. Представляется очень правильной идея о том, что для фаунистических комплексов В. И. Громова следует оставить критерии, предложенные им самим – как биохронов слонов мамонтовой линии. В настоящее время разработана зональная шкала по полёвкам плейстоцена умеренных широт Восточной Европы [Вангенгейм, Тесаков, 2008; Тесаков и др., 2017] по трём филетическим линиям: Borsodia–Prolagurus–Lagurus, Mimomys–Arvicola, Allophaiomys–Microtus (Stenocranius) (Рисунок 7.1). Всего выделено 11 зон от хрона Олдувей до голоцена (9 зон совместного распространения таксонов и 2 зоны распространения видов). Границы проводились по появлению нового вида.

Кроме того, для понимания наиболее актуального содержания биостратиграфических исследований квартера по млекопитающим на современном этапе очень важны основные задачи таких исследований, сформулированные в работе Э. А. Вангенгейм и А. С. Тесакова [2008]. Во-первых, ими указывается на необходимость выявления региональных палезоогеографических особенностей фаун млекопитающих и разработки критериев корреляции региональных подразделений по разным ландшафтно-климатическим зонам. Во-вторых, отмечается потребность в разработке региональных дробных шкал по мелким млекопитающим плиоцена и квартера северных широт. В-третьих, говорится, что нужно построить региональные зональные шкалы по мелким млекопитающим в разных ландшафтно-климатических зонах, их взаимной корреляции и привлечения как можно большего числа филетических линий для этих шкал.

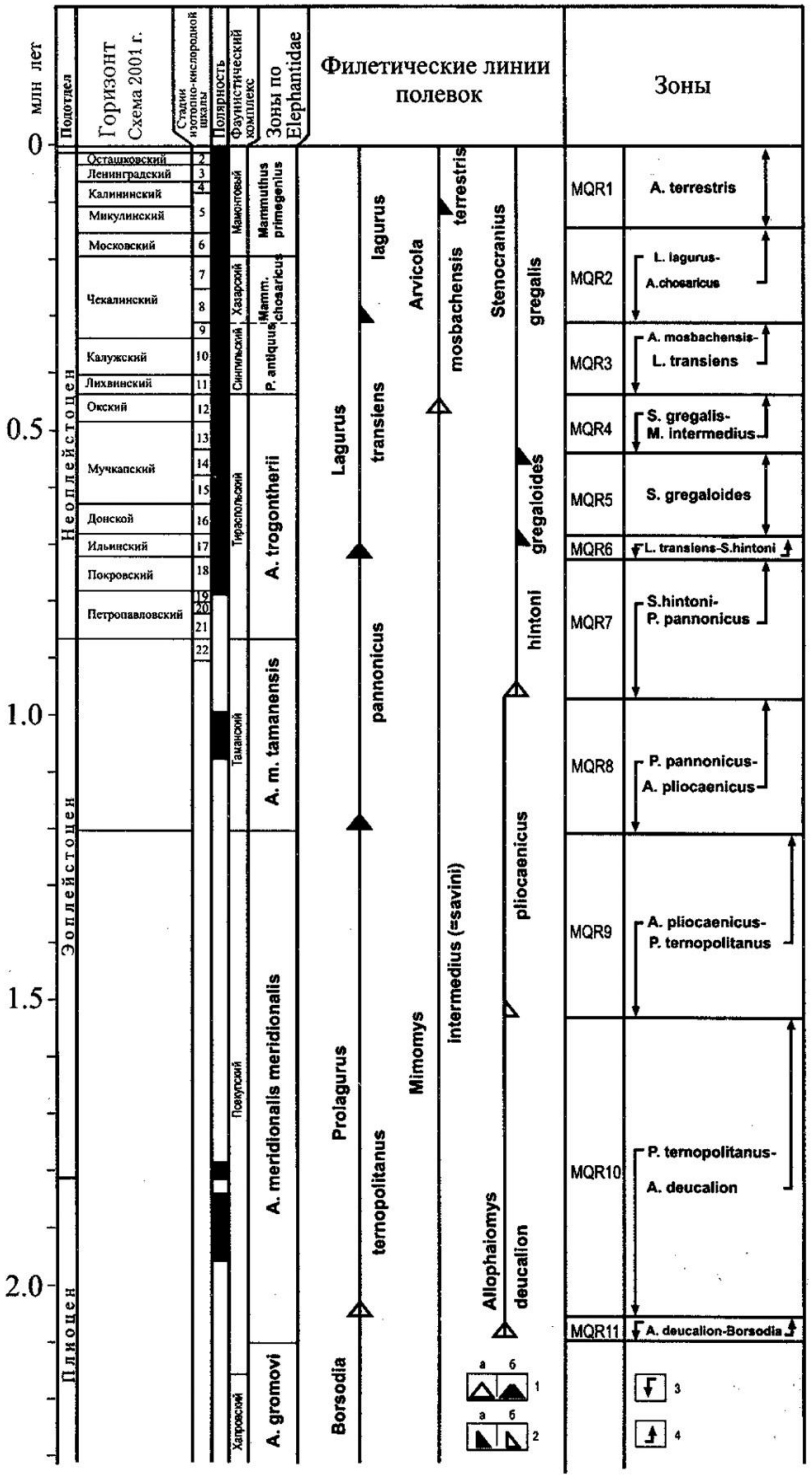


Рисунок 7.1 – Биозоны (биохронологические зоны) по полёвкам Восточной Европы [Вангенгейм, Тесаков, 2008]. 1 – уровни появления родов полёвок: а – привязанные к границам горизонтов, б – точное положение в пределах горизонта не определено; 2 – уровни появления новых видов: а – привязанные к границам горизонтов, б – точное положение в пределах горизонта не определено; 3 – появление индекс-вида; 4 – исчезновение индекс-вида.

В-четвёртых, указывается на желательность корреляции комплексов В. И. Громова с подразделениями по полёвкам, учитывая при этом, что границы по микромаммалиям не обязательно должны совпадать с границами комплексов крупных млекопитающих. В-пятых, отмечается, что требуется унификация номенклатуры дробных биохронологических подразделений по мелким млекопитающим и разработка четких принципов их выделения.

Представляется, что решение этих вопросов является амбициозной задачей для исследователей в разных частях планеты. В данной работе делается попытка решения перечисленных задач для территории крайнего Северо-Востока Европы на материале видов высоких широт. Изучаемый регион имеет свою специфику геологической истории в квартере. Здесь в естественных обнажениях вскрываются только отложения не ниже среднего неоплейстоцена, а самые древние остатки млекопитающих найдены в отложениях печорского и родионовского горизонтов (МИС 8-7). Весь этот интервал сопоставляется лишь с двумя биохронологическими зонами по полёвкам Восточной Европы (Рисунок 7.1) – MQR1 и MQR2. Кроме того, интересной особенностью изучаемого региона является то, что комплексы остатков мелких млекопитающих из аллювиальных отложений включают остатки только трёх холодолюбивых видов грызунов – копытного и сибирского леммингов и узкочерепной полёвки. В аллювии Русской равнины, например, обычно находят остатки большего числа видов мелких млекопитающих [Маркова, 1982; Агаджанян, 2009 и др.], причем ископаемые сообщества не только холодных периодов, но и межледниковий. Такой узкий набор видов в аллювиальных толщах северо-востока Европы, скорее всего, связан с характером осадконакопления и палеогеографическими особенностями неоплейстоцена. Главной отличительной чертой региона является близость к центрам оледенений, которая, очевидно, и определяет остальные характерные черты, с ней связанные. Наличие остатков только холодолюбивых видов свидетельствует о том, что почти весь аллювий равнинных рек сформировался в холодные отрезки среднего и позднего неоплейстоцена. По-видимому, большая часть местонахождений сформирована в отложениях перигляциального аллювия. В межледниковья накопление аллювия происходило в меньших масштабах. Главной отличительной особенностью аллювиального осадконакопления в периоды оледенений является понижение базиса эрозии рек из-за падения уровня моря вследствие связывания воды ледниками.

Понижение базиса эрозии, очевидно, приводит к усилению речной деятельности и накоплению аллювиальных толщ русловой и прирусловой фаций, которые, в основном и содержат остатки млекопитающих. В межледниковые периоды эта работа приостанавливается, скорость течения снижается, происходит развитие пойменного, озерного и болотного осадконакопления, о чем свидетельствует наличие торфяников и озерных глин с теплыми спорово-пыльцевыми спектрами в разрезах межледниковых отложений региона. Таким образом, здесь отсутствуют остатки видов тех филогенетических линий, на которых построена шкала по полёвкам, и поэтому пока не получается напрямую установить ни границу зон MQR1 и MQR2, ни продолжительность зоны MQR1. Однако, высокая скорость эволюции, наблюдаемая в эволюции *Dicrostonyx* по морфологическим уровням (стадиям) эволюционного развития в пределах рода, позволяет рассмотреть этот короткий интервал с детальностью, существенно превышающей среднюю для существующей биохронологической шкалы.

В предыдущей главе было рассмотрено содержание эволюционных изменений в трех основных группах ископаемых четвертичных полевок – копытного и сибирского леммингов и узкочерепной полевки, для использования их в биостратиграфии. Установлено, что основное биостратиграфическое значение имеют копытные лемминги и, в значительно меньшей степени, узкочерепная полевка. Основным содержанием данной главы должно стать, по логике стратиграфического исследования, рассмотрение двух важных вопросов – формализации биостратиграфического значения группы в виде стратиграфических единиц и взаимопроверки биостратиграфического метода всем комплексом доступных стратиграфических данных.

Формализация результатов стратиграфических исследований, их прямое выражение в стратиграфических единицах (зонах) связаны с рядом проблем, которые подробно рассмотрены в монографии Ю. Б. Гладенкова [2004]. Это проблемы типизации зон, их стратиграфического объема и пространственного масштаба, принципов выделения, палеонтологической характеристики и стратотипов. Для формализации стратиграфических результатов данной работы представляется продуктивным использовать подход из упомянутой работы Ю. Б. Гладенкова [2004], рассматривая каждый атрибут зоны в контексте упомянутых проблем.

В работе предлагается выделять биозоны – специальные биостратиграфические подразделения, устанавливаемые на основании стадий эволюции зубной системы

копытных леммингов, как уровней в пределах эволюционной тенденции. При этом биозоны удобно именовать также, как и стадии зубной системы по примеру Н. Г. Смирнова [Смирнов и др., 1997], как морфы неопределенного таксономического ранга в пределах видов *D. simplicior, D. gulielmi* и *D. torquatus* и промежуточные переходные морфы между видами. Таким образом, выделяются зоны распространения морф 2 и 3 *D. simplicior,* зоны *D.* ex gr. *simplicior-gulielmi* и *D.* ex gr. *gulielmi-simplicior*, зоны морф 3-1 *D. gulielmi*, зона *D.* ex gr. *gulielmi-torquatus* и зона вида *D. torquatus*.

В отношении типологической сущности зон, выделяемых в данной работе, представляется, что наиболее подходящим вариантом для выражения стратиграфического содержания выявленных эволюционных стадий в историческом развитии копытных леммингов является филозона (зона родословной). Это вытекает из сути предлагаемых зон, как слоев, в которых распространен таксон, представляющий собой отрезки конкретной филогенетической линии или тенденции (тренда) развития этой лини, ограниченной снизу и сверху по разрезу изменениями в характере развития [Стратиграфический кодекс России, 2005]. Что касается других свойств выделяемых зон, то следует отметить также следующее. Очевидно, что данные филозоны являются, во-первых, зонами в очень узком биостратиграфическом смысле, т.е. это специальные биостратиграфические подразделения, не претендующие быть частью яруса или даже монотаксонной зоной. Указанием на характеристику комплекса видов, который сопровождает филозоны, в понимании, близком к оппель-зоне, может быть отнесение выделяемых филозон к зонам MQR1 и MQR2. Во-вторых, очевиден региональный масштаб выделяемых зон, который пока трудно сопоставить с масштабами, используемыми в Стратиграфическом кодексе России [2005]. В недавнем геологическом прошлом границы палеобиогеографической области, в которой был распространен такой вид, как копытный лемминг были очень широки, занимая почти всю северную Евразию. Однако, выявление пространственных масштабов эволюционных трендов, положенных в основу выделения зон на Северо-Востоке Европы, требует гораздо более широкого исследования с привлечением значительного материала по Европе и Азии. Скорее всего, более близким масштабом в Стратиграфическом кодексе России [2005] является местный, при котором латеральное распространение зоны определяется границами палеобиогеографического района или его части. Что касается смыкаемости выделяемых филозон, то в этом аспекте следует отметить следующее. В тех случаях,

когда в распоряжении исследователя есть обширный одновозрастный хорошо датированный материал, как в данном случае для позднего плейстоцена, то выявляется несмыкаемость зон, являющаяся следствием мозаичного характера эволюции копытных леммингов. Однако, следует отметить в целом относительно незначительный масштаб перекрывания эволюционных стадий развития и, соответственно, филозон. Если же материала относительно немного и он распределен по разрезу, то зоны выглядят смыкаемыми, хотя если бы в распоряжении исследователя был более представительный материал, то скорее всего, проявилось бы небольшое перекрывание, несмыкаемость зон. Таким образом, вопрос смыкаемости зон остается пока открытым. Предлагаемый вариант выделения филозон по копытному леммингу и сопоставление их с основными стратиграфическими подразделениями приводится на рисунке 7.2.

В рамках задачи проверки биостратиграфического метода в данной работе результаты морфологического изучения остатков копытных леммингов сопоставляются с геологическими и палеонтологическими данными по среднему и верхнему неоплейстоцену северо-востока Европы. Важно отметить, что здесь не выводится относительный возраст из морфологии грызунов, а рассматривая все стратиграфические признаки независимо друг от друга, осуществляется взаимопроверка методов в определении возраста геологических тел. Таким образом, в целом оцениваются возможности биостратиграфического метода и ставятся задачи дальнейших исследований «грызуновой» биостратиграфии региона.

Что касается специфики Европейского Севера России, то здесь можно назвать несколько основных признаков, указывающих на относительный возраст осадочных образований в четвертичном разрезе, особенно в его верхней части – неоплейстоцене. Основными критериями расчленения являются структурно-геологические данные, литологические особенности морен и ориентировка удлиненных обломков пород в них, спорово-пыльцевые спектры межморенных отложений, остатки микромаммалий и геохронометрические данные. Следует отметить ряд ограничений их использования, т.к. каждый из этих признаков не дает уникальную стратиграфическую характеристику геологических тел, отличающих их друг от друга, и для применения любого из них находятся серьезные возражения.

На основе изучения спорово-пыльцевых спектров межморенных четвертичных отложений Д. А. Дурягиной и Л. А. Коноваленко [1993] разработаны палинологические

критерии, характерные для каждого межледниковья. Но ни один из межледниковых горизонтов не обладает уникальной, неповторимой палинологической характеристикой, отличающей его от всех остальных. В зависимости от неоднократного изменения климата – чередования потеплений и похолоданий, менялся и состав растительности.

Микромаммалии часто эволюционировали мозаично, не синхронно на больших территориях, а некоторыми геологами все они считаются переотложенными. Кроме того, за последние 200 тыс. только у копытного лемминга эволюция привела к заметному изменению морфологии, которое можно использовать в биостратиграфии, а в большинстве случаев «разрешающая способность» микромаммалий намного меньше.

Данные изучения петрографического состава морен не всегда возможно однозначно интерпретировать если ледник продвигался с шельфа Баренцева и Карского морей по ложу из рыхлых пород, а ориентировка обломков варьирует в разных частях региона из-за того, что ледники продвигались одновременно из разных центров [Astakhov, 2012]. Кроме того, разновозрастные морены ледников из одного центра литологически не отличаются друг от друга. Неэффективность традиционных методов стратиграфии обуславливает необходимость применения геохронометрических термо- и оптиколюминесцентных и уран-ториевых датировок, без которых решить задачи четвертичной хронологии невозможно.

Среди всех стратиграфических критериев, на которых осуществляется проверка биостратиграфического метода, особое значение имеют литологические особенности морен. Ледниковые толщи – единственные геологические тела, выдержанные по простиранию в региональном масштабе. Горизонтам морен разного возраста присущи специфические наборы литологических признаков, обусловленные влиянием удаленных, транзитных и местных питающих провинций и служащие критериями их стратиграфического расчленения и корреляции. Особое значение среди всех методов стратиграфии и геохронологии квартера имеют, безусловно, методы измерения абсолютного возраста.

Что касается остатков мелких млекопитающих, то на севере Европейской части России в неоплейстоценовых аллювиальных отложениях встречаются остатки только трёх видов грызунов – копытного (*Dicrostonyx*) и сибирского (*Lemmus sibiricus*) леммингов и узкочерепной полёвки (*Microtus gregalis*).

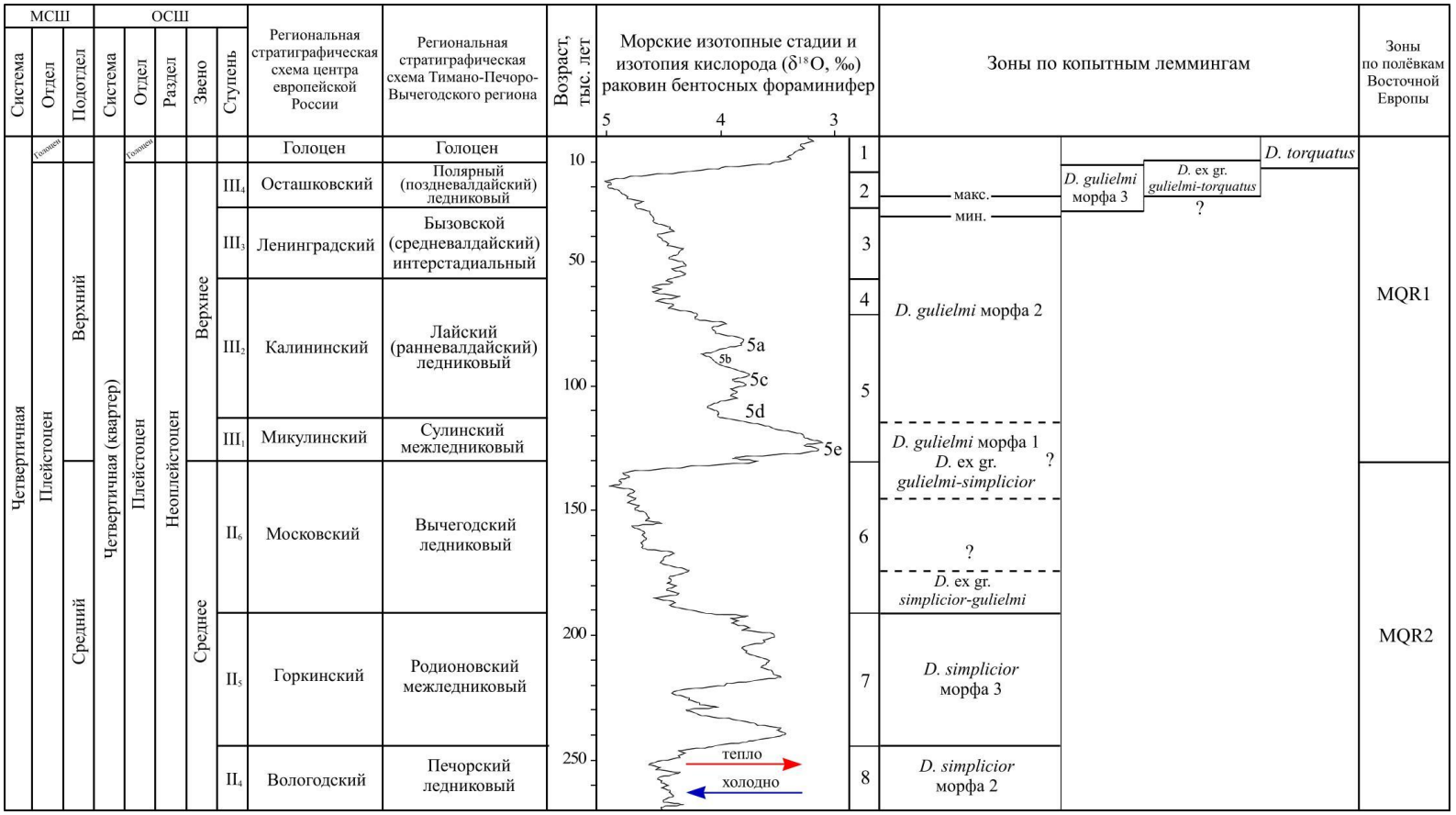


Рисунок 7.2 – Сопоставление Международной [по Cohen, Gibbard, 2011] и Общей [Постановления …, 2008] стратиграфических схем квартера, горизонтов региональной стратиграфической схемы четвертичных отложений северо-востока Европы [Решение…, 1986] с региональными горизонтами центра европейской России [Постановления…, 2002], динамикой климата по данным изотопии кислорода в раковинах бентосных фораминифер и морскими изотопными стадиями [Lisiecki, Raymo, 2005], биохронологическими зонами по полевкам Восточной Европы [Вангенгейм, Тесаков, 2008] и филозонами по копытным леммингам. Пунктирная линия – предполагаемая граница. Мин., макс. – минимальная и максимальная граница данной зоны в регионе.

Среди этих массовых видов наибольшее значение имеют остатки только копытного лемминга [Ponomarev, Puzachenko, 2015]. В эволюции сибирского лемминга не обнаружено заметных трендов, которые можно было бы использовать в стратиграфии среднего и верхнего неоплейстоцена [Ponomarev et al., 2015]. Остатки узкочерепной полёвки найдены в основном в верхненеоплейстоценовых отложениях. Важной особенностью морфотипической изменчивости m1 является её очень высокий уровень, особенно среди поздненеоплейстоценовых выборок в сравнении с голоценовыми и современными. Никаких временных трендов изменения пропорций «архаичных» грегалоидных и «продвинутых» микротидных морфотипов первого нижнего коренного зуба не было найдено для интервала приблизительно 50 тыс. лет. Морфотипические особенности моляров только из двух самых древних местонахождений (Лая-2, Серчейю-4), датируемых предположительно ранним валдаем (лайское время, МИС 5d-a–4), заметно отличались других [Ponomarev, Puzachenko, 2017]. В отличие от всех других выборок, где доля зубов примитивного грегалоидного морфотипа среди m1 достигает 25%, количество таких моляров в местонахождениях Лая-2 и Серчейю-4 превышает 50%.

Остаткам копытных леммингов придавалось особое значение при решении вопросов стратиграфии четвертичных отложений в регионе [Гуслицер, Исайчев, 1976, 1980; Гуслицер, Лосева, 1979; Гуслицер, 1981; Гуслицер и др., 1985; Лосева и др., 1991; Андреичева, 2002 и др.]. Однако, среди палеозоологов и геологов нет единства в оценках возраста местонахождений костных остатков копытных леммингов на северо-востоке Европы [Гуслицер, Исайчев, 1980; Гуслицер, 1981; Лосева и др., 1991; Кочев, 1993; Смирнов и др., 1997; Смирнов, 1999; Андреичева, 2002]. Недоверие к радиоуглеродным датировкам приводит к удревнению возраста ряда позднеплейстоценовых ориктоценозов Гуслицер, Исайчев, 1976, 1980; Гуслицер, 1981; Кочев, 1993]. Опора на морфологию леммингов без учета геологических данных ведет в ряде случаев к омоложению возраста местонахождений [Смирнов, 1999), с чем не соглашаются геологи (Андреичева, 2002].

Для обозначения региональных стратиграфических интервалов используются горизонты региональной стратиграфической схемы Тимано-Печоро-Вычегодского региона [Решение 2-го Межведомственного…, 1986], которые сопоставляются с Межрегиональными корреляционными горизонтами европейской России

[Постановления Межведомственного стратиграфического…, 2008]. Печорский ледниковый горизонт = днепровский, родионовский межледниковый горизонт = горкинский, вычегодский ледниковый горизонт = московский, сулинский межледниковый = мезинский (микулинский), лайский = калининский (ранневалдайский), бызовской = ленинградский (средневалдайский), полярный = осташковский (поздневалдайский).

Верхненеоплейстоценовые горизонты отечественных схем не сопоставляются с подразделениями севера Западной Европы. Так, первый межледниковый интервал в Западной Европе – эем сопоставляется только со стадией МИС 5e, тогда как для европейской части России мезинский горизонт рассматривается в объеме всей МИС 5. Ранневалдайский интервал Европейской России сопоставляется с МИС 4, а средний валдай – с МИС 3. В Западной Европе ранней висле (традиционно коррелируемой с ранним валдаем) соответствует МИС 5d-a, а средней висле (обычно сопоставляемой со средним валдаем) – МИС 4-3 [Zastrozhnov et al., 2018]. Для того, чтобы сделать возрастные привязки точными, далее для позднего неоплейстоцена будет использоваться сопоставления с морским изотопным стадиям.

Печорское (днепровское) время

Позднепечорский возраст леммингов из Гавриловки, Большой Слуды на р. Вычегде и Акиси на р. Печоре не вызывает сомнений, т.к. он подтвержден положением костеносных слоев в разрезе и данными литологического изучения морен [Андреичева, 1992]. Лемминги из этих местонахождений по строению зубной системы относятся к самой «примитивной» морфе 2 *D. simplicior*. В обн. 214 (местонахождение Акись) костеносный горизонт с позднепечорскими грызунами [Гуслицер, 1981] залегает между двумя горизонтами тиллов (Рисунок 7.2) – печорским и вычегодским [Андреичева, 1992, 2002].

Костные остатки копытных леммингов в обнажениях 202 и 203 на р. Вычегде (местонахождения Большая Слуда и Гавриловка) также найдены в отложениях между двух средненеоплейстоценовых морен (Рисунок 7.3) [Андреичева и др., 1987; Андреичева, 1992, 2002]. В разрезе местонахождения Гавриловка (обн. 202) кости содержатся в гравийно-галечных отложениях, залегающих непосредственно на нижней морене. Костеносный слой в разрезе Большая Слуда (обн. 203) представляет собой

крупно- и грубозернистый косослоистый песок с гравием и галькой, который отделен от нижнего моренного горизонта маломощным прослоем мелко- и среднезернистого песка.

Остатки леммингов из местонахождения Лаи-4 (обн. 34) (Рисунки 7.3, 7.4) найдены в песчаных отложениях, залегающих выше морены, которая по литологическим признакам считается печорской [Гуслицер, 1981]. Исходя из того, что у леммингов из Лая-4 выше доля зубов морфотипа henseli, чем в Акиси, Большой Слуде и Гавриловке, Б. И. Гуслицер полагал, что осадки костеносного слоя сформировались предположительно в один из холодных интервалов родионовского межледниковья. На основании более высокой доли зубов морфотипа henseli по сравнению с материалами из Гавриловки, Большой Слуды и Акиси, Н. Г. Смирнов [1999] датировал леммингов из Лаи-4 ранневычегодским временем. По отсутствию моляров морфотипа torquatus среди обоих зубов комплекс из этого местонахождения в данной работе относится к стадии *D. simplicior* морфа 2, как и лемминги из Гавриловки, Большой Слуды и Акиси. Комплекс из Лаи-4 отличается от них только более высокой (22.2 против 6.7 %) долей морфотипа henseli среди M2, поэтому более вероятен позднепечорский или родионовский возраст этого ориктоценоза. В родионовское время реконструируются климатические условия с двумя оптимумами и тремя эпизодами немного холоднее современных, в течение которых и могли накопиться костеносные отложения.

Родионовское (шкловское) время

Моляры копытных леммингов из местонахождений Серчейю-1 и Лаи-3 морфологически уже более продвинуты (морфа 3 *D. simplicior*). В обн. 103 (Серчейю-1) костеносный слой залегает под вычегодским тиллом (Рисунки 7.3, 7.5), а в основании разреза лежит пачка печорской морены мощностью до 13.5 м с характерными для печорского горизонта литологическими особенностями [Андреичева, 1992, 2002].

В местонахождении Лая-3 (обн. 24) (Рисунки 7.3, 7.4) комплекс костных остатков залегает между двумя моренами, интерпретируемыми Б. И. Гуслицером (1981) как вычегодская (вверху) и печорская (внизу). При этом только маломощный слой грубообломочных отложений отделяет костеносный слой от нижней морены. Возраст морен оценивается по литологическим признакам.

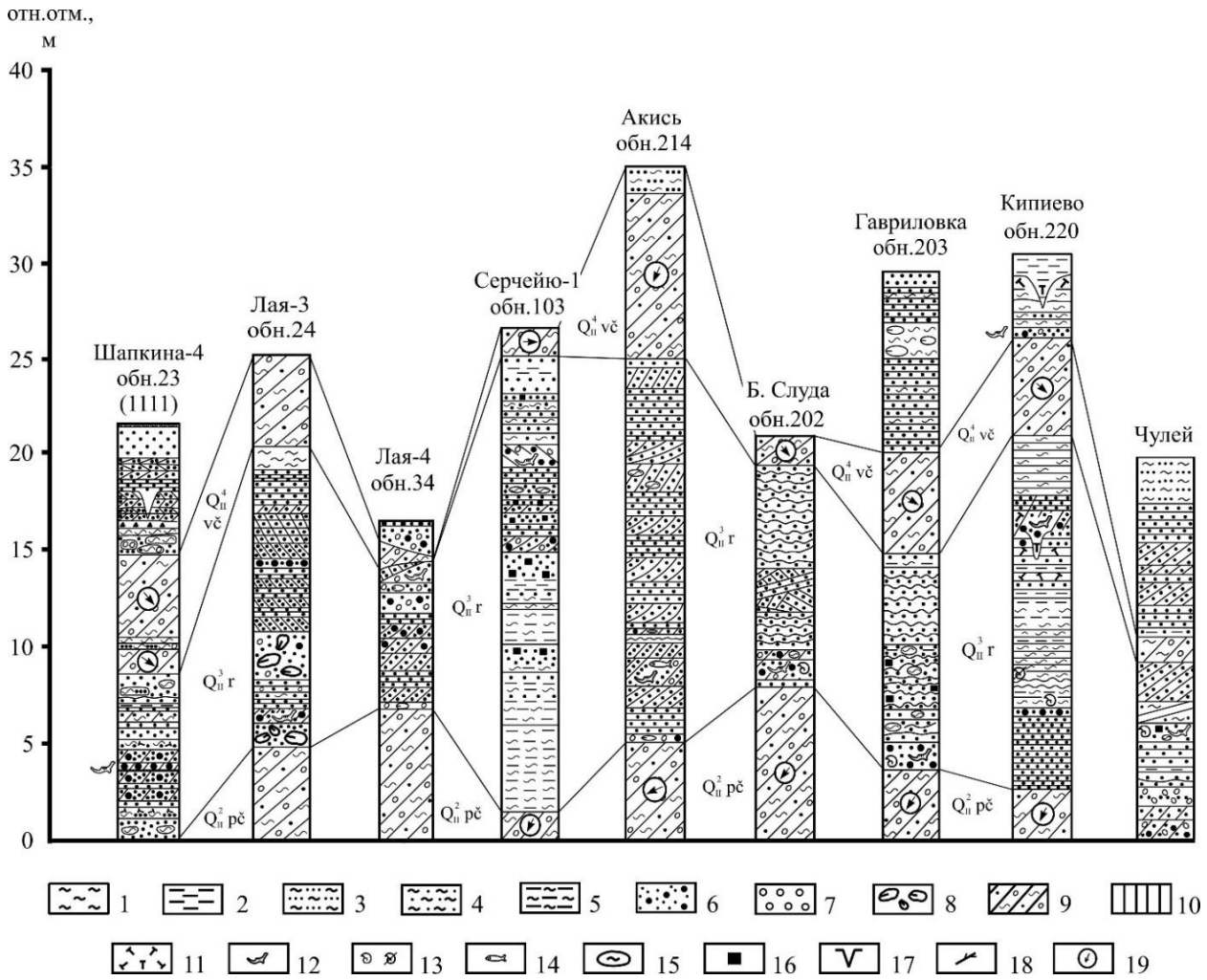


Рисунок 7.3 – Корреляция разрезов среднего неоплейстоцена на северо-востоке европейской части России [Андреичева, 2002; Андреичева, Пономарев, 2018]

1 – глина, 2 – алеврит, 3 – супесь, 4 – суглинок, 5 – глинистый алеврит, 6 – песок и гравий, 7 – галька, 8 – валуны, 9 – морена, 10 – лёсс, 11 – торф, 12 – костные остатки мелких млекопитающих, 13 – раковины и фрагменты раковин моллюсков и фораминифер, 14 – костные остатки рыб, 15 – глинистые окатыши, 16 – уголь,
17 – криогенные деформации, 18 – растительный детрит, 19 – ориентировка обломков в морене.

По морфологии леммингов (морфа 3 *D. simplicior*) Серчейю-1 и Лаи-3 датируются родионовским временем, что не противоречит общему положению слоев в разрезе и литологии морен. Однако, костеносные отложения залегают в этих разрезах по-разному. Комплекс остатков Лая-3 найден в слое, залегающем почти на печорском тилле, тогда

как костеносные отложения Серчею-1 находятся в разрезе стратиграфически намного ближе к вычегодской морене.

Вычегодское (московское) время

Верхние моляры копытных леммингов из местонахождений Чулей и Шапкина- 4 имеют еще более сложную морфологию, заметно отличающую их от комплексов Серчейю-1 и Лаи-3. Эти моляры относятся к переходной форме *D.* ex gr. *simplicior-gulielmi*, которая от более архаичных стадий отличается существенной долей моляров морфотипа henseli. Количество зубов в этих местонахождениях крайне мало (от 6 до 15), поэтому выборки нельзя считать достаточно репрезентативными. Отсутствие моляров морфотипа torquatus связано, скорее всего, с малым количеством материала. В отрыве от геологических данных можно говорить о поздневычегодском возрасте этих ориктоценозов [Смирнов, 1999]. Однако геологические материалы в местонахождении Шапкина-4 (обн. 1111) не подтверждают палеонтологические оценки, потому что костеносные слои залегают под вычегодской мореной с характерными литологическими признаками [Андреичева, 2007] (Рисунки 7.3, 7.6). Кроме того, в бассейне р. Шапкиной вычегодский возраст тилла подтверждается еще и серией ТЛ датировок в обн. 1107 (Рисунки 7.6) [Андреичева, 2007]. Морские пески, подстилающие морену, датируются 230 ± 20 тыс. лет, а надморенные озерные пески и алевриты – 130 ± 12 тыс. лет. Таким образом, геологические данные свидетельствуют о том, что возраст местонахождения Шапкина-4 раннемосковский, а не позднемосковский, как можно было бы предполагать по морфологии зубов леммингов.

В разрезе Чулей костные остатки были получены из песков с гравием, залегавших под вычегодской мореной и разбитых морозобойными клиньями (Рисунок 7.3). По мнению Б. И. Гуслицера и К. И. Исайчева [1983], костеносный горизонт сформировался непосредственно перед оледенением, отложившим вышележащую морену, на что указывают морозные деформации костеносного слоя и холодолюбивый состав фауны. По комплексу признаков, среди которых морфология зубной системы копытных леммингов имела решающее значение, морена датирована вычегодским временем, а костеносный горизонт – ранневычегодским.

В строении разреза четвертичных отложений у с. Кипиево (обнажение 220) Б. И. Гуслицером [1972] выделяются четыре комплекса пород (Рисунок 7.3):

1. Надморенный (слои 1–4) с остатками леммингов морфы 2 *D. gulielmi*;

2. Верхний ледниковый (слои 5–6);

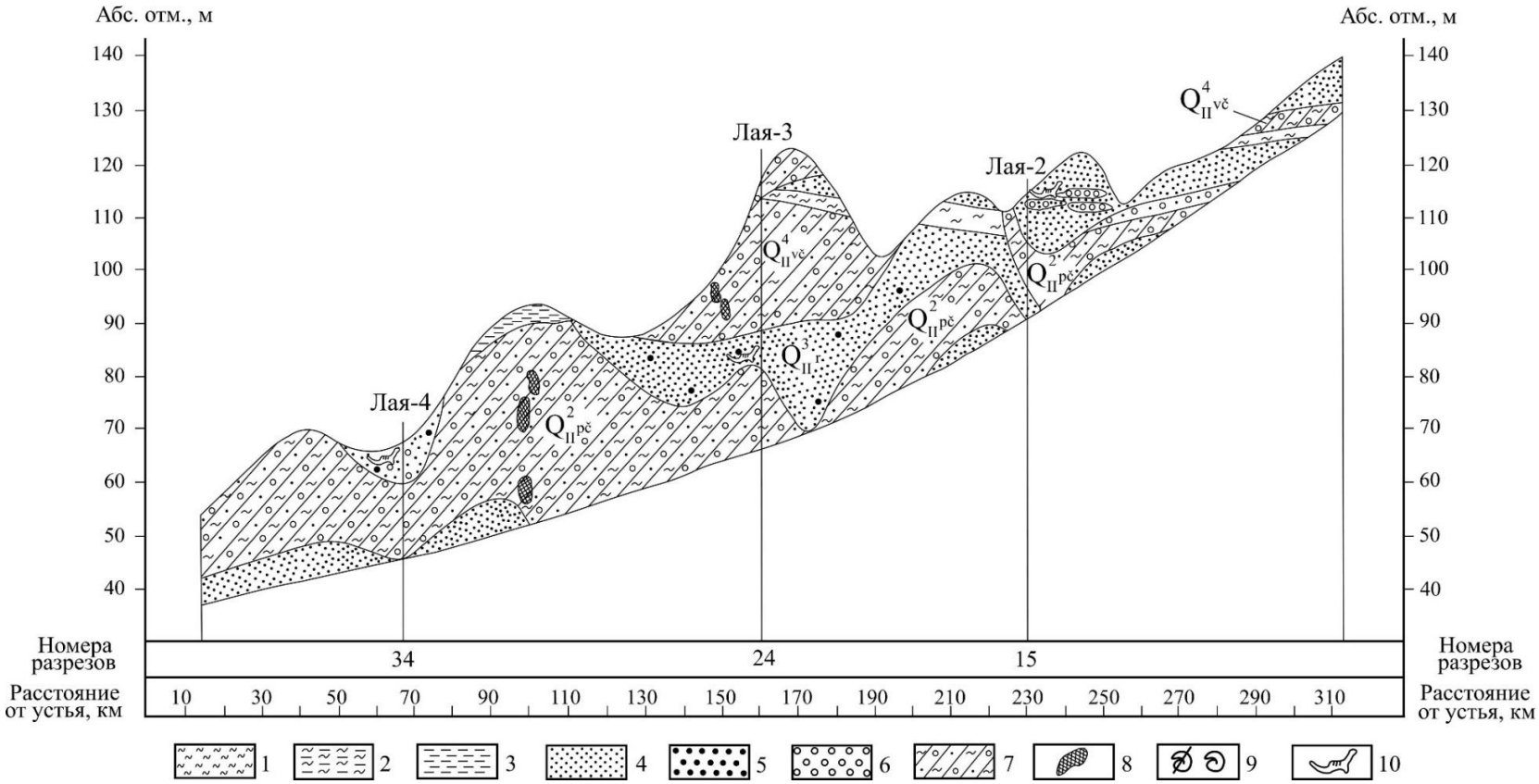
3. Межледниковый (слои 7–9, где в слое 7 найдены остатки леммингов стадии *D.* ex gr. *simplicior-gulielmi*);

4. Нижний ледниковый (слои 10–11).

Костные остатки леммингов из нижнего горизонта Кипиево (обнажение 220) изучались Б. И. Гуслицером и К. И. Исайчевым [1976] и Н. Г. Смирновым с соавторами [1997], которые определяли леммингов из этого горизонта соответственно, как *D. simplicior* и как стадию *D.* ex gr. *simplicior-gulielmi*. Здесь найдены копытный лемминг (178 зубов), сибирской лемминг (41 зуб) и *Microtus* sp. (2 зуба). По мнению Б. И. Гуслицера, нижняя морена имеет печорский возраст, верхняя – вычегодский. Возраст отложений, содержащих кости леммингов (нижний горизонт), можно уверенно датировать ранневычегодским, а переслаивающиеся грубозернистые и гравийные пески, озерные серые глины, алевриты с растительным детритом и обломками стволов ископаемых деревьев, торф и шоколадные глины, лежащие ниже, имеют родионовский возраст [Гуслицер, 1972, 1981]. В своих построениях Б.И. Гуслицер руководствовался, в основном, морфологией зубной системы копытных леммингов и положением горизонтов в разрезе. Радиоуглеродные датировки древесины и торфа, которые были отобраны в условиях загрязнения молодым углеродом, он считал ненадежными (омоложенными), особенно учитывая широкий разброс полученных датировок [Гуслицер, 1972, 1981].

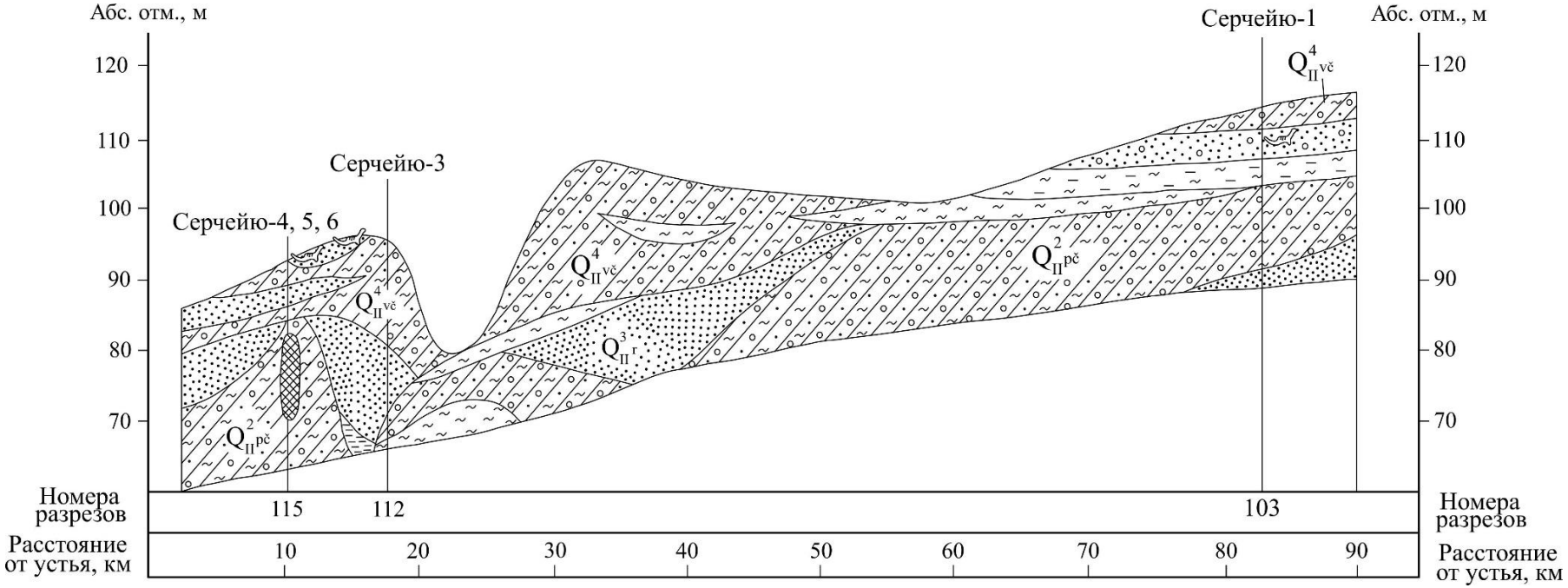
По литологическому составу разновозрастные горизонты морен в обнажении 220 существенно отличаются [Андреичева, 1992, 2002], указывая на печорский возраст нижней и вычегодский – верхней морены.

Находки двустворок *Unio tertius* и *Unio* cf. *hybrida* (определение У. Н. Мадерни) в шоколадных глинах (слой 9) позволили Р.Б. Крапивнеру [1973] сделать заключение о поздненеогеновом возрасте этого слоя и верхнего горизонта валунных суглинков.

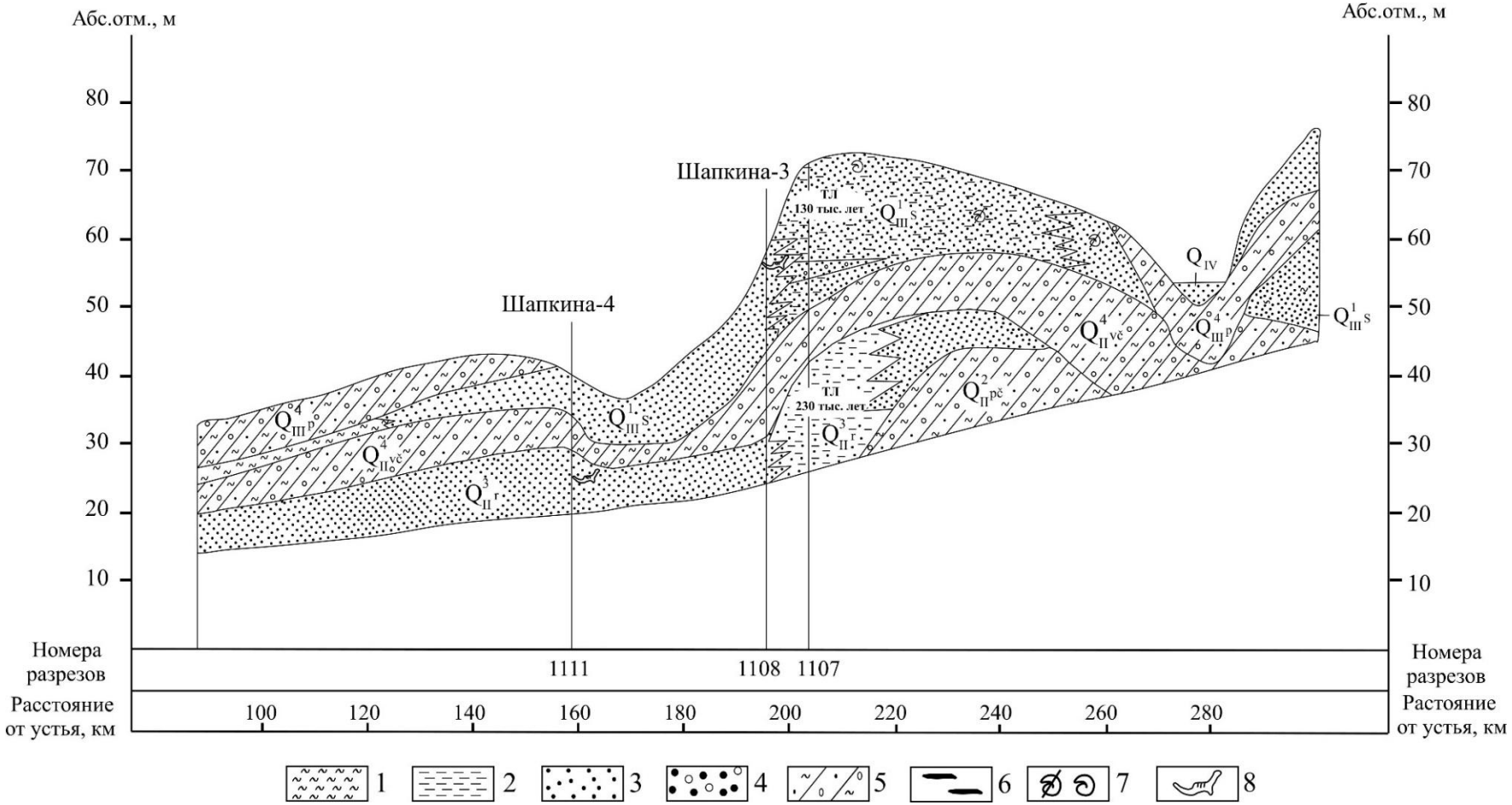


Рисунки 7.4 – Схематический геологический разрез неоплейстоценовых отложений в долине р. Лаи [Андреичева, 2002].

1 – глина; 2 –глина алевритистая; 3 – алеврит, 4 – песок; 5 –гравий; 6 –галечник; 7 – морена, 8 – отторженцы коренных дочетвертичных пород, 9 – раковины и обломки раковин моллюсков и фораминифер; 10 – костные остатки мелких млекопитающих. Строение разрезов на профилях (Рисунки 7.3–7.5) является обобщенным представлением протяженных обнажений и может не совпадать со строением разрезов в конкретных расчистках с местонахождениями.



Рисунки 7.5 – Схематический геологический разрез неоплейстоценовых отложений в долине р. Серчейю [Андреичева, 2002]. Условные обозначения как на Рисунке 7.3



Рисунки 7.6 – Схематический геологический разрез неоплейстоценовых отложений в долине р. Шапкиной [Андреичева, 2007]. Условные обозначения как на Рисунке 7.3

В. Л. Яхимович [1971] датировала слой 8 бызовским (средневалдайским), а вышележащий горизонт валунных суглинков – полярным временем на основании радиоуглеродных датировок древесины и торфа из верхней части слоя 8: 28580 ± 500 (БашГИ-16) и 24975 ± 165 (БашГИ-17). В рукописном отчете Б. И. Гуслицера с соавторами [1975] приводится еще одна радиоуглеродная датировка из слоя 8 – 42400 ± 700 (ТА-415), выполненная по образцу древесины А. А. Лийва в Институте зоологии и ботаники АН ЭССР.

В спорово-пыльцевых спектрах образцов из слоев 8 и 9 (межморенный комплекс осадков) доминирует древесная растительность (93%) с преобладанием пыльцы ели, а в шоколадных глинах (слой 9) найдены пыльцевые зерна лещины и некоторых широколиственных пород. В целом палинологические данные говорят о климате более теплом, чем современный.

По мнению А. С. Лаврова и Л. М. Потапенко [2005], нижняя морена является вычегодской на основании содержащихся в ней обломков валунов из Фенноскандинавии, а верхняя – верхневалдайской по наличию в морене обломков пород Новоземельско-Баренцевоморско-Пайхойского происхождения. Межледниковые отложения считаются ими не родионовскими, а сулинскими, а отложения «надморенного комплекса» – осадками самого низкого – III уровня Нижнепечорского интрагляциального бассейна. Костные остатки мелких млекопитающих в Кипиево, как и в большинстве аллювиальных местонахождений, на их взгляд, переотложены, а по поводу кости нерпы в сл. 4 делается предположение о связи интрагляциального бассейна с возрождающимся в процессе распада поздневалдайского ледника Баренцевым морем.

По мнению Л. Н. Андреичевой [Андреичева, 1992, 2002], Б. И. Гуслицера [1981] и Э. И. Лосевой с коллегами [1991] верхняя морена имеет вычегодский возраст, а нижняя – печорский. По мнению автора, эволюционный уровень (*D.* ex gr. *simplicior-gulielmi*) леммингов из нижнего горизонта Кипиево хорошо согласуется с положением костных остатков в разрезе, и по морфологии моляров лемминги Кипиево уверенно сопоставляются с комплексами из других ранневычегодских местонахождений. Надморенный комплекс осадков, судя по косвенному датированию леммингов из верхнего костеносного горизонта палеогенетическими данными [Palkopoulou et al., 2016], сформировался в интервале 32–23 тыс. календарных лет назад.

В материалах из северо-востока Европы пока нет копытных леммингов, которых можно было бы датировать позднемосковским временем. Вероятно, в этом временном

интервале обитали лемминги, для которых типичными были моляры стадий *D. gulielmi* морфа 1 и *D.* ex gr. *gulielmi-simplicior*, выпавшие из ископаемой летописи морфологической эволюции зубов копытных леммингов региона (между третьим и четвертым этапами развития зубной системы). Н. Г. Смирнов с соавторами [1997] предполагают, что отсутствие в сборах остатков *D. gulielmi* морфы 1 связано с тем, что эта стадия развития была пройдена в период сулинского межледниковья (МИС 5e), когда произошло сильное сокращение ареала и численности популяций вследствие потепления климата.

Лайское и бызовское время (ранний и средний валдай) (МИС 5-3)

Копытные лемминги из местонахождений Серчейю-3 (обн. 112), Серчейю- 4, 5, 6 (обн. 115), Шапкина-3 (обн. 1108), верхнего горизонта Кипиево (обн. 220), Лая-2 (обн. 15), Рябово (обн. 207) и Нижний Двойник имеют очень близкую морфологию. Моляры копытных леммингов из местонахождений Рябово, Нижний Двойник и Серчейю-6 относятся к морфе 3 *D. gulielmi*, а остатки из Серчейю-3, 4, 5, Шапкина-3, верхнего горизонта Кипиево и Лаи-2 – к более архаичной морфе 2 этого вида.

Учитывая разницу в морфологии остатков копытных леммингов, вероятно, эти две группы местонахождений не вполне синхронны, а сформировались в разные эпизоды раннего и среднего валдая. Основываясь только на морфологии моляров, можно было бы местонахождения с остатками леммингов морфы 2 *D. gulielmi* отнести к раннему похолоданию позднего неоплейстоцена (100–80 тыс. лет назад) (МИС 5d-a), а местонахождения с морфой 3 – к позднему похолоданию или бызовскому интервалу (примерно 70–30 тыс. лет назад) (МИС 4-3). Учитывая сложную динамику этого отрезка и его продолжительность примерно в 70 тыс. лет (~30–100 тыс. лет назад), такое предположение выглядит вероятным. Однако, недавно были опубликованы результаты палеогенетического изучения (цитохром *b* мтДНК) моляров леммингов морфы 2 *D. gulielmi* из верхнего горизонта Кипиево [Palkopoulou et al., 2016]. Согласно этим данным, лемминги из верхнего горизонта Кипиево принадлежали хронологически дискретной генетической линии EA3, носители которой существовали в интервале с 32 до 23 тыс. календарных лет. Учитывая палеогенетические данные можно утверждать, что лемминги морфы 2 *D. gulielmi* обитали в регионе как минимум 32 тыс. календарных лет назад и, возможно, совместно с морфой 3 этого вида.

Остатки грызунов в местонахождении Серчейю-4 (обн. 115) (Рисунки 7.5, 7.7) содержатся в слое горизонтально- и косослоистых песков с гравием мощностью 0.6 м, залегающих выше вычегодской морены и под галечником с валунами, являющегося, по

мнению Б. И. Гуслицера [Гуслицер, 1981], перлювием верхненеоплейстоценовой морены. На основании морфологии зубов копытного лемминга Б. И. Гуслицер оценивал возраст местонахождения Серчейю-4 как поздневычегодский. Однако этот вывод выглядит спорным, поскольку морфологически остатки леммингов из этого местонахождения почти не отличаются от моляров из других памятников, относимых им к лайскому времени, таких как Лая- 2 (обн. 15) и Серчейю-3, 5 (обн. 112, 115). На основании морфологических особенностей этот комплекс остатков следует считать поздненеоплейстоценовым (валдайским), а не поздневычегодским.

В местонахождении Серчейю-4 кроме остатков копытного лемминга были найдены моляры узкочерепной полевки. Форма жевательной поверхности первых нижних зубов *M. gregalis* из этого местонахождения существенно более простая, архаичная, чем у всех других поздненеоплейстоценовых узкочерепных полевок региона, за исключением моляров из Лая-2 [Ponomarev, Puzachenko, 2017]. На этом основании можно предполагать, что местонахождения Серчейю-4 и Лая-2 древнее остальных поздненеоплейстоценовых местонахождений и, скорее всего, сформировались в раннем похолодании позднего неоплейстоцена (ранний валдай) (МИС 5d-a–4).

По морфологии зубной системы (морфа 2 *D. gulielmi*) копытные леммингы местонахождения Лая-2 (обн. 15) сопоставляются с леммингами Серчейю-4 и 5 и по этому признаку датируются интервалом от лайского (ранневалдайского) времени (МИС 5d-a) до начала полярного (поздневалдайского) времени (МИС 2). Костеносные косослоистые пески с гравием, окатышами глин и псевдоморфозами по ледяным клиньям мощностью до 1 м залегают в верхней части разреза между двумя слоями валунно-галечных отложений (Рисунки 7.4, 7.7). Эти грубообломочные породы Б. И. Гуслицером [1981] интерпретируются как размытые морены – нижележащий слой считается размытым вычегодским тиллом а вышележащий – перлювием верхнеплейстоценового тилла. Морена нижней части разреза считается печорской [Гуслицер, 1981; Андреичева, 1992, 2002]. Возможно, галечник, залегающий ниже костеносного слоя в интервале глубин 7-8.6 м (слой 17), является перлювием вычегодского тилла, учитывая гляциодеформации в подстилающей песчано-алевритовой толще, но ледниковый генезис полуметрового галечника (слой 4) над костеносным слоем вызывает сомнение [Пономарев, Андреичева, 2017]. По этой причине о возрасте комплекса ископаемых остатков грызунов можно судить только по их морфологии.

Как и местонахождение Серчейю-4, Лая-2 отличается тем, что здесь вместе с остатками леммингов были найдены моляры *M. gregalis*, которые по соотношению морфотипов m1 заметно менее эволюционно продвинуты, чем полевки из других поздненеоплейстоценовых местонахождений. По этому признаку можно предполагать ранневалдайский возраст (МИС 5d-a) местонахождения Лая- 2.

Фаунистические остатки в местонахождении Серчейю-3 (обн. 112) собраны из отложений прируслового аллювия, залегающего в верхней части разреза берегового обнажения 113 (Рисунки 7.5, 7.7). Нижняя часть разреза сложена осадками вычегодской морены и перекрывающих её глинистых, алевритовых и песчаных отложений. По соотношению морфотипов и коэффициентам эволюционного уровня моляров копытных леммингов фауна местонахождения Серчейю-3 датируется Б. И. Гуслицером [1981] лайским (ранневалдайским) временем. Вышележащая толща песка и гравия с мерзлотными деформациями имеет, по его мнению, полярный (поздневалдайский) (МИС 2) возраст. В этом разрезе установить точный возраст ископаемого комплекса (ранний или средний валдай) можно только геохронометрическими методами. В данной работе Серчейю-3 датируется широким поздненеоплейстоценовым интервалом.

Комплексы остатков в местонахождениях Серчейю-5 и 6 происходят из разных частей одного слоя (слой 6) грубозернистых косослоистых песков с гравием и галькой мощностью 4.3 м (Рисунки 7.5, 7.7). Этот слой составляет большую часть верхней половины разреза, нижняя половина которого сложена осадками вычегодской морены. Комплекс остатков Серчейю-5 собран из нижней, а Серчейю-6 из верхней части слоя 6. Морфологически они отличаются – материал Серчейю-5 представлен морфой 2, а Серчейю-6 более продвинутой морфой 3 *D. gulielmi*. Эволюционные отличия комплексов согласуются с их стратиграфической позицией, что позволяет исключить переотложение костных остатков. Б. И. Гуслицер [1981] считал остатки копытных леммингов из двух горизонтов морфологически идентичными. По эволюционному уровню он датировал их лайским временем, а морфологическое сходство леммингов Серчейю- 5, 6 с леммингами из Серчейю-4, которых он считал поздневычегодскими, он объяснял частичным переотложением.

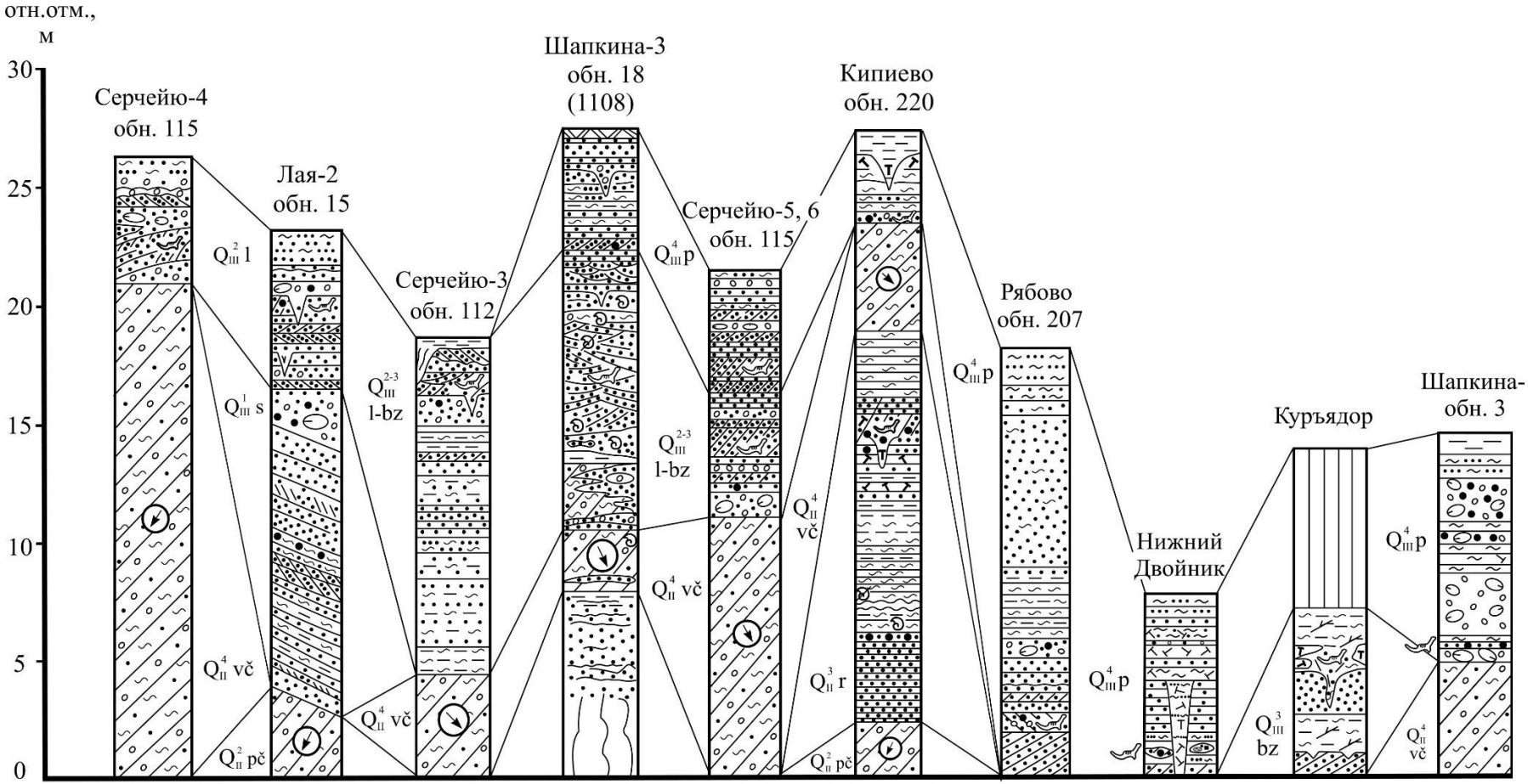


Рисунок 7.7 – Корреляция разрезов верхнего неоплейстоцена на северо-востоке европейской части России [Андреичева, 2002; Пономарев, Андреичева, 2017]. Условные обозначения как на Рисунке 7.3.

По положению в разрезе нижележащие галечники слоев 7 и 9 он рассматривал как остатки размытой вычегодской морены, а диамиктон в основании разреза (слой 10) датировался печорским временем. Вышележащий галечник с валунами (слой 4) Б. И. Гуслицер диагностировал как продукт перемыва верхнеплейстоценовой морены, а аллювий слоя 2 в верхней части разреза имеет полярный (поздневалдайский) возраст [Гуслицер, 1981]. По мнению Л. Н. Андреичевой [2002], морена датируется вычегодским временем по ориентировке обломков и петрографическому составу валунно-галечного материала, галечник слоя 4 – сулинским, а верхняя песчаная часть разреза имеет лайский возраст. Комплексы остатков могут датироваться от лайского (МИС 5d-a–4) до полярного времени (МИС 2), но более точно установить возраст можно только в результате проведения геохронометрического датирования.

Как уже отмечалось выше, в строении разреза четвертичных отложений у с. Кипиево выделяются четыре комплекса пород: надморенный (слои 1-4), верхний ледниковый (слои 5-6), межледниковый (слои 7-9) и нижний ледниковый (слои 10-11) [Гуслицер, 1973]. В надморенном комплексе осадков (слой 4) найдены остатки леммингов морфы 2 *D. gulielmi*. Этот комплекс осадков, судя по косвенному датированию леммингов из верхнего костеносного горизонта палеогенетическими данными [Palkopoulou et al., 2016], сформировался в интервале 32–23 тыс. календарных лет назад.

Комплекс остатков Шапкина-3 (обн. 1108, обн. 18б по Б. И. Гуслицеру) приурочен к отложениям руслового и прируслового аллювия мощностью 5.5 м в средней части разреза (Рисунки 7.6, 7.7). Аллювий сложен косослоистым грубым песком с гравием, с псевдоморфозами по морозобойным клиньям. О поздненеоплейстоценовом (МИС 5d-a–3) возрасте комплекса можно судить только по эволюционному уровню (морфа 2 *D. gulielmi*) леммингов. Костеносные отложения подстилаются галечником, который представляет собой перлювий морены, залегающей под этим галечником в 100 м ниже по течению. По петрографическому составу гальки и валунов, заключенных в этой морене, она сопоставляется с ледниковыми осадками вычегодского оледенения [Гуслицер и др. 1985; Андреичева, 2007].

Проблемой хронологической интерпретации ископаемых комплексов леммингов из сулинско-валдайских (МИС 5d-a–3) отложений на реках Лае, Серчейю, Шапкиной является то, что все костеносные горизонты залегают в верхних частях разрезов в песчаных отложениях без каких-либо надежных стратиграфических маркеров. Представляется, что точнее установить возраст как средненеоплейстоценовых (послевычегодских), так и ранне-средневалдайских местонахождений возможно с использованием геохронометрических датировок (TL, OL, ^{230}Th/U) отложений в разрезах.

Полярное время – Позднеледниковье (Deglaciation) – Голоцен (МИС 2 – 1)

Большинство местонахождений полярного времени – это скопления в пещерах с датировками по ^{14}C, в отношении возрастной интерпретации которых практически нет сомнений. Бóльшая часть этих местонахождений (пещерные) датирована по ^{14}C поздним валдаем и ранним голоценом (в широком смысле, от 29 до 10 тыс. кал. лет). Ископаемые материалы из поздневалдайских местонахождений демонстрируют относительно высокое разнообразие морфотипов. Следует отметить, что в пределах этого сравнительно узкого временного интервала известные существенно отличающиеся эволюционные стадии развития зубов леммингов: от морфы 3 *D. gulielmi* до морфы 1 *D. torquatus*. Зубы морфотипа *henseli* преобладают среди обоих моляров (зубы морфотипа *torquatus* составляют меньшую часть) в большинстве выборок.

Недавно были опубликованы УМС ^{14}C датировки копытных леммингов из Студеной пещеры на Северном Урале, которые находятся в интервале от 22470 до 24790 лет (26430 – 29070 кал. лет) [Palkopoulou et al., 2016], что соответствует максимуму последнего оледенения. Так как в разрезе Студеной пещеры выделяется только один горизонт с обильными остатками копытного лемминга [Кочев, 1993; Смирнов, 1996], то с ним, скорее всего, и сопоставляются эти датировки. В материалах данной работы ему соответствует выборка Студеная-5, моляры которой находятся на стадии развития *D. gulielmi* морфа 3.

Лемминги из Нижнего Двойника относятся к морфе 3 *D. gulielmi*. Костные остатки получены из линз косослоистых грубых гравийных песков с включениями обломков каменного угля и глинистых окатышей в слое, представленном

чередованием среднезернистых горизонтально- и косослоистых песков и супесей, местами оторфованных мощностью 1.8 м в основании разреза (Рисунок 7.7).

Б. И. Гуслицер с соавторами [Гуслицер и др., 1975] датировал костеносный слой поздневычегодским временем на основании уровня развития зубной системы копытных леммингов. По данным спорово-пыльцевого анализа (палинологи Л. В. Аникиенко и Д. А. Дурягина), костеносные отложения сформировались в условиях холодной (перигляциальной) степи. В составе спорово-пыльцевого комплекса доминирует пыльца трав (91–93 %), представленных злаками (97–99 %). Пыльца древесных пород, среди которых встречены сосна (30–50 %), береза (14–33 %), ива (до 22 %), составляет 6 %. В группе спор отмечены споры сфагновых мхов (70 %) и папоротников (25-30 %).

На бечевнике у обнажения были собраны кости мамонта, северного оленя и лошади, вымытые, предположительно из слоя с грызунами.

Палинологический анализ отложений торфа, заполняющего морозобойные клинья в костеносном слое, показал преобладание пыльцы древесных пород (59 %), среди которых отмечена пыльца березы (88 %) и ивы (12 %). Среди пыльцы травянистых растений преобладают злаки (70 %), встречаются маревые (13 %) и осоковые (5 %). В группе спор определены только зеленые мхи. Кроме того, встречены единичные створки пресноводных диатомей *Eunotia praerupta* и *Stouronius phoenicenterou*. По данным исследований спор и пыльцы, палинологи делают заключение о том, что накопление торфа происходило в период временного потепления климата, сменившегося после формирования торфа резким похолоданием, приведшим к образованию морозобойных клиньев. Вышележащие осадки сформировались в пойме реки, в умеренном климате голоцена. В спорово-пыльцевых спектрах из этих отложений преобладает пыльца древесных пород (55–95 %), внизу – березы (80 %), а вверху – ели (70–85 %).

Морфа 3 *D. gulielmi*, к которой относятся лемминги местонахождения Нижний Двойник, типична для позднеледниковых леммингов, так что этот комплекс следует датировать последним ледниковым максимумом (ПЛМ) или позднеледниковьем, чему спорово-пыльцевые данные не противоречат.

Местонахождение Рябово на р. Вычегде (обн. 207) представляет собой скопление костей в основании песчано-глинистой аллювиальной толщи,

вложенной в эрозионный врез в толщах вычегодского и печорского тиллов (Рисунок 7.7). Из глинистых отложений, перекрывающих костеносные пески, были изучены палиноспектры, в которых пыльца травянистых растений (32–52 %) и споры (18–54 %) преобладают над пыльцой древесных пород (6–30 %). Выделены шесть палинокомплексов, соответствующие семи фазам развития растительности, произраставшей в климате, значительно более холодном, чем в настоящее время. Чередование относительных потеплений (лесотундра с элементами крайней северной тайги) и похолоданий (тундра) не приводило к восстановлению зонального типа растительности. Характер смены палинокомплексов типичен для средневалдайских (МИС 3) отложений [Дурягина, Коноваленко, 1993].

Морфологически лемминги Рябово продвинуты, они находятся на стадии морфы 3 *D. gulielmi*, которая характерна для позднеледниковых ископаемых комплексов. Основываясь на морфологии моляров, местонахождение следует датировать концом полярного времени (МИС 2) или позднеледниковьем, а если учитывать палинологические данные, то не исключается и бызовской (средневалдайский) (МИС 3) возраст. Как и в случае с другими аллювиальными позднеплейстоценовыми местонахождениями, точнее оценить возраст ископаемого комплекса невозможно без применения геохронометрических данных.

Лемминги из местонахождения Куръядор еще более продвинуты морфологически, представляя стадию развития *D.* ex gr. *gulielmi-torquatus*, на которой стоят лемминги из бурого суглинка Б Медвежьей пещеры с ^{14}C датой около 18 тыс. лет. Костные остатки получены из алевритовых отложений средней части разреза (Рисунок 7.7). Очень важной особенностью местонахождения является то, что кости залегали в погребенных норах. По данным Л. Н. Андреичевой [2011], в нижней гумусированной оторфованной части слоя наблюдаются не только норы, но и скопления копролитов и рассеянные костные остатки грызунов. Погребенные норы заполнены черным гумусом, полуразложившимися растительными остатками, копролитами грызунов и скелетами этих зверьков (в камерах). Норы черного цвета, опускаются под углом около 45° и оканчиваются в основании камерой. Они четко выделяются на фоне в основном буровато-серой породы.

Отложения этого слоя формировались в среднем валдае, на что указывают спорово-пыльцевые спектры, радиоуглеродные 26.2–39.17 тыс. лет назад (35–43.6 кал. тыс. лет назад) и ^{230}Th/U датировки 42.8 и 47.8 тыс. лет назад [Максимов и др., 2015]. По данным палинологического исследования [Гуслицер, Дурягина, 1983; Дурягина, Коноваленко, 1993], выделены шесть фаз развития растительности, в которых в теплые интервалы распространялись северо-таежные и лесотундровые формации, а в периоды похолоданий они сменялись тундровыми ассоциациями со степными ксерофитами. Норы, скорее всего, не синхронны вмещающей породе и, соответственно, радиоуглеродная датировка, полученная по растительной органике, не отражает истинный возраст локальной фауны. Вопрос о синхронности остатков млекопитающих вмещающей породе пока остается неясным.

Аллювиальное местонахождение Шапкина-1 (обн. 3 по Б.И. Гуслицеру) расположено в верховье р. Шапкиной. Здесь костные остатки леммингов найдены в песчаных отложениях (слой 8), залегающих выше морены, которая располагается в основании обнажения, и ниже галечных осадков с валунами, по петрографическому составу сопоставляемыми с верхней мореной, вскрывающейся в ряде обнажений на р. Шапкиной (Рисунки 7.6, 7.7). Морена в нижней части разреза Шапкина-1 обосновано считается вычегодской, что подтверждается как её литологией, так и данными ТЛ датирования [Андреичева, 2007] (Рисунок 7.7). Верхняя морена р. Шапкиной, которая вскрывается только в нескольких обнажениях в верхнем и в нижнем течении реки, считается Л.Н. Андреичевой [2007] верхневалдайской по ряду литологических признаков и ориентировке удлинённых обломков. Согласно альтернативной точке зрения [Астахов и др., 2007; Астахов, Свендсен, 2010] самая верхняя морена в низовьях р. Шапкиной средневалдайская (50–60 тыс. лет). Радиоуглеродные даты из отложений под верхней мореной, приводимые А. С. Лавровым и Л. М. Потапенко [2005], являются, скорее всего, конечными. Для доказательства поздневалдайского возраста последнего оледенения в этом районе требуются новые геохронометрические данные.

Моляры леммингов местонахождения Шапкина-1 относятся к стадии развития *D.* ex gr. *gulielmi-torquatus*. Лемминги этой стадии, судя по датированным местонахождениям в Кожим-1 и буром суглинке Б Медвежьей пещеры, обитали в

регионе как минимум от 20 до 10 кал. тыс. лет назад. Эти возрастные оценки находят подтверждение в недавно опубликованных результатах палеогенетического изучения (цитохром *b* мтДНК) моляров *Dicrostonyx* из этого местонахождения [Palkopoulou et al., 2016]. Согласно этим данным, лемминги из Шапкина-1 принадлежали хронологически дискретной генетической линии EA5, носители которой обитали в интервале от 20 тыс. календарных лет назад до настоящего времени. Таким образом, костеносный слой и вся перекрывающая его толща сформировались в конце последнего ледникового максимума и в позднеледниковье. Б. И. Гуслицер [1985] считал, что грубообломочный горизонт, перекрывающий костеносный слой, сформировался в результате деятельности мощного флювиогляциального потока, образованного в маргинальной зоне последнего ледника во время его дегляциации, т.к. петрографический состав грубообломочного материала в этом и в вышележащих слоях аналогичен материалу из верхней морены верховьев р. Шапкиной.

В качестве заключения для данной главы, следует отметить, что датирование изотопными и люминесцентными методами (прямое и косвенное) показало, что эволюция моляров копытных леммингов происходила крайне мозаично и не равномерно (Рисунки 6.34 и 7.2). Одновременно обитали лемминги с различающимися по эволюционному уровню зубными системами. В позднелениковье одновременно обитали лемминги с зубными системами стадий *D. gulielmi* морфа 3, *D.* ex. gr. *gulielmi-torquatus* и морф 1 и 2 *D. torquatus*. Лемминги стадии *D. gulielmi* морфа 2 существовали как минимум до 32 тыс. лет назад. Лемминги такой же стадии развития, скорее всего, обитали и в лайское время (МИС 5e-a), т.е. 70 тыс. лет ранее. Такое длительное существование стадий развития зубной системы и совместное обитание популяций, находящихся на разных стадиях, значительно корректирует представления о возможностях метода в биостратиграфии.

На Европейском Северо-Востоке России фауны грызунов среднего неоплейстоцена выявлены в стратиграфическом интервале между двумя моренными горизонтами: печорским и вычегодским. Возраст морен достаточно уверенно установлен по литологическим признакам, а в бассейне р. Шапкиной и термолюминесцентными датировками. Стратиграфическое положение

микротериофаун определено по эволюционному уровню моляров копытных леммингов. По соотношению морфотипов simplicior и henseli на M1 и M2 все ископаемые комплексы подразделены на три группы, которым соответствуют три стадии развития зубной системы, представленные морфами: *D. simplicior* морфа 2 (Гавриловка, Большая Слуда, Акись, Лая-4), *D. simplicior* морфа 3 (Серчейю-1, Лая-3) и *D.* ex gr. *simplicior-gulielmi* (Шапкина-4, Чулей, нижний горизонт Кипиево). Эти эволюционные стадии, на основе которых выделяются филозоны, отвечают соответственно позднепечорскому (МИС 8), родионовскому (МИС 7) и ранневычегодскому (МИС 6) интервалам (Таблица 6.17, Рисунок 7.2). По палинологическим данным, для родионовского межледниковья характерны климатические условия с двумя оптимумами и тремя относительно холодными интервалами, когда климат был несколько холоднее современного [Дурягина, Коноваленко, 1993]. Существование лемминговых фаун в регионе в родионовское время с учетом палеоклиматические данных, представляется вполне вероятным. А исходя из близости территории исследований к центрам оледенений, которые полностью или в значительной степени перекрывали регион, не исключено, что все рассматриваемые фауны могли формироваться в течение достаточно продолжительного родионовского межледниковья.

В отношении возраста поздненеоплейстоценовых местонахождений оценки выглядят следующим образом (Таблица 6.17). Серчейю-3, 4, 5, 6, Шапкина-3 датируются широким поздненеоплейстоценовым интервалом (МИС 5d-a–2). Только для некоторых местонахождений можно уточнить относительный возраст. Так, Нижний Двойник датируется, скорее всего, последним ледниковым максимумом; Рябово последним ледниковым максимумом или позднеледниковьем; Шапкина-1 – полярным интервалом или, что более вероятно, позднеледниковьем, судя по палеогенетическим данным (последние 20 тыс. лет) [Palkopoulou et al., 2016]. Ранневалдайский (лайский) (МИС 5d-a–4) возраст можно предполагать только для двух местонахождений – Лаи-2 и Серчейю-4, где это предположение строится на морфологии моляров не только копытного лемминга, но и узкочерепной полевки. Возраст пещерных местонахождений надёжно установлен радиоуглеродными датировками, а ископаемый комплекс

Куръядора, вероятно, моложе вмещающей породы и датируется последним ледниковым максимумом.

На основании эволюционных преобразований зубов у копытного лемминга предложены биостратиграфические зоны регионального значения в среднем и позднем неоплейстоцене в Тимано-Печоро-Вычегодском регионе. Они называются по морфам неопределенного таксономического ранга, как и стадии эволюции зубной системы [Смирнов и др., 1997]. Ввиду того, что стратиграфия и хронология неоплейстоцена строится на климатостратиграфической основе, а также из-за того, что на относительно коротком интервале выявлено несколько зон, удобнее привязывать зоны (в данном случае понимаемые, как биохроны) по копытным леммингам к основным климатическим событиям и интервалам неоплейстоцена, в особенности позднего неоплейстоцена, для которого установлены геохронометрические границы нескольких зон. Выделены следующие зоны по копытным леммингам: *D. simplicior* морфа 2 (верхнепечорский горизонт, МИС 8), *D. simplicior* морфа 3 (родионовский горизонт, МИС 7), *D.* ex gr. *simplicior–gulielmi* (верхневычегодский горионт, МИС 6), *D. gulielmi* морфа 2 (лайский – бызовской горизонты, МИС 5d-a–3), *D. gulielmi* морфа 3 (конец бызовского времени – позднеледниковье), *D.* ex gr. *gulielmi-torquatus* (последний ледниковый максимум–позднеледниковье), *D. torquatus* (голоцен–современность). Кроме того, установлено биостратиграфическое значение остатков узкочерепной полевки, по эволюционному развитию первого нижнего моляра которой различаются лайский и более поздние интервалы позднего неоплейстоцена.

Сейчас очевидно, что без широкого применения геохронометрических данных (ОЛ, ТЛ) невозможно продвинуться в датировании возрастных границ стадий развития зубной системы леммингов для периода древнее возможностей радиоуглеродного метода. Сыктывкарскими геологами накоплен большой массив данных по литологии, палинологии, фауне из изученных разрезов, но очень мало абсолютных датировок древнее возможностей радиоуглеродного метода, чтобы увязать, сопоставить все эти данные, провести их взаимную проверку. При условии датирования описанных нами разрезов ТЛ и ОЛ методами, можно по-новому интерпретировать большой комплекс данных по четвертичной геологии

региона, т.е. можно будет привязать биостратиграфические данные к точным хронометрическим рубежам.

Таким образом, в результате проведённой работы решены важные задачи биостратиграфии континентальных отложений крупного региона, коим является северо-восток европейской части России. В пределах биостратиграфических зон Восточной Европы по полёвкам MQR 1 и 2, предложена более дробная периодизация средне– поздненеоплейстоценовой истории региона на основе выделения филозон по стадиям эволюционного развития зубов в роде *Dicrostonyx*, а также у вида *Microtus gregalis* по морфологии m1. Благодаря исключительно высокой скорости эволюции копытных леммингов и в значительно меньшей степени узкочерепной полёвки данная биохронология превосходит по степени детальности зональную шкалу по млекопитающим (Рисунок 7.2).

Предложенная модель даёт большие возможности для сопоставления разрезов в пределах Европейского Северо-Востока и севера Урала. Что касается межрегиональной корреляции, то сопоставление возможно по всей северной Евразии по хроновидам в роде *Dicrostonyx* – *D. simplicior*, *D. gulielmi* и *D. torquatus*, маркирующим соответственно средний, поздний неоплейстоцен и современность [Агаджанян, 1973, 1976; Зажигин, 1976, 2003; Смирнов, Большаков, 1985; Смирнов и др., 1986, 1997]. По своим возможностям такая корреляция совпадает с современными зонами шкалы по млекопитающим MQR 1 и MQR 2.

8. Развитие фауны грызунов европейского Северо-Востока России в среднем и позднем неоплейстоцене и голоцене

8.1. Экологические свойства видов

Рассмотрение временной и пространственной динамики видов и видовых комплексов и в особенности изменений экологической структуры фауны невозможно без предварительного описания биологических и экологических свойств видов. Необходимо также провести типизацию видов мелких млекопитающих по биологическим и экологическим требованиям: биотопической приуроченности, предпочитаемым климатическим условиям (температура и влажность), природным зонам, кормам и др. с акцентом на региональные особенности. Многие млекопитающие, за исключением широко известных интразональных видов (*A. oeconomus, A. terrestris* и др.), являются относительно стенобионтными видами, населяя определённые виды ландшафтов, природных зон или даже биотопов. Это позволят даже использовать их для реконструкции палеоландшафтов. Информация взята автором из многочисленных литературных источников [Огнев, 1950; Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Ануфриев, 1994а, 1994б; Ануфриев, Бобрецов, 1994; Бобрецов, 1994; Кудрявцева, 1994а, 1994б; Куприянова, 1994; Петров, 1994а, 1994б, 1994в, 1994г; Пыстин, 1994; Сокольский, 1994; Соловьев, 1994 и др.].

Обыкновенная летяга (*Pteromys volans*) обычна в средней тайге, редко встречается в крайне северной тайге. Чаще всего селится в приречных ельниках с примесью березы. Зимой питается семенами ели и почками ели и других древесных пород, а весной и летом – почками, листьями и цветками березы, ольхи, а также семенами ели.

Обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*) предпочитает высокоствольные, сомкнутые насаждения во всех подзонах тайги. В лесотундру проникает по сплошным массивам темнохвойных лесов долин крупных рек. Островные плакорные леса лесотундры и тундры не заселяет. Основу питания составляют семена хвойных деревьев.

Лесная мышовка (*Sicista betulina*) обитает в лесной зоне и заходит далеко за ее пределы в южную тундру. Она занимает различные местообитания, но предпочитает насаждения с богатым травяным ярусом. Питается насекомыми, их личинками, семенами древесных пород и ягодами.

Ондатра (*Ondatra zibethicus*) ведет полуводный образ жизни. Она была акклиматизирована в Архангельской области в 1929 г., а в Республике Коми в 1931 г.

[Полежаев, 1994]. Сейчас она широко распространена в регионе в тайге и в тундре. Питается разнообразной прибрежной и водно-болотной растительностью, и редко водными беспозвоночными.

Красно-серая полёвка (*Craseomys rufocanus*) предпочитает горно-таежные леса и каменистые россыпи. В равнинной части предпочитает сырые места, заросшие мхами и травами. Самый зеленоядный вид из всех лесных полевок. Зимой питается веточками и почками ягодных кустарничков (черники) и некоторых лиственных пород (рябина, осина, ива, полярная береза), а мхи и лишайники играют подчиненную роль (в отличие от *M. rutilus*). Летом питается зелеными частями растений, осенью и в начале зимы – ягодами.

Рыжая полевка (*Myodes glareolus*) тяготеет к пойменным местообитаниям и вырубкам. Она легче, чем красная полевка, мирится с увлажнением. Наибольшая численность наблюдается в ельниках разнотравных, меньше в мелкотравных. Предпочитает спелые еловые леса. Больше ее в ельниках широкотравных, меньше – в сфагновых. В питании преобладают во все сезоны семена основных видов травянистых и древесных растений, зеленые части растений, зимой – побеги ягодных кустарников, почки, кора; при неурожае переходит на грибы. На территории региона рыжая полевка потребляет наибольшее количество зеленых кормов (50% в бесснежный период), ягоды, мхи, хотя питание очень сильно зависит от местообитания. Так, зимой и весной очень важны для нее семена хвойных (сосны и ели), а при недостатке других кормов она ест мхи.

Красная полевка (*Myodes rutilus*) заселяет все лесные формации, избегая трансформированных ландшафтов. Относительно малочисленна или отсутствует в пойменных местообитаниях, заливных лугах, торфяниках, болотах. Предпочитает влажные захламленные леса, ельники зеленомошники (80%). В целом, ее излюбленные местообитания – это лесные биотопы (преимущественно темнохвойные леса) с высокой сомкнутостью крон со средним или низким увлажнением. Разреженность древостоя вызывает резкое уменьшение численности. Полифаг, весной и вначале лета потребляет зеленые части растений, во вторую половину лета и осенью – семена, ягоды, грибы. В Республике Коми в апреле, мае, июне питается зеленью, мхами, лишайниками; в июле-августе – ягодами, грибами, семенами трав и хвойных, осенью у нее смешанное питание, а зимой питается мхами и лишайниками.

Копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus*) населяет тундры. Южная граница распространения проходит в подзоне крайней северной тайги при наличии обширных безлесных пространств бугристых болот. В основном вид приурочен к зональным растительным сообществам в северной и южной тундре, а также необлесенным и редколесным пространствам в лесотундре. Предпочитает бугристые болота, хорошо дренированные торфяные бугры, исключая увлажненные, заболоченные участки, а также кустарниковые ерниково-моховые, ивняково-ерниковые и ерниково-ивняковые тундры. В горах обитает до высоты 1400 м. В питании вида преобладает веточный корм: побеги, кора и листья ивы, карликовой березы, голубики, морошки и дриады.

Сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*) заселяет разнообразные заболоченные зональные элементы тундрового ландшафта. Предпочитает растительные группировки из осок, пушиц, мхов, расположенные в депрессиях рельефа, где создаются оптимальные условия зимовки. Более приспособлен к обитанию в избыточно увлажненных биотопах (например, осоковых болотах). Обитает в равнинной кочкарной, полигональной тундре с развитым мохово-осоковым покровом. Много его и в кустарниковых ернико-моховых, ивняково-ерниковых и ерниково-ивняковых тундрах. В питание входят осоки, пушица, зеленые мхи, а также тундровые кустарнички (в значительно меньших количествах, чем остальные виды кормов).

Лесной лемминг (*Myopus schisticolor*) тяготеет к лесам с развитым моховым покровом: сфагновым и зеленомошным ельникам. Меньше его в травянистых пойменных ельниках и на лугах. В горы вид поднимается до границы леса. Питается зелеными мхами.

Водяная полевка (*Arvicola terrestris*) обитает в тайге и в тундре. Предпочитает поймы с заболоченными берегами с зарослями осок, низинные луга с сильным увлажнением, особенно любит пойменные озера. В питание входит более 50 видов водно-болотных и прибрежных травянистых растений. Весной-летом питается надземными частями растений, чаще всего осок, а зимой – подземными частями, корой и побегами ив, тополей, черемухи. Весной и летом селится по берегам водоемов, а на зиму перекочевывает на более сухие возвышенные места в леса и поля.

Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*) является бизональным видом, который населяет тундры и степи Евразии. Тундровые популяции в регионе обитают в материковых тундрах и лесотундрах на север до побережья, на юг до ж/д станции Сивой

Маски, встречаясь как на равнинах, так и в горах. Узкочерепная полевка не обладает такими же морфо-физиологическими приспособлениями к условиям существования в Субарктике, как настоящие и копытные лемминги. Эволюция узкочерепной полевки пошла по пути своеобразного изменения фенологии размножения (сдвинулись сроки начала периода размножения, при этом молодняк созревает с очень высокой скоростью) и совершенного использования микроклиматических особенностей местности [Шварц, 1963]. Так, она сохраняет экологические пристрастия своих степных предков, предпочитая интразональные растительные сообщества из луговых группировок, кустарников и пойменных комплексов. Вид максимально эффективно нейтрализует действие макроклиматических параметров за счет микрорельефа. В отличие от настоящих леммингов избегает местообитаний с избыточным увлажнением – болот и заболоченных тундр. Обитает в густых травянистых и редких моховых тундровых ивняках, в тундре по вершинам плато, лесным колкам в пойменных участках, участках открытой тундры по склонам. По данным А. Н. Петрова [1994г] она предпочитает разнотравные пойменные ивняки, очень любит травяно-злаковые фитоценозы на нарушенных территориях и сфагновые осоковые болота (в меньшей степени). Очень подвижна по сравнению с леммингами, обитает в местах с более сомкнутым растительным покровом и поэтому реже добывается хищниками. Питается осоками, пушицей, полярными ивами.

Полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus*) широко освоила таежную и тундровую зоны. Не избегает лесную зону, но при продвижении к северу (с увеличением влажности почвы) заселяет более широкий спектр местообитаний. На севере ареал вида доходит до границы южной и северной тундры. Предпочитает влажные открытые биотопы по берегам рек и озер, по окраинам болот, заросшие кустарники поймы. Не селится в хорошо увлажненных, но низко продуктивных местообитаниях (верховые болота, угнетенные и заболоченные леса). В Печоро-Илычском заповеднике наиболее плотно заселяет луга. Больше любит закустаренные луга небольших рек и ручьев, чем обширные пойменные луга крупных равнинных рек. В пойме охотно заселяет леса – травянистые ельники. В северной тайге селится на открытых верховых болотах. Нуждается в сочном корме. В питание входят сочные надземные части околоводных растений, осенью – подземные части. Зимой и ранней весной поедает веточный корм и кору.

Тёмная, или пашенная полёвка (*Microtus agrestis*). Ареал темной полевки в общих чертах совпадает с ареалом полевки-экономки, северная граница совпадает с северной границей южной тундры (здесь она заселяет кустарниковые заросли и лесные острова). Считается, что она заселяет биотопы, имеющие интразональный характер – долины рек, кочковатые болота, сырые луга. В лесах она предпочитает открытые местообитания (пастбища, луга, поля). Не избегает лесов, а в годы пиков численности леса – это основной тип местообитаний. Некоторые авторы указывают, что вид редок в коренных лесах, а предпочитает мелколесье, вырубки и гари, кустарниковые заросли. В Печоро-Илычском заповеднике заселяет пойменные и долинные ельники и луга, а на плакорах обычна в зеленомошных ельниках. Много ее отлавливают в лесотундре. В тундре заселяет ерниковые и пойменные ивняки. Питается зелеными частями массовых видов растений, зимой – мхами, лишайниками, сухой травой, корой и мелкими веточками.

Полевка Миддендорфа (*Alexandromys middendorffii*) обитает в арктических и субарктических районах от Полярного Урала до Колымской низменности. Населяет преимущественно заболоченные участки тундры, заболоченные (особенно кочковатые) берега озер. Встречается в лиственничном редколесье на участках с моховым покровом и высоким травостоем. Когда полевки Миддендорфа встречаются вместе с полевкой-экономкой, то экономка предпочитает менее заболоченные участки. Питается летом зелеными, а зимой – подземными частями осок.

По отношению к основным климатическим факторам – температуре и влажности виды мелких млекопитающих группируются следующим образом: 1) криоксерофильные виды (предпочитающие холодные и сухие условия) – копытный лемминг (*Dicrostonyx*) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*); 2) мезофильные виды, предпочитающие умеренные характеристики температуры и влажности – лесные полевки и темная полевка (*Microtus agrestis*); 3) мезотермные гидрофильные виды – экономка (*Alexandromys oeconomus*) и лесной лемминг (*Myopus schisticolor*); 4) эвритермные гидрофильные – водяная полевка (*Arvicola terrestris*), 5) криогидрофильные виды (предпочитающие холодные и влажные условия) – сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*) и полевка Миддендорфа (*Alexandromys middendorffii*).

Одно из важнейших экологических свойств – биотопическая приуроченность. Мелкие млекопитающие предпочитают определенные биотопы и по этому признаку могут быть разделены на четыре группы: 1) типичные тундровые биотопы, за

исключением влажных местообитаний – копытный лемминг (*Dicrostonyx*) и, частично, узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*), которая обильна в луговых группировка растительности, кустарниках и в пойменных комплексах; 2) влажные тундровые биотопы: сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*) и полевка Миддендорфа (*Alexandromys middendorffii*); 3) околоводные местообитания – водяная полевка (*Arvicola terrestris*). Водяная полевка предпочитает околоводные местообитания летом, тогда как зимой она занимает приподнятые территории на расстоянии от водоемов. В определенной степени к этой группе можно отнести и полевку-экономку (*Alexandromys oeconomus*), которая, однако, предпочитает закустаренные высокопродуктивные луга по берегам небольших рек и ручьев. 4) разнообразные лесные местообитания – все лесные полевки (*Craseomys* и *Myodes*); 5) разнообразные лесные и луговые биотопы – темная полевка (*Microtus agrestis*). В тундре она заселяет ерниковые и пойменные ивняки.

По зональной приуроченности виды сгруппировались следующим образом: 1) степные зональные – степная пищуха (*Ochotona pusilla*); 2) зональные лесные – лесной лемминг, все лесные полевки и темная полевка; 3) зональные тундровые – копытный, сибирский лемминги, полевка Миддендорфа; 4) бизональный (тундровый и степной) – узкочерепная полевка; 5) полизональные – экономка и водяная полевка. Интересно отметить, что из нетудровых видов на север в тундровую зону в настоящее время дальше всех (северная граница южной тундры) проникают и достигают высокой численности красная полевка, темная, экономка и водяная полевка.

Возможные изменения экологических свойств видов

Рассматривая экологические свойства видов в геологической истории, даже в новейшей истории – в квартере, следует затронуть такой важный момент, как изменения экологических свойств во времени, их эволюцию. Магистральным направлением эволюции мелких растительноядных млекопитающих высоких широт в неоплейстоцене было приспособление к обитанию в условиях длительных низких температур, наличию снегового покрова, питанию грубыми растительными кормами плейстоценовой «тундро-степи» («мамонтовой степи»). Такие адаптации, как, например, усложнение рисунка жевательной поверхности зубов, являющиеся проявлением более общего тренда на приспособление к обитанию в пастбищных травянистых биомах кайнозоя, зафиксированы в морфологической эволюции. Что касается физиологических, поведенческих и фенологических приспособлений к обитанию в условиях Субарктики,

который, по-видимому, в значительной мере отражает характер приспособления млекопитающих Северной Евразии к суровым условиям неоплейстоценовых оледенений, то сложный комплекс таких адаптаций изучен в выдающейся работе С. С. Шварца [1963]. Достаточно хорошо известны и экологические предпочтения рецентных видов, но одной из серьёзных проблем остаётся вопрос неизменности экологии видов с неоплейстоцена до современности. Можно ли считать экологические свойства видов в четвертичном периоде такими же, как у их современных потомков?

Доказательствами эволюции экологических свойств могут быть сообщества с нетипичными составом и структурой, для которых проведено сопоставление фаунистических данных с материалами, прямо указывающими на параметры среды (изотопные и другие данные, характеризующие палеотемпературы и т.д.). Несовпадение прогнозных параметров при экстраполяция актуальных данных в прошлое и свидетельствовало бы об изменении экологических свойств вида. Одним из примеров такого несовпадения являются смешанные фауны неоплейстоцена, и для объяснения специфики смешанных, «дисгармоничных» тундростепных сообществ могут привлекаться два основных соображения: своеобразие среды и иная экология видов в четвертичное время. Н. Г. Смирнов [1992, 2001] применил факторный анализ для исследования динамики обилия видов в неоплейстоценовых и голоценовых сообществах Урала, используя частоты остатков видов в локальных фаунах, как переменные. В процессе этого анализа происходит редукция числа переменных, число которых уменьшается до нескольких главных компонент – факторов, к которым сводится динамика частот всех видов в сообществах на разных хроносрезах. Эти факторы (их ещё называют макропеременными) представляют собой размерность многомерного пространства, причем их биологический смысл не известен. Биологический смысл нового многомерного пространства мы можем только предполагать, исходя из знания экологии видов и специфики условий среды. На рисунках распределения видов грызунов из поздненеоплейстоценовых фаун в пространстве главных компонент [Фадеева, Смирнов, 2008] видно, что виды, которые сейчас обитают совместно, располагаются на диаграммах не рядом, а отдельно, демонстрируя разные реакции видов на действия факторов многомерного пространства (Рисунок 8.1). В своей ранней работе Н. Г. Смирнов [1992] считал, что разное положение тундровых видов в пространстве главных факторов для плейстоценовых выборок, в отличие от

голоценовых зональных фаун, где тундровые и степные виды группируются близко друг к другу, может являться указанием на изменение экологических свойств этих видов с позднего неоплейстоцена до современности. В более поздней работе [Фадеева, Смирнов, 2008] Н. Г. Смирнов интерпретировал эту картину, как свидетельство уникальности природной среды позднего неоплейстоцена, которая не сводится к простому смешению характеристик тундровой и степной зон.

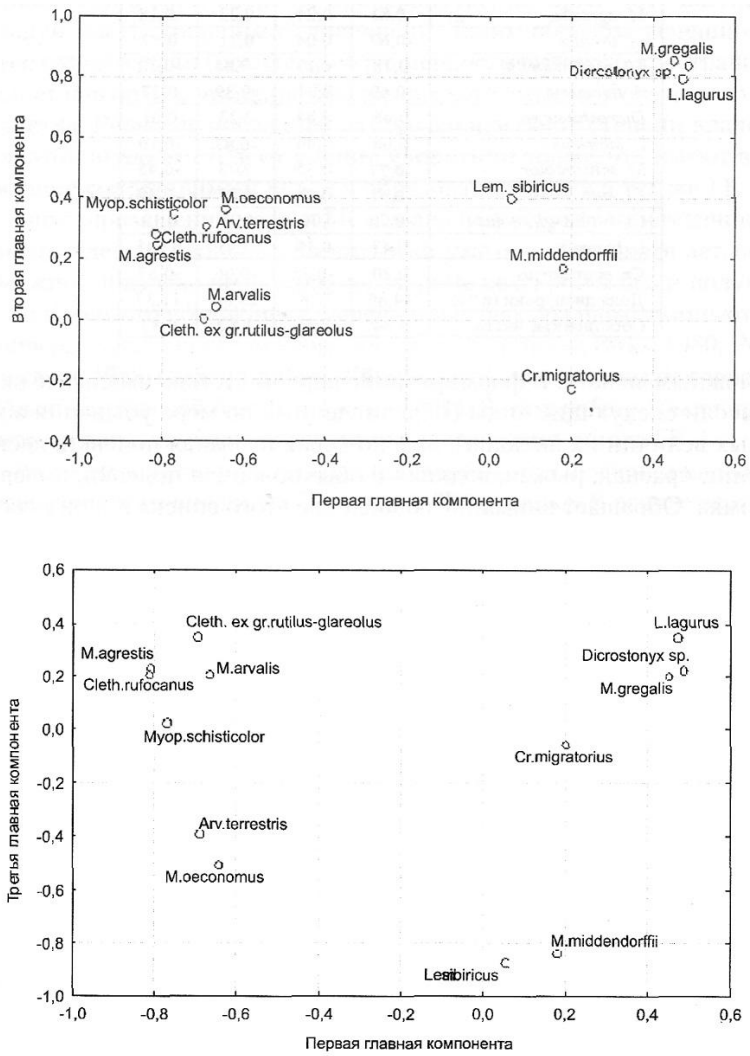


Рисунок 8.1 – Распределение видов грызунов в пространстве главных компонент [Фадеева, Смирнов, 2008]

Несмотря на попытки найти какие-либо убедительные свидетельства экогенеза у видов мелких растительноядных млекопитающих, обитавших на территории северной Евразии в неоплейстоцене, они до сих пор не были найдены. Безусловно, эволюцию экологических свойств нельзя исключать. Возможно, она имела место, но, как и морфологические изменения, была крайне незначительной. Особенно для интервала,

рассматриваемого в данной работе. За последние 250 тыс. лет грызуны морфологически изменились в едва заметной степени и, вероятнее всего, экологически они также не претерпели существенных изменений.

В отсутствии убедительных доказательств обратного, следует считать, что экологические свойства видов мелких растительноядных млекопитающих среднего и позднего неоплейстоцена не изменились. На этом временном отрезке, по-видимому, как можно судить по морфологическим преобразованиям, эволюция шла в направлении узкой специализации к определенным экологическим нишам, т.е. не по пути занятия новых ниш, а по пути разработки уже выбранных направлений. Поэтому за такое короткое время вряд ли можно увидеть смену экологических адаптаций, смену экологических предпочтений. Скорее будет видно только все более глубокое приспособление к уже освоенным нишам, уже выбранным условиям. А. К. Маркова [2008] справедливо указывает на то, что все аргументы в пользу экогенеза могут, во-первых, объясняться особенностями самой природной среды, не имеющей аналогов в настоящее время, а во-вторых, они происходят из горных регионов, где велико разнообразие локальных местообитаний: разные высотные пояса, склоны разной экспозиции и другие особенности микрорельефа. Сообщества мелких млекопитающих в наземных экосистемах представляют собой что-то вроде синузии – части биоценоза, сформированного одним или несколькими сходными видами, которая относительно независима от внешних параметров, т.к. обитает в лесной подстилке, под снегом, в туннелях растительного покрова у земли, где скрадывается влияние климата. Возможно, именно поэтому мелкие млекопитающие обитают в нескольких зонах, т.к. они могут проникать по речным долинам и другим интразональным биотопам в другие природные зоны. Несмотря на упреки в прямолинейности такого рода суждений, без надежных свидетельств противного, следует считать, что экологические свойства видов за время со среднего неоплейстоцена не изменились, и их следует принимать такими же, как у современных видов.

8.2. Динамика видовых комплексов

Современное население млекопитающих в регионе представлено в Таблице 8.1 [Кулик, 1972; Фауна Европейского Северо-Востока…, 1994, 1998; Петров, 2002]. В тундровой зоне помимо собственно тундровых видов обитают околоводные и

Таблица 8.1 – Современная фауна млекопитающих северо-востока Европы

Species	Биом			Горная часть
	Тундра	Лесотундра	Тайга	
Заяц-беляк – *Lepus timidus*	+	+	+	+
Северная пищуха – *Ochotona hyperborea*	–	–		+
Летяга –*Pteromys volans*	–	–	+	+
Обыкновенная белка – *Sciurus vulgaris*	–	+	+	+
Бобр – *Castor fiber*	–		+	+
Лесная мышовка –*Sicista betulina*	+	+	+	+
Красно-серая полёвка – *Craseomys rufocanus*	–	–	–	+
Рыжая (лесная) полёвка – *Myodes glareolus*	заходит	+	+	+
Красная полёвка – *Myodes rutilus*	+	+	+	+
Копытный лемминг – *Dicrostonyx torquatus*	+	–	–	–
Сибирский лемминг – *Lemmus sibiricus*	+	+	–	–
Лесной лемминг – *Myopus schisticolor*			+	+
Водяная полёвка –*Arvicola terrestris*	+	+	+	+
Узкочерепная полевка – *Microtus gregalis*	+	+		
Полевка-экономка – *Alexandromys oeconomus*	+	+	+	+
Темная полевка – *Microtus agrestis*	в южной части	+	+	+
Полевка Миддендорфа – *Alexandromys middendorffii*	–	–	–	+
Волк – *Canis lupus*	+	+	+	+
Песец – *Alopex lagopus*	+	+		
Лисица– *Vulpes vulpes*	+	+	+	+
Бурый медведь – *Ursus arctos*	заходит	+	+	+
Белый медведь – *Ursus maritimus*	+	–	–	–
Соболь – *Martes zibellina*			+	+
Куница – *Martes martes*	заходит	+	+	+
Росомаха – *Gulo gulo*	+	+	+	+
Горностай – *Mustela erminea*	+	+	+	+
Ласка – *Mustela nivalis*	+	+	+	+
Европейская норка – *Mustela lutreola*		+	+	+
Барсук – *Meles meles*			+	
Выдра – *Lutra lutra*	в южной части	+	+	+
Рысь – *Lynx lynx*	–	–	+	+
Кабан – *Sus scrofa*	–	–	+	
Лось – *Alces alces*	–	+	+	+
Северный олень – *Rangifer tarandus*	+	+	+	+

интразональные виды, а в южной части отдельные виды таежного фаунистического комплекса (*Sicista betulina, M. agrestis, Myodes rutilus, Myodes glareolus*). Анализ погадок зимняка и помета песца показывает, что наиболее многочисленными видами мелких млекопитающих в этой зоне являются *Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus sibiricus* и *Microtus agrestis* [Воронин, 1995; Полежаев, 1998]. Довольно высокую численность имеет и *Arvicola terrestris*. Лесные виды мелких млекопитающих в погадках и помете не указаны, что вероятно, указывает на их низкую численность.

Териофауна лесотундровой зоны состоит преимущественно из представителей таежного фаунистического комплекса и интразональных видов. Здесь обитает один представитель тундровой зоны (*Lemmus sibiricus*).

В таежной зоне обитают виды таежного фаунистического комплекса и интразональные виды [Турьева и др., 1977; Турева, Балибасов, 1982; Бобрецов, Лукьянова, Порошин, 2005; Петров, Порошин, 2005].

Перед описанием пространственно-временной динамики сообществ растительноядных мелких млекопитающих региона следует отметить очень важную проблему, касающуюся различения влияния тафономических процессов на состав и структуру фоссильных сообществ от факторов, определявших собственные особенности фаун в природе (раздел 5.1. «Тафономия местонахождений»). Обычно указанием на тафономическую природу являются сильные различия состава и структуры локальных фаун, не разделенных ни географически, ни хронологически.

Например, такие различия синхронных сообществ заметны в позднеголоценовых слоях близко расположенных местонахождений, как Пихтовка и Шежим [Смирнов, Садыкова, 2003], или слоях одного местонахождения, как в случае со слоями 1 и 2 Кожима-2 [Кряжева, Пономарев, 2014]. Но такие фауны встречаются не во всех временных интервалах, объединяемых по сходству климата и природной среды, и данное обстоятельство сильно лимитирует хронологическую детальность фаунистических реконструкций. По мнению автора, избежать ошибок в выделении этапов и фаз истории фауны можно, основываясь на знании динамики климата, экологических свойств видов и при помощи опыта исследователя.

Для того, чтобы ископаемый комплекс воспроизводил состав естественного сообщества мелких растительноядных млекопитающих в максимально возможной полноте – включал редкие виды, необходимо около 1000 определимых зубов [Смирнов, Садыкова, 2003] (Глава 4 «Методы исследований»). Такие представительные сборы фаунистических материалов обычно можно получить только из пещерных

местонахождений. Самые древние комплексы из местонахождений пещерного типа в регионе происходят из нижнего горизонта навеса Студеного, датируемого концом бызовского интерстадиала. Материалы древнее этого рубежа происходят из местонахождений аллювиального генезиса (за исключением Куръядора). В этих местонахождениях найдены костные остатки только холодолюбивых видов грызунов: копытного и сибирского леммингов, узкочерепной полевки, полевки Миддендорфа и полевки-экономки. Полевка Миддендорфа, включая северо-сибирскую полевку, как подвид [Абрамсон, Лисовский, 2012], сейчас не обитает на северо-востоке Европы [Петров, 1994в, 2002]. Соотношение остатков трех массовых видов в ископаемых комплексах различно. Моляров полевок во всех местонахождениях, кроме Рябово, в разы меньше, чем зубов леммингов. В большинстве местонахождений преобладают остатки копытного лемминга: Акись, Чулей, Лая-2, 3, Серчейю-3, 5, 6, Шапкина-1, 3, 4, Куръядор и нижний горизонт Кипиево. В отложениях памятников Нижний Двойник, Большая Слуда, верхний горизонт Кипиево зубы сибирского и копытного леммингов встречены почти поровну. В местонахождениях Лая-4, Серчейю-1, 4, Гавриловка моляров сибирского лемминга больше, чем копытного. Рябово является единственным местонахождением, где преобладают остатки узкочерепной полевки, на втором месте в нем зубы копытного и на третьем – сибирского леммингов.

Наличие костных остатков только нескольких холодолюбивых видов в аллювиальных ориктоценозах северо-востока европейской части России является интересной особенностью рассматриваемых материалов, которая объясняется в предыдущей главе.

По мнению автора, следует принять, что различия в соотношении остатков видов в аллювиальных ориктоценозах, скорее всего, являются следствием различий в параметрах природной среды, т.к. оценить степень избирательности накопления в данном случае невозможно. Преобладание остатков сибирского лемминга, по-видимому, связано с более влажным климатом и широким развитием тундроподобных ландшафтов, схожих с современными тундровыми, где абсолютно преобладают зеленые мхи. Сообщества с доминированием копытного лемминга сформировались в периоды с господством других природно-климатических условий – низких температур и малого количества осадков, т.е. типичных перигляциальных ландшафтов плейстоценовой «тундростепи» или «мамонтовой» степи. Комплекс Рябово, где преобладают остатки узкочерепной полевки, характеризует, вероятно, условия сухой, но не экстремально холодной тундростепи, ближе к условиям, существовавшим в неоплейстоценовые

похолодания на Среднем Урале [Смирнов, 1993; Изварин, 2017], т.е. схожим с современной степью, а не тундрой. Кроме того, не исключено, что некоторые фоссильные ассоциации датируются не началом или концом оледенения, а одним из похолоданий внутри межледниковья. Межледниковья имеют сложную климатическую ритмику, когда на протяжении теплого в целом интервала, во время которого не развивались обширные ледниковые покровы, распространяющиеся на континент, климат и ландшафты неоднократно и существенно колебались. В периоды похолоданий развивались ландшафты, которые были схожи с современными и даже холоднее, т.е. зона тундры занимала достаточно большие площади в высоких широтах, в потепления леса продвигались далеко на север, вплоть до побережий северных морей.

Ниже представлена история преобразований фауны мелких млекопитающих на нескольких хроносрезах. Следует отметить, что временные интервалы выделены не на основе ключевых рубежей трансформации самой фауны, а по внешним по отношению к ней, общепринятым периодам, выделяемым на основе динамики природной среды и климата. Для каждого интервала приведены календарные (по калиброванным датировкам) временные границы. Большинство интервалов не являются строго определенными. В первую очередь учитывалась изотопия кислорода и событийная климатическая хронология по данным бурения гренландского ледникового щита [Svensson et al., 2008; Lowe et al., 2008 и др.], но принималось во внимание также и традиционное общепринятое деление данного временного отрезка, принятое, например, в проектах «Эволюция комплексов млекопитающих и растительных сообществ в Западной, Центральной и Восточной Европе в конце плейстоцена – начале голоцена (24–8 тыс. л. н.)» [Маркова и др., 2008) и COMSEC [Ponomarev et al., 2013].

Бызовской интерстадиал (МИС 3, 55-28 тыс. календарных лет).

Бызовской (средневалдайский) интерстадиал понимается, как правило, в объеме одной изотопно-кислородной стадии МИС 3 [Astakhov, 2012; Zastrozhnov et al., 2018]. Этот интервал имеет сложную внутреннюю ритмику (Глава 3 «Палеогеография неоплейстоцена и голоцена…»), потому для установления точного события в его пределах требуются надежные геохронометрические данные. В рассматриваемом регионе пока нет надежно датированных местонахождений, в возрасте которых не было бы серьезных сомнений. Есть только одно местонахождение, датированное радиоуглеродным методом – Куръядор. Проблемой является то, что костеносный слой

пронизан многочисленными погребенными норами. Некоторыми исследователями отмечается [Андреичева, 2011], что костный материал происходит не только из массива породы, но и из нор. В данном случае ориктоценоз, скорее всего, моложе вмещающей породы, которая датируется по ^{14}C и $^{230}Th/U$ примерно 40-47 тыс. кал. лет [Максимов и др., 2015]. Еще одним важным указанием на более молодой возраст комплекса остатков является морфология копытных леммингов. Здесь найдены моляры *Dicrostonyx*, которые по эволюционному уровню сопоставляются с позднеледниковыми леммингами, возраст которых установлен радиоуглеродным методом от 10 до 20 тыс. кал. лет [Ponomarev, Puzachenko, 2015; Пономарев, Андреичева, 2017].

В фоссильном сообществе Куръядора присутствуют копытный лемминг (62.5%), узкочерепная полевка (8.3%), а также сибирский лемминг (29.2%), что является показателем довольно суровых условий среды (Рисунки 8.2, 8.3).

Ближайшее к изучаемому региону местонахождение пещерного типа с фауной, датируемой границей среднего и позднего валдая – это Махневская-2 пещера, расположенная в Пермском Предуралье [Фадеева, Смирнов, 2008]. Из горизонта 9 этого местонахождения был получен комплекс остатков мелких растительноядных млекопитающих, датируемый около 30 тыс. календарных лет, и включающий копытного и сибирского леммингов, узкочерепную полевку (соответственно 34, 26 и 26%), полевку Миддендорфа (4%), рыжих полевок (1%), полевка-экономка (5%), водяная полевка (0.6%), пищуха (1%), *Cricetulus* (0.7%), пеструшка (0.3%) и темная полевка (0.2%) (Рисунок 8.2).

Заметна очень высокая доля холодолюбивых видов в составе этих ассоциаций, что предполагает широкое развитие холодных и сухих ландшафтов тундростепи. Анализ спорово-пыльцевых спектров из костеносных отложений Куръядора позволил выявить шесть фаз растительной сукцессии [Гуслицер, Дурягина, 1983; Дурягина, Коноваленко, 1993]. Во время теплых интервалов произрастала северная тайга и лесотундра, а во время холодных периодов – тундровые растительные ассоциации со степными ксерофитами. Климат, в целом был холоднее современного, т.к. даже в фазы потеплений в регионе преобладали безлесные или слабо залесенные ландшафты. К сожалению, для региона пока не разработано четкой последовательности и длительности фаз внутри среднего валдая (МИС 3), так что пока невозможно привязать фауны к конкретной климатической фазе.

«Холодный» в общем облик фаун как бассейна Вычегды, так и Пермского Предуралья, позволяет предположить, что непосредственно перед последним ледниковым максимумом (~ 28-23 тыс. кал. лет) даже в районе Пермского Предуралья (на два градуса широты южнее Куръядора) существовали уже очень холодные условия, близкие к кондициям последнего ледникового максимума, что отразилось на составе и структуре сообществ растительноядных мелких млекопитающих.

Второй вывод, который можно сделать из анализа данных материалов, это то, что сообщество Куръядора, в котором заметно преобладают ксерофильные виды сформировалось скорее в холодных и сухих условиях последнего ледникового максимума, чем в лесотундровых и тундровых ландшафтах среднего валдая. Это соображение находит подтверждение геологическими данными и в морфологии зубной системы копытных леммингов.

На бызовской возраст фауны из низов разреза Студеной пещеры указывают целый ряд признаков. Нижние горизонты разреза пещеры перекрываются слоями с резким доминированием копытного лемминга, что сопоставляется с ПЛМ [Смирнов, 1996]. Остатки копытного лемминга из Студеной пещеры, датированные по ^{14}C УМС 26–29 кал. тыс. лет назад [Palkopoulou et al., 2016], скорее всего, отобраны из слоев, где остатки *Dicrostonyx* преобладают. Кроме того, есть также оценки абсолютного возраста костных остатков сибирского лемминга – 30-35 тыс. лет, которые получены по степени расхождения генетических линий (по генетическим дистанциям) в программе BEAST [Lagerholm et al., 2014]. Эти остатки, скорее всего, добыты из низов разреза, где они преобладают над остатками других видов. Здесь найдены зубы степной пищухи, лесных полевок (0.6 %), копытного лемминга (10.3%), сибирского лемминга (81.8 %), узкочерепной (3 %), экономки (3.6 %) и темной (0.6 %) полевок. В целом, видно, что это сообщество с преобладанием криогидрофильного вида (Рисунки 8.2, 8.3), схожее по составу и структуре с современным сообществом арктической тундры Большеземельской тундры [Петров, 2002].

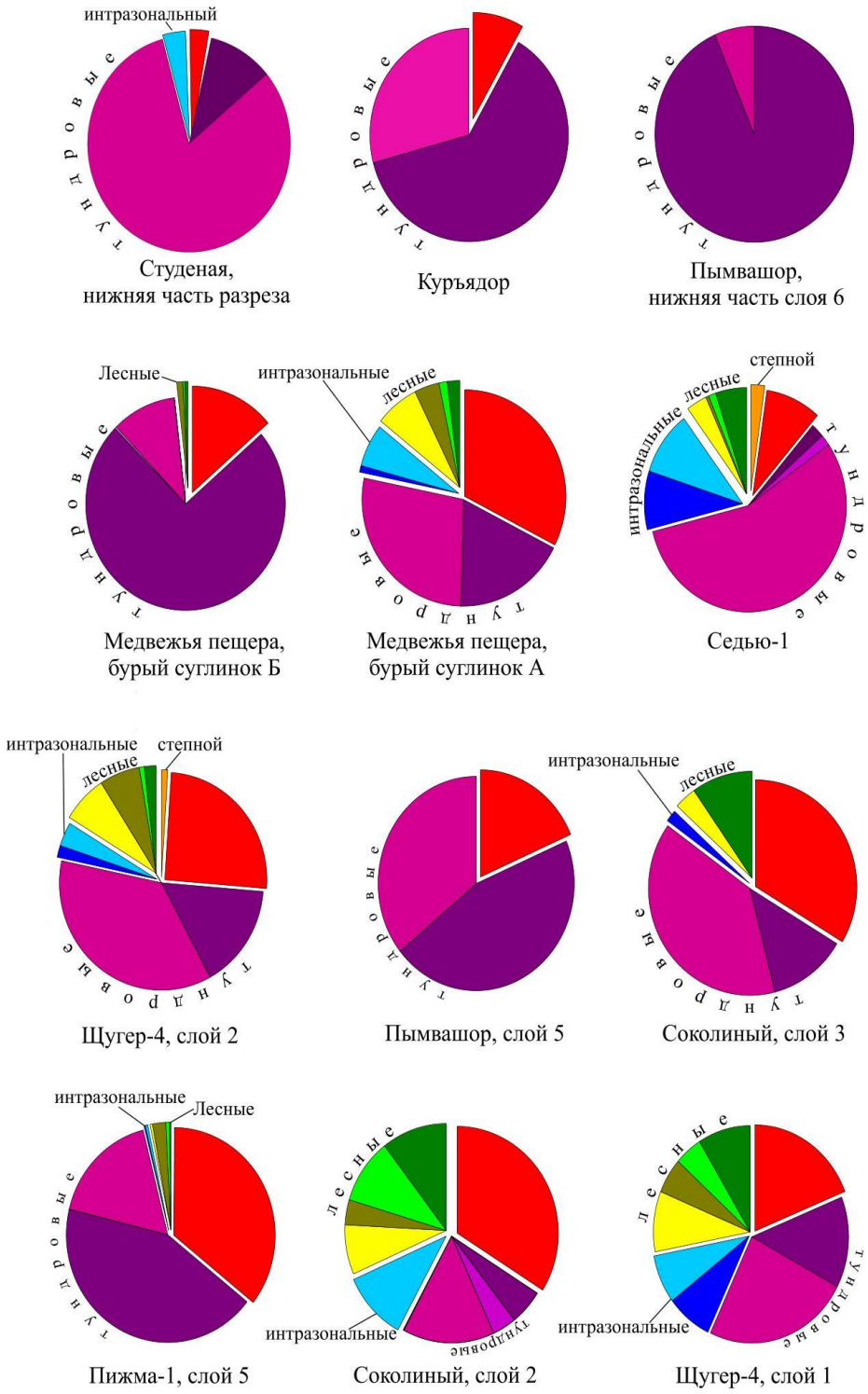


Рисунок 8.2 – Соотношение остатков мелких млекопитающих в местонахождениях позднего неоплейстоцена: бызовское время (нижняя часть разреза Студеного), последний ледниковый максимум (Куръядор, Пымвашор, слой 6; суглинок Б Медвежьей пещеры), позднеледниковье (суглинок А Медвежьей пещеры), бёллинг-аллерёд (Седью-1, слой 3 Соколиного, слой 5 Пымвашора, слой 2 грота Щугер-4), поздний дриас (Соколиный, слой 2; Щугер-4, слой 1; Пижма-1, слой-5; Пымвашор, слой 5). Виды, остатки которых составляют менее одного процента, не показаны. Условные обозначения как на Риснуке 8.4.

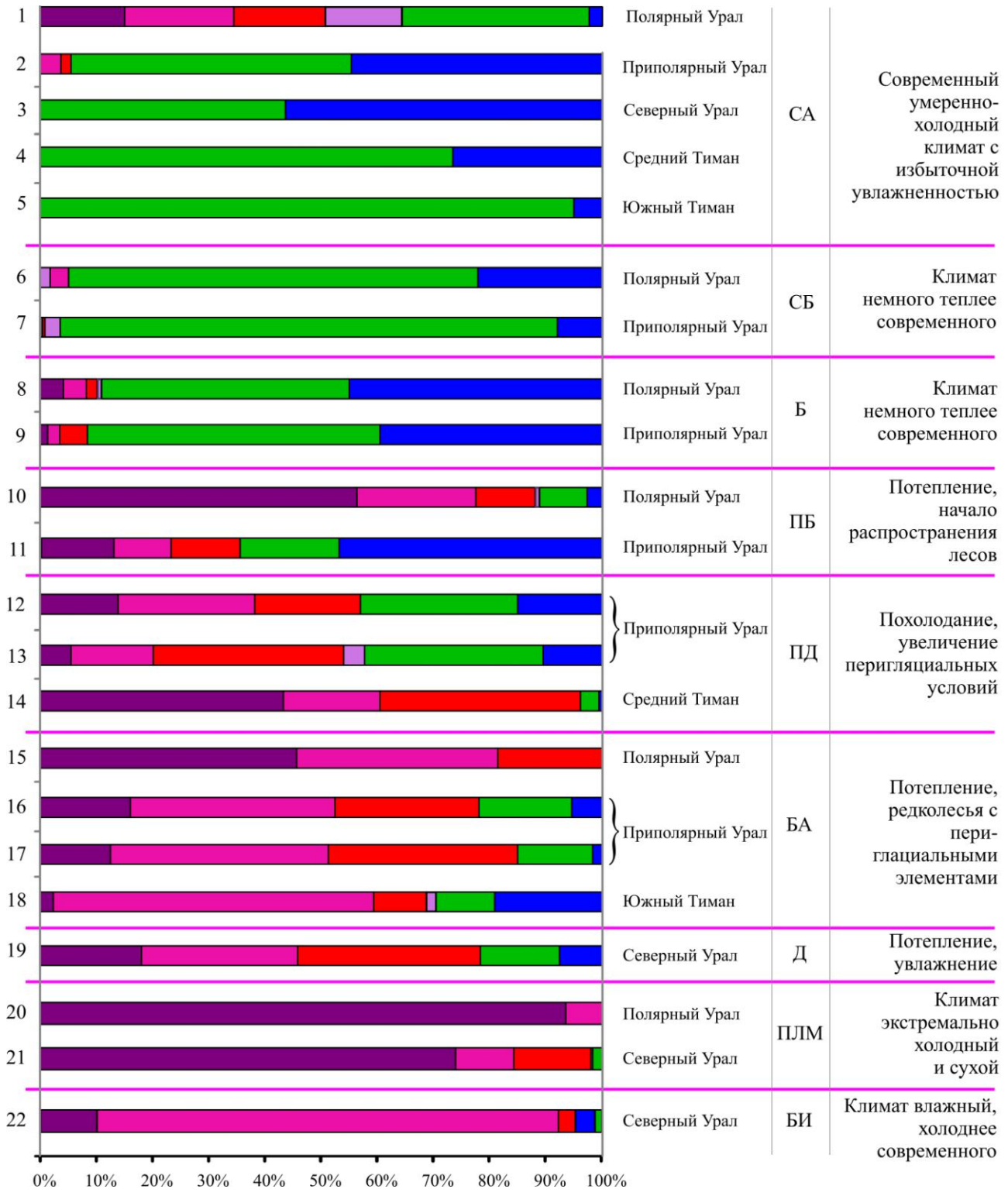
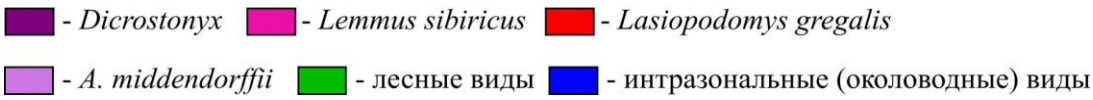


Рисунок 8.3 – Соотношение остатков мелких млекопитающих в местонахождениях позднего неоплейстоцена и голоцена. Условные обозначения на следующей странице.



СА – субатлантик, СБ – суббореал, Б – бореал, ПБ – пребореал, ПД – поздний дриас, БА – бёллинг-аллерёд, Д – дегляциация, ПЛМ – последний ледниковый максимум, БИ – бызовской интерстадиал.

1 – Зверобой, слой 1; 2 – Щугер-2; 3 – Пихтовка; 4 – Пижма-1, слой 2; 5 – Седью-2, слой 1; 6 – Зверобой, слой 4; 7 – Соколиный, слой 1; 8 – Пымвашор, слой 3; 9 – Кожим-1, слой 1; 10 – Пымвашор, слой 4; 11 – Кожим-1, слой 2; 12 – Щугер-4, слой 1; 13 – Соколиный, слой 2; 14 – Пижма-1, слой 5; 15 – Пымвашор, слой 5; 16 – Щугер-4, слой 2; 17 – Соколиный, слой 3; 18 – Седью-1; 19 – Медвежья пещера, бурый суглинок А; 20 – Пымвашор, слой 6; 21 – Медвежья пещера, бурый суглинок Б, 22 – нижняя часть разреза навеса Студеного.

Последний ледниковый максимум (28-20 тыс. кал. лет, GS 4–2.1)

Последний ледниковый максимум в истории фауны мелких растительноядных млекопитающих характеризуется материалами, полученными из бурого суглинка Б Медвежьей пещеры [Кочев, 1993; Смирнов, 1996], верхних горизонтов разреза навеса Студеного [Кочев, 1993; Смирнов, 1996] и слоя 6 Пымвашора [Смирнов и др., 1999; Golovachov, Smirnov, 2009]. В отложениях слоя 6 Пымвашора найдены остатки только трех видов – копытного и сибирского леммингов и узкочерепной полевки (Рисунки 8.2, 8.3). Моляры копытного лемминга здесь не просто многочисленны, а абсолютно преобладают, составляя почти 90% всех определимых зубов. Оставшиеся 10% приходятся на сибирского лемминга (9%) и узкочерепную полевку (1%). В буром суглинке "Б" Медвежьей пещеры состав и структура фауны несколько иные, но схожие с Пымвашором. Здесь найдены остатки восьми видов мелких млекопитающих. Резко доминирует по числу остатков копытный лемминг (74%), на втором месте узкочерепная полевка (14%), а доля остатков сибирского лемминга немного ниже (10%) (Рисунки 8.2, 8.3). Лесной лемминг может быть отнесен к категории обычных (1%), а два вида рыжих полевок и полевка Миддендорфа к группе редких видов (их доли менее 0.6%). К последнему ледниковому максимуму относятся, скорее всего, и костные остатки растительноядных мелких млекопитающих из верхнего горизонта разреза навеса Студеного [Кочев, 1993; Смирнов, 1996]. Здесь также абсолютно преобладают моляры копытных леммингов (87.3%), найдены зубы степной пищухи, рыжих полевок (0.4%), сибирского лемминга (2.2%) и узкочерепной полевки (10.1%). О возрастной привязке

этого комплекса свидетельствуют экстремально «холодный» облик сообщества микромаммалий [Смирнов, 1996] и УМС радиоуглеродные датировки, сделанные по остаткам копытных леммингов [Palkopoulou et al., 2016], которые укладываются в диапазон 26–29 кал. лет. В данной публикации не приводится сведений относительно точной привязки образцов к разрезу рыхлых отложений навеса Студеного. Однако, судя по тому, что наиболее многочисленные остатки мелких млекопитающих найдены именно в верхней части разреза и среди них резко доминируют кости и зубы копытных леммингов, с высокой вероятностью можно считать, что материал для радиоуглеродных датировок получен именно из горизонтов 1 или 2.

Как видно из приведенных данных, отличительной особенностью этого этапа истории микротериофауны является очень обедненный видовой состав при резком доминировании одного (криоксерофильного) вида – копытного лемминга, что связано с экстремально холодными за весь поздний плейстоцен климатическими условиями.

Очевидно, что структура данных комплексов остатков хорошо согласуется с реконструкциями природной палеосреды с максимально холодными условиями за весь анализируемый период времени. В эпоху последнего ледникового максимума на территории севера Восточной Европы были развиты кустарничковые тундры с участками лесотундровой и тундростепной растительности, а также перигляциальные тундро-лесостепи как комбинация тундровых и степных сообществ с участками разреженных сосново-березовых лесов [Гричук, 1982; Симакова, Пузаченко, 2008а; Astakhov, 2014].

Позднеледниковье (Lateglacial) или позднеледниковый переход (Lateglacial Transition) (~ 20 – 14.75 тыс. кал. лет, GS 2.1)

Материалы для характеристики позднеледникового этапа истории фауны Тимано-Североуральского региона происходят из бурого суглинка А Медвежьей пещеры. Судя по радиоуглеродной датировке 13 260 лет (кал. диапазон 16 670-15 650 лет), полученной по материалу из этого слоя, эта локальная фауна отвечает окончанию данного хроносреза. В структуре сообщества доминируют тундровые виды. Преобладают остатки узкочерепной полевки (32.5%), велика доля сибирского лемминга (28%), а зубов копытного лемминга меньше остатков других видов, обитающих сейчас в тундре (18%). Кроме того, найдены остатки водяной полевки (1%), полевки-экономки (6.5%), темной полевки (7%), лесного лемминга (4%) и рыжих полевок (5.3%). Особенностью этого

сообщества является высокая доля сибирского лемминга – криогидрофильного вида, а также в целом довольно умеренный облик, свидетельствующий о развитии тундростепных, но не очень сухих растительных группировок. Данные по млекопитающим хорошо согласуются с результатами палинологических исследований, в которых позднеледниковье описывается как время развития на севере Восточной Европы перигляциальной лесотундры, т.е. сочетания участков кустарниковых тундр, сосново-березового редколесья и тундростепной растительности (в основном на севере), а также разреженные сосново-березовые и сосново-еловые леса с участками тундровых и луговых ценозов (на юге) [Арсланов и др. 1981; Гричук, 1982; Симакова, Пузаченко, 2008в и другие].

Географически ближайшие сообщества позднеледниковья известны из Пермского Приуралья – из 27, 24, 21 горизонтов грота Расик [Фадеева, Смирнов, 2008]. Здесь найдены остатки девяти видов мелких млекопитающих: копытного (42–57%) и сибирского леммингов (2–4%), узкочерепной полевки (35–46%), рыжих полевок (0.3%), водяной (0.3%) и экономки (2%), а также пеструшки (1.7–2.3%), пищухи (0.3–1%) и хомячка (1.5–2.4%).

Особенностью этих комплексов является тундростепная структура сообщества, с содоминированием копытного лемминга и узкочерепной полевки, а также с наличием степных видов: пищухи, хомячка и пеструшки. Такую фауну можно назвать умеренно криофильной и при этом максимально ксерофильной (остепненной), что плохо сопоставляется с палинологическими данными. Очевидно, «остепненный» облик сообществ микромаммалий Пермского Предуралья с участием ряда степных видов, не обитавших севернее Среднего Урала, отражает специфику природной зональности в позднеледниковом переходе.

Интерстадиальный комплекс бёллинга-аллерёда (Bølling-Allerød interstadial complex, 14 700-12 950 кал. лет назад, GI 1)

Ископаемые ассоциации бёллинга-алерёда известны из разных частей региона. Уникальной особенностью сообществ этого хроносреза является их умеренный облик, а в их структуре значительную долю занимают криогидрофильные виды. Доля остатков сибирского лемминга высока относительно участия других тундровых видов, включая узкочерепную полевку. Такая структура отмечается в сообществах из слоев 2 и 3 Щугера-4, бурого суглинка А Медвежьей пещеры, из отложений Седью-1 и слоя 5 Пымвашора (Рисунки 8.2, 8.3). Обращает на себя внимание почти полная идентичность

сообществ Щугера-4 (слои 2 и 3), слоя 3 Соколиного и бурого суглинка А Медвежьей пещеры как по видовому составу, так и по экологической структуре. Локальная фауна слоя 5 Пымвашора отличается от них существенно более «холодным» обликом, что объясняется ее крайне северным положением. Комплекс остатков из слоя 3 Соколиного, скорее всего, имеет возраст близкий таковому перечисленных местонахождений. Об этом можно судить по сходству состава и структуры ассоциаций остатков микромаммалий, а также по залегаю слоя 3 под горизонтом, датированным поздним дриасом по ^{14}C. Значительная доля остатков сибирского лемминга также свидетельствует в пользу предположения о том, что слой 3 Соколиного сформировался в один из эпизодов послеледниковья, из которых интервал бёллинг-аллерёд самый вероятный.

Резким своеобразием отличается фауна из местонахождения Седью-1. Она включает 16 видов мелких млекопитающих из трех отрядов – грызунов, зайцеобразных и насекомоядных. Остатки сибирского лемминга резко преобладают (61.5%) над зубами других видов, среди которых выхухоль, копытный лемминг, лесной лемминг, узкочерепная полевка, полевка-экономка, полевка Миддендорфа, красная полевка, водяная полевка, темная полевка и степная пеструшка. Своеобразие этого сообщества является результатом не только специфики климатических условий и флористических ассоциаций, но также и тафономических факторов. Этот фоссильный комплекс представляет собой крайний вариант сообщества с доминированием криогидрофильного вида – сибирского лемминга. Близкие аналоги такой фауны находятся среди современных сообществ, населяющих в настоящее время восточно-европейские тундры, особенно в годы пиков численности сибирского лемминга [Петров, 1994б, 2002]. В современных арктических тундрах Восточной Европы сибирский лемминг преобладает (84%), в северных и южных тундрах его относительное обилие заметно ниже – соответственно 16% и 19% [Петров, 2002]. Следует учесть, однако, что структуры фоссильных и современных сообществ не корректно сравнивать напрямую из-за различий в методах их оценки. Современные сообщества описываются по данным отловов зверьков ловушками и давилками, тогда как ископаемые комплексы формируются в результате активности хищных птиц. Разнообразные сложности и проблемы, возникающие при анализе тафономических процессов, рассмотрены в других разделах (см. Главы 4 и 5). Здесь стоит отметить лишь тот факт, что обычно в структуре ориктоценозов чаще оказывается завышенной доля видов мелких растительноядных

млекопитающих, предпочитающих открытые пространства, а также менее проворных [Смирнов и др., 1990]. В помете песца доля остатков сибирского лемминга составляет от 46 до 53% [Полежаев, 1998], а в погадках канюка – только 9%, в отличие от копытного лемминга, доля остатков которого составляет 46% [Воронин, 1995]. Скорее всего, копытный лемминг намного чаще добывается птицами, чем сибирский лемминг из-за особенностей своей биологии (предпочитает более открытые участки, более крупный, менее проворный и т.д.).

Сообщества, очень схожие с локальной фауной Седью-1, известны также из низов разреза (слой 4) Студеной пещеры [Кочев, 1993; Смирнов, 1996]. Эти отложения залегают под слоями 1 и 2 с преобладанием копытного лемминга, и это позволило Н.Г. Смирнову [1996] предположить, что слои 1 и 2 следует датировать последним ледниковым максимумом, а слой 4, соответственно, предшествовавшим интервалом, скорее всего, средним валдаем. Судя по степени расхождения генетических линий сибирского лемминга в программе BEAST, этот комплекс датируется 30-35 тыс. лет [Lagerholm et al., 2014].

Согласно палинологическим данным [Арсланов и др., 1981; Гричук, 1982; Никифорова, 1982; Velichko et al., 1997, 2002; Симакова, Пузаченко, 2008а и др.] на севере Восточной Европы доминировали кустарниковые тундры и перигляциальные лесотундры с локальными участками тундростепей. Наиболее распространены были сообщества с *Betula nana, Salix, Ericales, Hippophae rhamnoides, Juniperus, Rubus, Helianthemum, Armeria, Sphagnum, Selaginella* и разреженным сосново-березовым древостоем.

Макрофоссилии и палинологические материалы по динамике границы лесной растительности в позднеледниковье и голоцене из севера Европы [Latalowa, van der Knaap, 2006], центральной и северо-западной частей Восточно-Европейской равнины [Novenko et al., 2009], севера Евразии [Binney et al., 2009], Скандинавии [Kullman, 2008] и Карелии [Wolhfarth et al., 2007] подтверждают выводы о заметном присутствии древесных форм в составе растительности бёллинга-аллерёда северной Европы, особенно в долинах рек и защищенных местообитаниях.

Ранее высказанное мнение о том, что в бёллинге-аллерёде на северо-востоке Европы леса доходили на севере до берега Баренцева моря [Арсланов и др., 1981; Никифорова, 1982] не подтверждаются результатами более поздних исследований, проведенных вблизи побережья Баренцева [Paus et al., 2003] и Карского [Andreev et al., 2001] морей. Согласно этим данным здесь произрастали кустарниковые тундры с

сообществами из Poaceae, Cyperaceae, *Salix*, *Saxifraga* [Paus et al., 2003] и ксерофитов [Andreev et al., 2001], а реконструируемые температуры были немного холоднее современных.

Поздний дриас (Younger Dryas, 12 900-11 700 кал. лет, GS 1)

Сообщества позднего дриаса известны из слоя 4 Пымвашора, слоя 5 грота Пижма 1, слоя 2 грота Соколиного и слоя 1 Щугер-4 и они значительно отличаются друг от друга (Рисунки 8.2, 8.3). В слое 5 грота Пижма 1 почти 96% всех остатков приходится на долю копытного (46.4%) и сибирского леммингов (18.6%), и узкочерепной полевки (30.7%). Найдены также немногочисленные остатки лесного лемминга (2%), рыжих полевок, темной, водяной полевок и полевки-экономки (каждый не более 0.6%). Комплекс остатков из слоя 4 Пымвашора очень похож на сообщество из слоя 5 Пижмы-1. Здесь найдены копытный лемминг (49.1%), сибирский лемминг (21.2%), узкочерепная полевка (10.6%), лесной лемминг (6.7%), полевка-экономка (1.1%), водяная полевка (1.7%), а также рыжие и темная полевки (по 0.6%).

Крайне отличные состав и структуру имеет фауна из слоя 2 грота Соколиный. Остатки тундровых видов также доминируют, но их доля составляет только 57.8% и среди них заметно преобладают остатки узкочерепной полевки (34%). Доля остатков лесных видов – 31.7%, а луговых – 10.5%. В другой локальной фауне Приполярного Урала – из слоя 1 Щугер-4 тундровые виды также преобладают (57%), но три тундровых вида (включая узкочерепную полевку) представлены примерно в равных соотношениях. Доля остатков лесных видов 33.4%, интразональных – 15%. Вероятно, сходство локальных фаун Приполярного Урала не случайно и является следствием сходства природных условий этого района.

В целом, достаточно холодолюбивый облик сообществ на севере и в центре региона свидетельствует о преобладании достаточно холодных и сухих условий. По палинологическим данным похолодание позднего дриаса привело к тому, что сосново-березовые леса становились более разреженными и на свободные участки проникали тундровые и степные растительные ассоциации [Бохнкке, 2008; Никифорова, 1982; Арсланов и др., 1981; Velichko et al, 1997, 2002; Голубева, 2008; Kaakinen, Eronen, 2000; Kremenetski et al, 1998 и др.]. Развивались кустарниковые тундры и лиственично-сосново-березовые редколесья со степными сообществами.

Пребореал (пребореальный период голоцена, Preboreal, 11 700-10 700 кал. лет)

Фоссильная ассоциация, датируемая пребореалом, найдена в слое 2 местонахождения Кожим-1 (Рисунки 8.3, 8.4). Это типично «гиперборейная»,

«тундростепная», «безаналоговая» локальная фауна со значительным участием тундровых видов (считая узкочерепную полевку – 35%) и относительно низкой долей таежных видов (17.6%).

В течение пребореального периода голоцена кустарниковые тундры заменились лесотундровыми растительными ассоциациями. Местами существовали сосново-березовые леса, иногда с примесью ели, которые сочетались с тундростепными сообществами. Следует отметить, что на севере Восточной Европы перигляциальные тундростепные флористические элементы сохранялись в составе растительности вплоть до бореала [Симакова, Пузаченко, 2008г; Никифорова, 1982; Арсланов и др., 1981; Velichko et al, 1997, 2002; Голубева, 2008; Kaakinen, Eronen, 2000; Kremenetski et al, 1998 и др.]. Кроме того, нужно упомянуть также и палеоклиматические данные по Приполярному Уралу, где С. Култти и др. [Kultti et al., 2003] было показано, что послеледниковый климатический оптимум начался здесь уже в самом раннем голоцене (9500–9000 ^{14}C лет), когда летние температуры были на 2°C теплее современных, и климат в целом был более гумидным.

Это потепление сопровождалось экспансией лесной растительности, которая продолжалась до 5500–4500 ^{14}C лет. Очевидное несоответствие палеозоологических данных с реконструкциями климата и растительности по данным С. Култти с соавторами [Kultti et al., 2003] может объясняться неверными (слегка омоложенными) датировками Кожима-1, какими-то тафономическими факторами, исказившими структуру этой локальной фауны или крайним своеобразием локальной природной среды в районе местонахождения.

Бореал (бореальный период голооцена, Boreal, 10 700-9700 кал. лет)

Бореальная фауна известна из слоя 3 Пымвашора и, возможно, из слоя 1 Кожим-1 (Рисунки 8.3, 8.4). Из слоя 1 местонахождения Кожим-1 недавно была получена УМС ^{14}C датировка 9360±190 (GrA-66908). Эта датировка почти не отличается от даты нижележащего слоя 2, сделанной раньше – 9090±45 (GrA-49353). Несмотря на близость значений абсолютного возраста, представляется, что горизонты 1 и 2 сформировались в разное время, т.к. структуры сообществ в них сильно различаются. С некоторой долей вероятности можно предполагать пребореальный возраст, соответствующий радиоизотопным данным, для слоя 2, а слой 1, скорее всего, сформировался уже в бореальное время, судя по фауне лесного типа с участием тундровых видов.

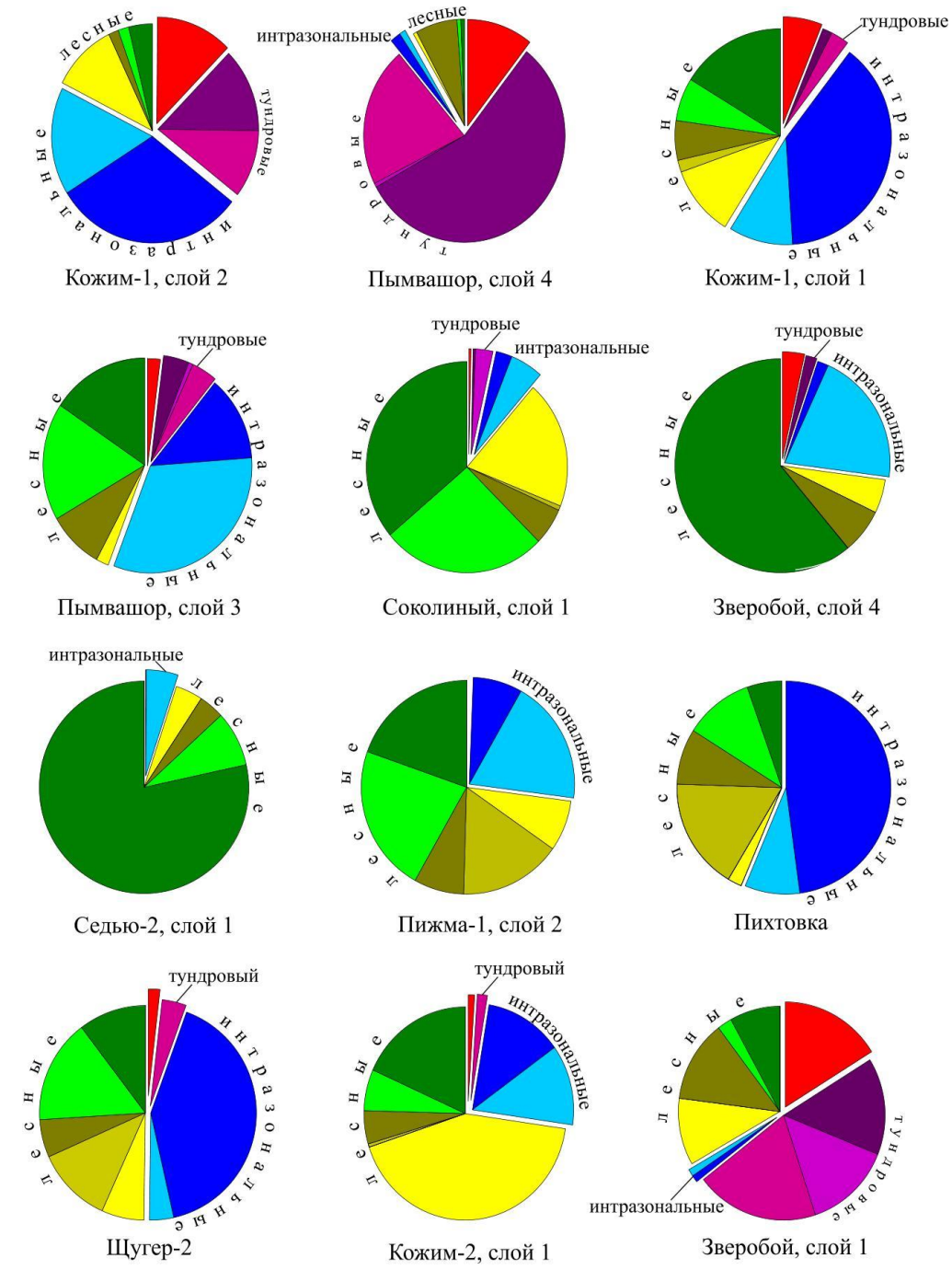


Рисунок 8.4 – Соотношение остатков мелких млекопитающих в местонахождениях голоцена: пребореал (Кожим-1, слой 2; Пымвашор, слой 4), бореал (Пымвашор, слой 3), суббореал (Зверобой, слой 4; Соколиный, слой 1), субатлантик (Зверобой, слой 1; Щугер-2; Кожим-2, слой 1, Пихтовка; Пижма-1, слой 2; Седью-2, слой 1). Виды, остатки которых составляют менее одного процента, не показаны.

Возможно, что два горизонта грота Кожим-1 датируются разными эпизодами пребореала, что не противоречит палеоклиматическим и палеоландшафтным реконструкциям. В слое 1 местонахождения Кожим-1 остатки лесных и околоводных видов преобладают, составляя вместе 89.7% всех остатков. Остальные определимые фрагменты принадлежали копытному леммингу (1.5%), сибирскому леммингу (2.8%) и узкочерепной полевке (6%).

В слое 3 Пымвашора обнаружены остатки рыжих полевок (33.3%), полевки-экономки (32%), водяной полевки (12.9%), лесного лемминга (8.8%), копытного лемминга (4.1%), сибирского лемминга (4.1%), узкочерепной полевки (2%), темной полевки (2%), полевки Миддендорфа (0.7%) и лесной мышовки. Оба сообщества представляют собой типично лесные комплексы с преобладанием лесных и околоводных видов и незначительным участием тундровых видов.

В течение бореального периода голоцена таежные леса стали доминирующим типом растительности в регионе, распространившись на север вплоть до побережья арктических морей [Арсланов и др., 1981; Никифорова, 1982; Velichko et al., 1997, 2002; Kremenetsky et al., 1998; Kaakinen, Eronen, 2000; Голубева, 2008; Симакова, Пузаченко, 2008г и др.].

Атлантик (Атлантический период голоцена, Atlantic, ~9700-5500 кал. лет)

Остатки мелких растительноядных млекопитающих, относимые к атлантическому периоду голоцена в регионе пока не найдены. Исходя из знания состава фауны и экологической структуры сообществ предшествовавших и последовавших хроносрезов, а также характеристик климата и растительности, можно предположить, что на большей части территории региона, за исключением, вероятно, самой северной части, развивалась фауна лесного типа. Этому способствовало широкое распространение лесных формаций, на юге с участием широколиственных пород, вследствие развития климата, который был на 2-3 °С теплее современного.

Суббореал (суббореальный период голоцена, Subboreal, ~5500-2500 кал. лет)

Локальная фауна суббореала найдена в отложениях (слой 4) грота Зверобой, расположенного на восточном склоне Полярного Урала и в слое 1 Соколиного (Приполярный Урал) (Рисунки 8.3, 8.4). В сообществе Зверобоя доминируют лесные (более 50%) и интразональные виды (около 30%), а доля тундровых видов заметно

меньше. В слое 1 Соколиного резко преобладают лесные виды (88.6%), есть также интразональные (7.9%) и тундровые виды (3.5%).

Присутствие тундровых видов в сообществе Соколиного плохо согласуется с реконструкциями климата и растительности. В суббореале фиксируется еще один климатический оптимум, когда на большей части территории региона вновь широко распространились темнохвойные леса с участием широколиственных пород. Подзона южной тайги доходила до 64-65° с.ш., а северной – до побережья Баренцева моря. В южных районах произрастали подтаежные широколиственные леса [Сурова, 1975; Арсланов и др., 1981; Никифорова, 1982; Velichko et al, 1997, 2002; Kremenetsky et al, 1998; Kaakinen, Eronen, 2000; Голубева, 2008 и др.].

Субатлантик (субатлантический период голоцена, Subatlantic, последние 2500 кал. лет)

Комплексы остатков из Щугера-2, Кожима-2, слоя 2 Пижмы-1, Пижмы-3, 4; Седью-2, слоя 1 Щугера-5, Пихтовки, Шежима и слоя 1 Зверобоя характеризуют фауну субатлантика (Рисунки 8.3, 8.4). Состав локальных фаун и экологическая структура сообществ микромаммалий в разных частях региона существенно варьирует. Только лесные виды составляют локальные фауны таежной зоны Тимана и Северного Урала. К северу, на Приполярном Урале в ассоциациях ископаемых остатков появляются тундровые виды – копытный лемминг и узкочерепная полевка, но лесные виды абсолютно преобладают. Позднеголоценовая фауна Полярного Урала уже вполне тундрового облика. В ней преобладают тундровые виды, в то время как лесные и интразональные виды присутствуют в значительно меньшем количестве.

Здесь уместно привести результаты исследования, проведенного автором совместно с ведущим специалистом по статистической обработке биометрических данных А. Ю. Пузаченко (ИГ РАН, Москва), а также с коллегами из Института экологии растений и животных УрО РАН (О. П. Бачурой и П. А. Косинцевым) и из Нидерландов (Т. ван Кольфсхотеном и Й. ван дер Плихтом). В рамках этого исследования было проведено обобщение всех имеющихся датированных материалов по ископаемым фаунам мелких растительноядных млекопитающих северо-востока Европы [Ponomarev et al., 2013]. Анализ данных проводился с применением многомерных статистических методов – параметрического метода главных компонент и его непараметрического аналога – неметрического многомерного шкалирования (МШ) [Ponomarev et al., 2013]

(см. Главу 4). При этом исходили из того, что сами сообщества являются сложными объектами, структура которых сформирована под воздействием большого числа природных факторов в разных соотношениях и среди этих факторов зачастую трудно выделить решающие, особенно если это касается экосистем, не имеющих современных природных аналогов, таких как плейстоценовые мамонтовые степи. Локальные сообщества описывались через варьирование их признаков, которыми выступают частоты остатков входящих в них видов. В задачи работы входило выявление параметров динамики состава фаун мелких млекопитающих общих для местонахождений северо-востока Европы и ее сопоставление с динамикой климата с учетом местоположения локальных фаун в географическом пространстве. В результате применения многомерных методов всё многообразие условий, определяющее варьирование частот видов в фаунах, редуцируется до нескольких макропеременных, главных факторов. Физический смысл этих факторов не всегда очевиден и может быть в какой-то степени «угадан» эмпирическим путем на основе опыта исследователя и понимания им основных биологических свойств видов и параметров окружающей среды. Для исключения субъективности в интерпретации физического смысла рассчитывались коэффициенты корреляции макропеременных (основных факторов) – осей МШ и главных компонент с глобальной температурой, координатами и датировками. Одной из задач исследования было сравнить динамику фауны с ходом преобразований природной среды и реконструкциями климата по последним результатам изотопных исследований Гренландского ледника [Rasmussen et al., 2006, 2014; Svensson et al., 2008].

Традиционно северо-восточная часть европейской части России определяется как обширный регион, простирающийся с севера на юг примерно на 1000 километров от Северных Увалов (60ºс.ш.) до побережья Баренцева моря и от реки Мезени на западе до Урала на востоке. В данной части работы территория северо-востока Европы рассматривается несколько дальше на юг и включает северную часть Пермского Предуралья (до 58ºс.ш.) для того, чтобы выявить границы зональных фаунистических комплексов по распространению основных зональных видов.

Было исследовано 18 локальных фаун мелких млекопитающих (Рисунок 8.5, Таблица 8.2). Под локальной фауной понимался список таксонов из отложений одного слоя (нескольких условных горизонтов) [Смирнов, 2003]. Все локальные фауны мелких

млекопитающих, кроме одной (Куръядор), происходят из местонахождений одного тафономического типа – зоогенных отложений карстовых гротов.

Для сравнения в анализ фаун мелких млекопитающих были включены литературные данные о структуре современного населения микротериофауны из погадок хищных птиц и помета песца в тундровой зоне региона [Воронин, 1995; Полежаев, 1998], а также рецентные материалы из мест гнездования хищных птиц таежной зоны [Смирнов, Садыкова, 2003].

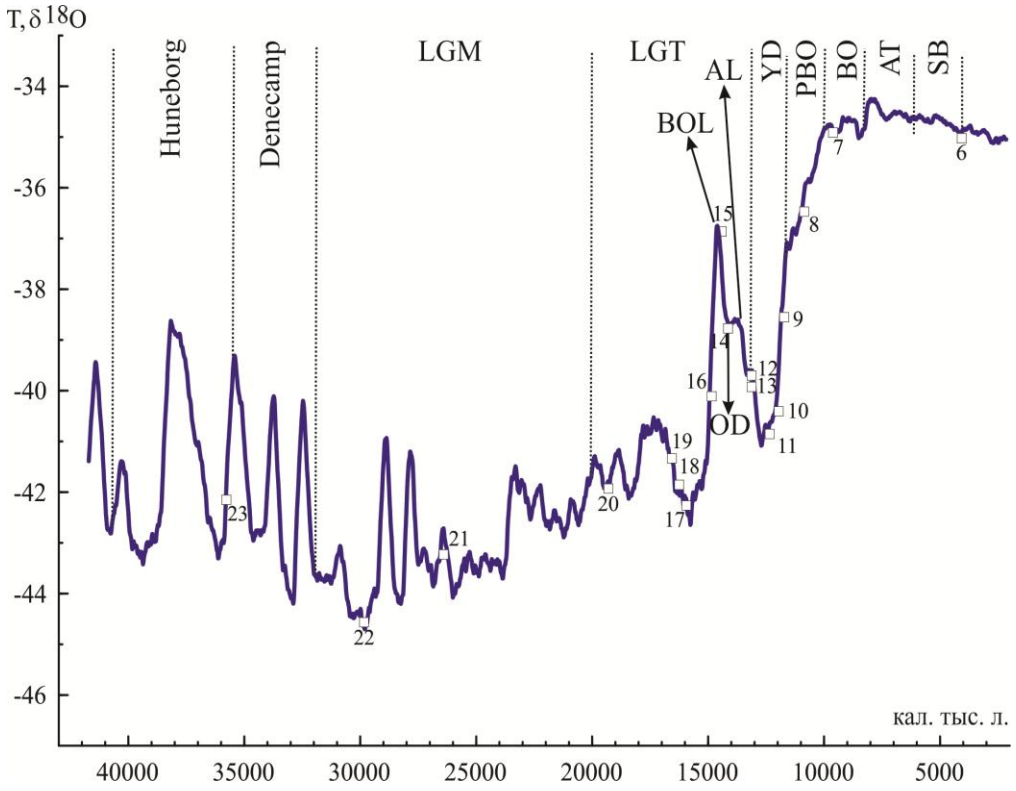


Рисунок 8.5 – Положение местонахождений на временной и температурной (NGRIP1) шкалах: yr b2k – абсолютный календарный возраст местонахождения [Rasmussen et al., 2006, 2014]. Номера местонахождений соответствуют цифрам в Таблице 8.2. Humeborg, Denecamp – климатические интервалы, часто выделяемые в среднем валдае Западной Европы, LGM – последний ледниковый максимум, LGT – позднеледниковый переход, BOL – бёллинг, AL – аллерёд, OD – ранний дриас, YD – поздний дриас, PBO – пребореал, BO – бореал, AT – атлантик, SB – суббореал.

Таблица 8.2 – Частоты остатков видов мелких млекопитающих (%) из местонахождений Европейского Северо-Востока.
1 – Шежим, соврем. [Смирнов, Садыкова, 2003]; 2 – Пихтовка, соврем. [Смирнов, Садыкова, 2003]; 3 – помет песца 1 [Полежаев, 1998]; 4 – помет песца 2 [Полежаев, 1998]; 5 – погадки канюка, соврем. [Воронин, 1995]; 6 – Большая Махневская [Фадеева, Смирнов, 2008]; 7 – Пымвашор, слой 3 [Смирнов и др., 1999]; 8 – Камень Козий [Фадеева, Смирнов, 2008]; 9 – Пымвашор, слой 4 [Смирнов и др., 1999]; 10 – Пижма-1, слой 5; 11 – Соколиный, слой 2; 12 – Пымвашор, слой 5 [Смирнов и др., 1999]; 13 – Махневкая-2, горизонт 6 [Фадеева, Смирнов, 2008]; 14 – Медвежья пещера, бурый суглинок А [Смирнов, 1996]; 15 – Седью-1; 16 – Расик, горизонт 21 [Фадеева, Смирнов, 2008]; 17 – Пымвашор, верхняя часть слоя 6 [Смирнов и др., 1999]; 18 – Расик, горизонт 24 [Фадеева, Смирнов, 2008]; 19 – Расик, горизонт 27 [Фадеева, Смирнов, 2008]; 20 – Медвежья пещера, бурый суглинок Б [Смирнов, 1996]; 21 – Пымвашор, нижняя часть слоя 6 [Смирнов и др., 1999]; 22 – Махневкая-2, горизонт 9 [Фадеева, Смирнов, 2008]; 23 – Куръядор [Кочев, 1993].

Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Desmana moschata	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.06	–	–	–	–	–	–	–	–
Talpa europae	–	–	–	–	–	2.35	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ochotona pusilla	–	–	–	–	–	–	–	3.3	–	0.1	–	–	–	–	2.31	1	–	0.3	–	–	–	1	–
Sciurus vulgaris	29.3	16.5	–	–	–	0.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Sicista sp.	–	–	–	–	–	0.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cricetulus migratorius	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.1	–	–	2.4	–	1.5	1.7	–	–	0.7	–
Cricetus cricetus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Spermophilus sp.	–	–	–	–	–	–	–	0.2	–	–	–	–	0.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Craseomys rufocanus	8	10.3	–	–	–	27.2	17.7	3.3	0.6	0.6	9.9	–	0.9	1.32	1.16	–	–	–	–	0.3	–	0.3	–
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	12	5.2	–	–	–	40.3	15.6	10.0	0.6	0.2	10.4	–	2	1.99	5.07	0.3	–	–	–	0.5	–	0.7	–
Lagurus lagurus	–	–	–	–	–	–	0	–	–	–	–	–	0.2	–	–	2	–	1.7	2.3	–	–	0.3	–
Dicrostonyx sp.	–	–	27.0	22.4	46.5	–	4.1	0.1	56.4	43.1	5.4	45.6	25.6	17.9	2.25	42.1	89.5	48.4	57.4	73.9	93.5	33.9	62.5

Продолжение Таблицы 8.2

Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Lemmus sibiricus	–	–	52.7	46.6	9.3	–	4.1	–	21.2	17.3	14.6	35.9	19.4	27.8	55.7	4	9.3	2.2	2.4	10.4	6.5	25.7	29.2
Myopus schisticolor	13.3	8.2	–	–	–	20.8	8.8	5.3	6.7	2.1	3.8	–	–	3.97	0.51	–	–	–	–	1	–	–	–
Arvicola amphibious	10.7	46.4	10.8	9.94	25.28	5.9	12.9	2.0	1.7	0.2	0.1	–	4.5	1.0	8.92	0.3	–	–	–	–	–	0.6	–
Microtus gregalis	–	–	5.4	20.5	13.9	–	2	41.1	10.6	35.6	33.9	18.5	26.5	32.5	9.1	45.9	1.1	45.9	35.6	13.7	–	26.2	8.3
Alexandromys oeconomus	14.7	8.2	2.7	–	–	2.3	32	15.0	1	0.4	10.4	–	13.6	6.5	9.8	2	–	–	–	–	–	5	–
Microtus agrestis-arvalis	10.7	2.1	1.35	0.6	–	1.8	2.0	19.6	0.6	0.4	7.5	–	1.0	7.0	3.4	–	–	–	–	–	–	0.2	–
Alexandromys middendorffii	–	–	–	–	–	–	0.7	–	0.6	–	3.8	–	2.9	–	1.7	–	–	–	–	0.3	–	4.2	–
Кол-во зубов	75[1]	97[1]		–		554	170	841	177	3294	704	195	1992		1557	1065	354	1750	1018	198	77	1340	120

[1] – максимальное число одноименных зубов.

Таблица 8.3 – Корреляция между частотами основных таксонов, географическими координатами местонахождений, датами, температурой, осями МШ и главными компонентами: E – оси МШ для матрицы эвклидовых дистанций, K – матрица дистанций Кендалла, PC – главные компоненты (Principal Components)

Таксон	Средняя частота в местонахождении (%)	Коэффициент множественной корреляции			Коэффициент корреляции Пирсона		
		E (4 оси)	K (5 осей)	PC (5 комп.)	E1	K1	PC1
Dicrostonyx sp.	32.9	0.99	0.92	0.87	-0.90	-0.78	-0.77
Microtus gregalis	18.4	0.96	0.83	0.87	-0.24	-0.29	-0.42
Lemmus sibiricus	15.7	0.97	0.76	0.74	-0.24	-0.30	-0.30
Arvicola terrestris	6.7	0.92	0.82	0.91	0.52	0.41	0.57
Alexandromys oeconomus	5.6	0.71	0.77	0.80	0.68	0.63	0.62
Myodes ex gr. *rutilus-glareolus*	4.8	0.92	0.80	0.97	0.74	0.74	0.74
Craseomys rufocanus	4.2	0.93	0.86	0.96	0.77	0.76	0.80
Sciurus vulgaris	3.6	0.81	0.78	0.73	0.57	0.55	0.59
Myopus sp.	3.4	0.95	0.92	0.98	0.81	0.86	0.85
Microtus agrestis-arvalis	2.6	0.73	0.87	0.92	0.58	0.60	0.53
Alexandromys middendorffii	0.6	0.42	0.83	0.75	0.10	0.03	0.03
Ochotona pusilla	0.3	0.58	0.78	0.86	0.22	0.22	0.10
Cricetulus migratorius	0.3	0.69	0.88	0.95	-0.28	-0.38	-0.44
Lagurus lagurus	0.3	0.70	0.84	0.95	-0.29	-0.39	-0.44
Широта		0.71	0.81	0.83	-0.19	0.02	0.03
Долгота		0.67	0.77	0.79	0.28	0.13	0.14
^{14}C датировка		0.63	0.62	0.63	-0.59	-0.60	-0.56
^{14}C калибр. дат.		0.64	0.64	0.64	-0.61	-0.63	-0.58
T, δ^{18}O (‰)[1]		0.86	0.91	0.89	0.84	-0.63	-0.58

[1] – Середина калибровочного интервала датировки.

Для матрицы евклидовых дистанций оптимальное число осей МШ составило 4, для матрицы дистанций на основе корреляций Кендалла – 5. Эти параметры описывают в совокупности до 98% варьирования значений частот встречаемости видов (Таблица 8.3). Кроме того, они хорошо описывают радиоуглеродный возраст местонахождений, а также географическое положение (широту и долготу) и температуру (через $\delta^{18}O$, ‰). При применении метода главных компонент были также выявлены 5 параметров, которые описывают 55-94% частоты встречаемости видов, 69% и 62% вариации широты и долготы (соответственно), 39-40% вариации радиоуглеродного возраста и 79 % от изменения температуры (Таблица 8.3).

Согласно данным, приведеным в Таблице 8.3, для массовых таксонов таких как *Dicrostonyx* sp., *M. gregalis, A. terrestris, L. sibiricus* оси, полученные на основе матрицы евклидовых дистанций, лучше воспроизводят исходные данные, чем оси МШ, полученные на базе матрицы ранговых корреляций или главные компоненты. Для редких в данной выборке видов (средняя частота встречаемости меньше 1%), напротив, второй вариант МШ, также, как и главные компоненты оказывается лучше. Анализ данных из Таблицы 8.4 показывает, что виртуальные факторы содержат информацию об эволюции фаунистических комплексов во времени, в связи с изменениями глобального климата (Рисунок 8.6). Все статистические варианты обработки данных показывают, что самой значимой является первая компонента (E1, K1, PC1) (Таблица 8.4), которая отражает связь состава и структуры локальных фаун мелких млекопитающих с температурой и меридиональным расположением.

Основную информацию о пространственной неоднородности (географическом местоположении) состава сообществ не зависящую от глобальной динамики климата несут следующие виртуальные переменные: E2, E4, K2, K3, K4, PC2, PC3 (Таблица 8.4). Остальные факторы (K5, PC4, PC5) не коррелируют ни с динамикой климата, ни с географическим положением местонахождений. Ось K5 частично коррелирует с частотой встречаемости полевки Миддендорфа, компонента PC4 – с встречаемостью сибирского лемминга и водяной полевки, а PC5 – полевки Миддендорфа.

Обобщенная линейная модель, включающая как температуру, так и географические координаты, объясняет 72–82 % дисперсии факторов,

описывающих основную харатерную черту изменчивости состава локальных фаун региона Таблица 8.4, $\boldsymbol{r/r^2}$). Основное внимание было сфокусировано на тех аспектах динамики фаунистических комплексов, которые входят в эту особенность, общую для всех местонахождений.

На рис. 14 изображена временная динамика фауны мелких млекопитающих северо-востока Европы, отраженная в составе локальных фаун и воспроизводимая первыми факторами трех моделей (E1, PC1). Как уже отмечалось, эти факторы отражают фаунистические изменения, которые коррелируют с динамикой температуры (нижний график на Рисунке8.7).

Таблица 8.4 – Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена для основных факторов (осей МШ, главных компонент), географических координат местонахождений и ^{14}C датировок. r/r^2 – множественный коэффициент линейной корреляции / коэффициент корреляции фактора с географическим местоположением и глобальной температурой. Основные переменные приведены в порядке убывания значимости.

Фактор	Широта	Долгота	^{14}C, кал.	T, δ^{18}O	r/r^2	Основные переменные
E1	-0.09	0.34	-0.78	0.80	0.91/0.82	температура, долгота
E2	0.70	-0.49	0.17	-0.10	0.69/0.47	широта, долгота
E3	0.06	0.24	-0.21	0.31	0/0	–
E4	-0.56	0.16	0.14	0.08	0.41/0.16	широта
K1	0.14	0.27	-0.76	0.73	0.85/0.72	температура, долгота
K2	-0.39	-0.18	0.38	-0.35	0.49/0.24	широта, долгота, температура
K3	-0.61	0.41	-0.03	0.19	0.63/0.39	широта
K4	0.26	-0.47	0.00	0.24	0.41/0.17	долгота
K5	-0.29	-0.15	0.10	-0.07	0/0	–
PC1	0.25	0.25	-0.72	0.68	0.86/0.75	температура, долгота
PC2	0.46	-0.50	0.34	-0.41	0.67/0.46	широта, долгота, температура
PC3	0.67	-0.13	-0.24	0.14	0.65/0.42	широта
PC4	0.18	0.07	-0.08	0.15	0/0	–
PC5	0.0	-0.26	0.06	0.08	0/0	–

Сообщества, близкие к современным тундровым по составу и структуре, были распространены в позднем неоплейстоцене вплоть до 15 тыс. кал. лет назад. Они коррелируют с наиболее суровыми климатическими условиями, что обусловлено наличием в них одинаковых видов-доминантов. При этом состав

плейстоценовых сообществ качественно отличался от современного за счет включения видов современной степи и лесостепи – степной пищухи (кустарниковые сухие степи, лесостепи), серого хомячка и пеструшки (травянистые степи и полупустыни).

Позиция современных таежных фаун мелких млекопитающих, в свою очередь, совпадает по оси первого фактора с положением голоценовых фаун млекопитающих, что, обусловлено почти полным совпадением их состава и структуры между собой.

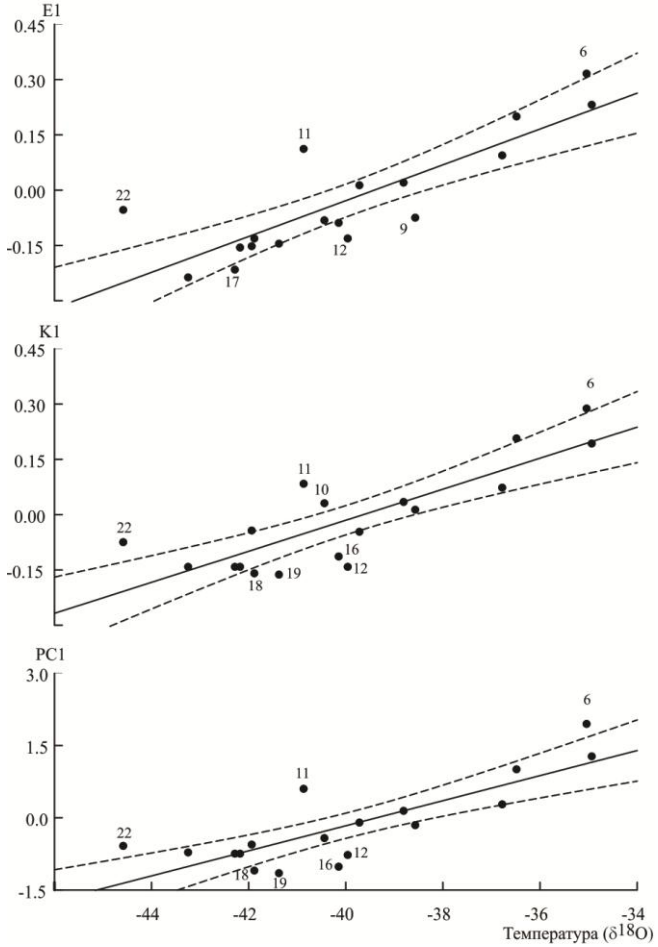


Рисунок 8.6 – Корреляция между температурой (T, $\delta^{18}O$) и главными факторами (E1, K1, PC1), описывающими динамику сообществ мелких млекопитающих. Местонахождения, лежащие выше границы 95% доверительного интервала имеют состав и структуру фауны, соответствующий более теплому климату, ниже границы – более холодному. Номера местонахождений соответствуют цифрам в Таблице 8.2.

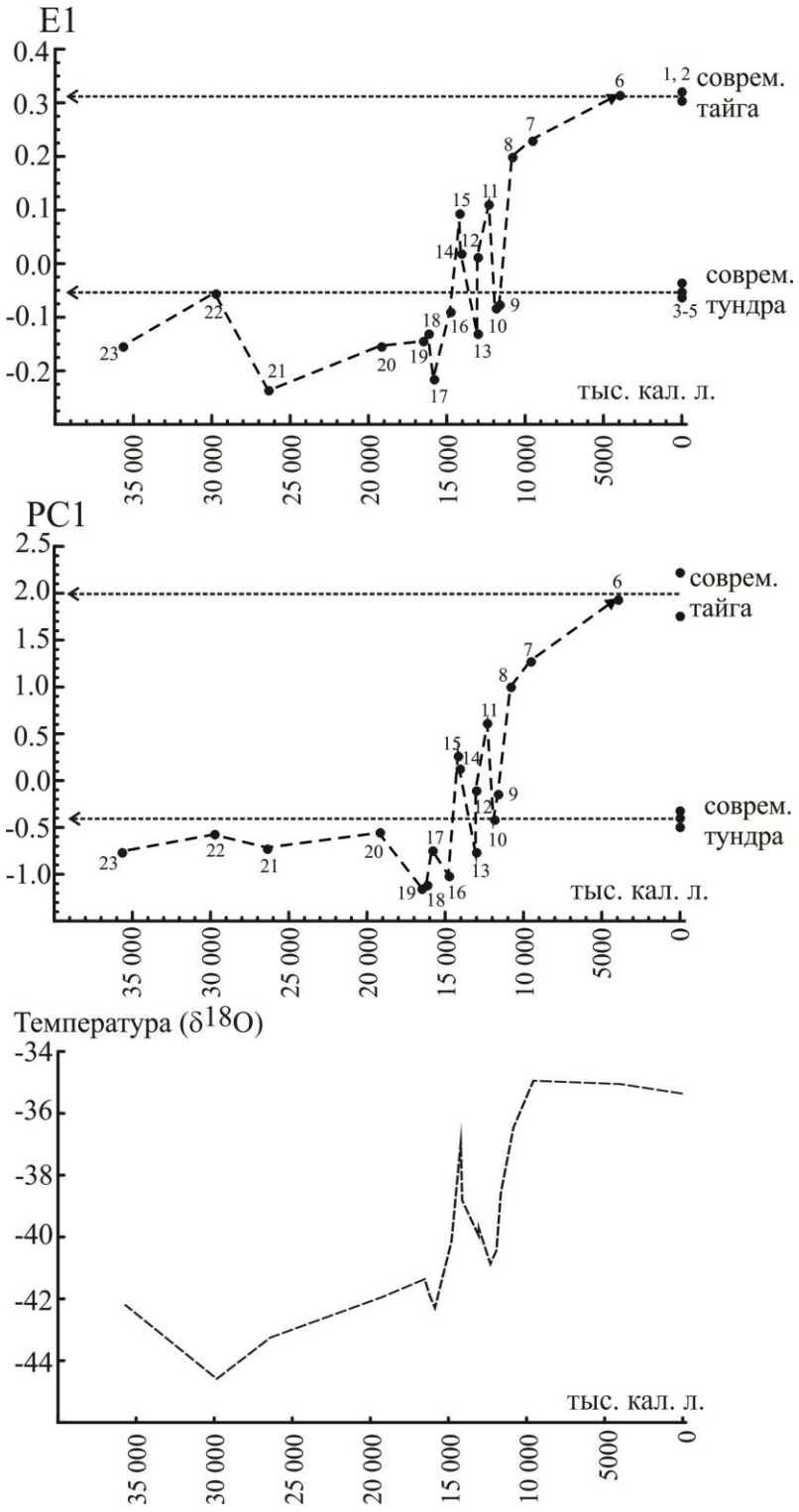


Рисунок 8.7 – Динамика состава и структуры локальных фаун, воспроизводимая первыми факторами МШ (E1, K1) и первой главной компонентой (PC1) на временной шкале. Для сравнения показана температурная кривая по данным NGRIP 1 [Rasmussen et al., 2006, 2014]. Номера местонахождений соответствуют цифрам в Таблице 8.2.

Графики на Рисунке 8.7 отражают главную тенденцию перехода фаун открытых пространств к фаунам таежного типа, имевшим место в раннем голоцене, на фоне потепления глобального климата.

Отклонения от этого тренда, порой весьма существенные, обусловлены в основном географическим положением того или иного местонахождения. Показательна реакции фаун на похолодание позднего дриаса. Несмотря на существенное фоновое похолодание, состав сообщества Приполярного Урала (местонахождение Соколиный, номер 11 на Рисунке 8.7) мог сохранять «умеренный» характер, соответствующий комплексу лесотундры. Напротив, на севере региона (Пымвашор, слой 5, номер 13 на Рисунке 8.7), даже в условиях существенного потепления бёллинга-аллерёда состав и структура фауны мелких млекопитающих сохранялись прежними, как в максимально холодную стадию позднего плейстоцена. Только позднейшее голоценовое потепление (Пымвашор, слой 3, номер 7 на Рисунке 8.7) привело к развитию здесь лесной растительности таежного типа, деградировавшей при последующем современном похолодании.

Таким образом, локальные географические условия определяют пространственную асинхронность реакций сообществ млекопитающих на глобальные климатические изменения и являются основой формирования зональности. Зональность в рассматриваемом случае возникает в первую очередь на градиенте «запад – восток», во вторую очередь – «север–юг». Очевидно, что мощным региональным фактором является присутствие Уральских гор, способствовавших сохранению относительно богатых фаун в экстремально холодные климатические интервалы, за счет наличия большого количества локальных микробиотопов.

Собственная эволюция состава комплекса мелких млекопитающих, воспроизводимая основными факторами разных моделей (Рисунок 8.7) может быть разделена на три временных этапа. Первый этап заканчивается в районе 15 кал. тыс. лет назад и охватывает самый холодный период позднего плейстоцена. Второй этап включает переход от плейстоцена к голоцену с относительно резкими разнонаправленными изменениями состава сообществ, что соотносится с резкими и кратковременными колебаниями глобальной климатической ситуации (похолодания раннего и позднего дриаса, потепления бёллинга и аллерёда). Тем не

менее, на фоне этих колебаний отмечается тренд в направлении перестройки сообществ от «тундростепного» типа к «лесотундровому» и далее «таежному». Третий – голоценовый этап характеризуется доминированием в сообществе лесных и интразональных (в основном околоводных) видов. Максимальное распространение «таежных» комплексов в регионе, видимо, пришлось на голоценовый климатический оптимум (примерно 7-6 тыс. кал. лет назад). Но уже в начале голоцена, на границе пребореала и бореала, на севере региона (Пымвашор, слой 3) состав сообществ грызунов имел лесотундровые черты и, во всяком случае, был ближе к современным таежным, чем к современным тундровым комплексам.

В результате классификации на основе многомерного анализа местонахождения группируются в три основных кластера (Рисунок 8.8): 1 – местонахождения голоценового возраста, 2 – плейстоценовые местонахождения, относящиеся к экстремально холодным периодам, 3 – плейстоценовые местонахождения, относящиеся к периодам с более мягким климатом, все тундроподобные фауны. В случае Махневской пещеры фауна 9-го слоя соответствует более теплым климатическим условиям, чем те, которые реконструируются по датировке. По той же причине в состав кластера 3 входят местонахождения Пижма-1 и Соколиный.

В группе из трех голоценовых местонахождений выделяется Козий (1b), фауна которого соответствует более холодному климату начала голоцена при доминировании в составе комплекса узкочерепной полевки.

В кластере 2 самое южное местонахождение Расик (2b) дифференцируется от остальных фаун. В структуре этого сообщества большая доля степных видов при относительно низкой доле копытного лемминга.

На Рисунке 8.9 каждый из кластеров охарактеризован по средним величинам доли (%) встречаемости таксонов. В фаунах кластера 1 доминируют лесные виды с закономерным ростом их значения от кластера 1b к 1a. В сообществах грызунов кластера 2 абсолютным доминантом является копытный лемминг – представитель экстремально холодных климатических условий аридной арктической пустыни, тундры (на юге остепененной тундры).

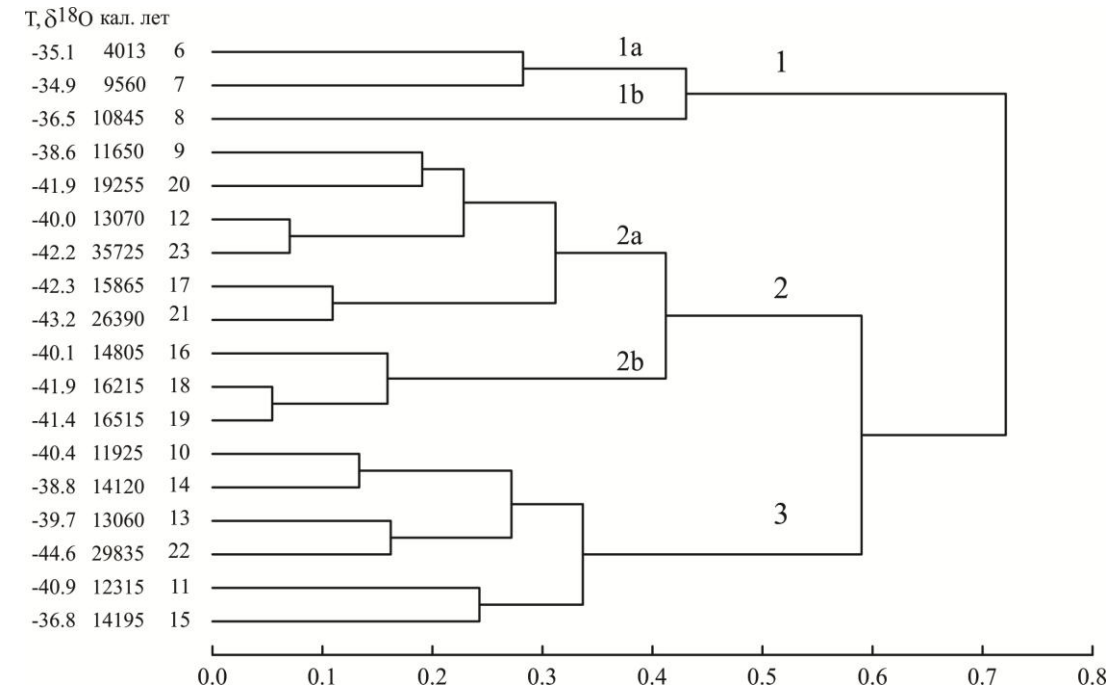


Рисунок 8.8 – Классификация местонахождений (метод «дальнего соседа», евклидова дистанция) на основе осей многомерного шкалирования (E1-E4, K1-K5). Номера местонахождений соответствуют цифрам в Таблице 8.2

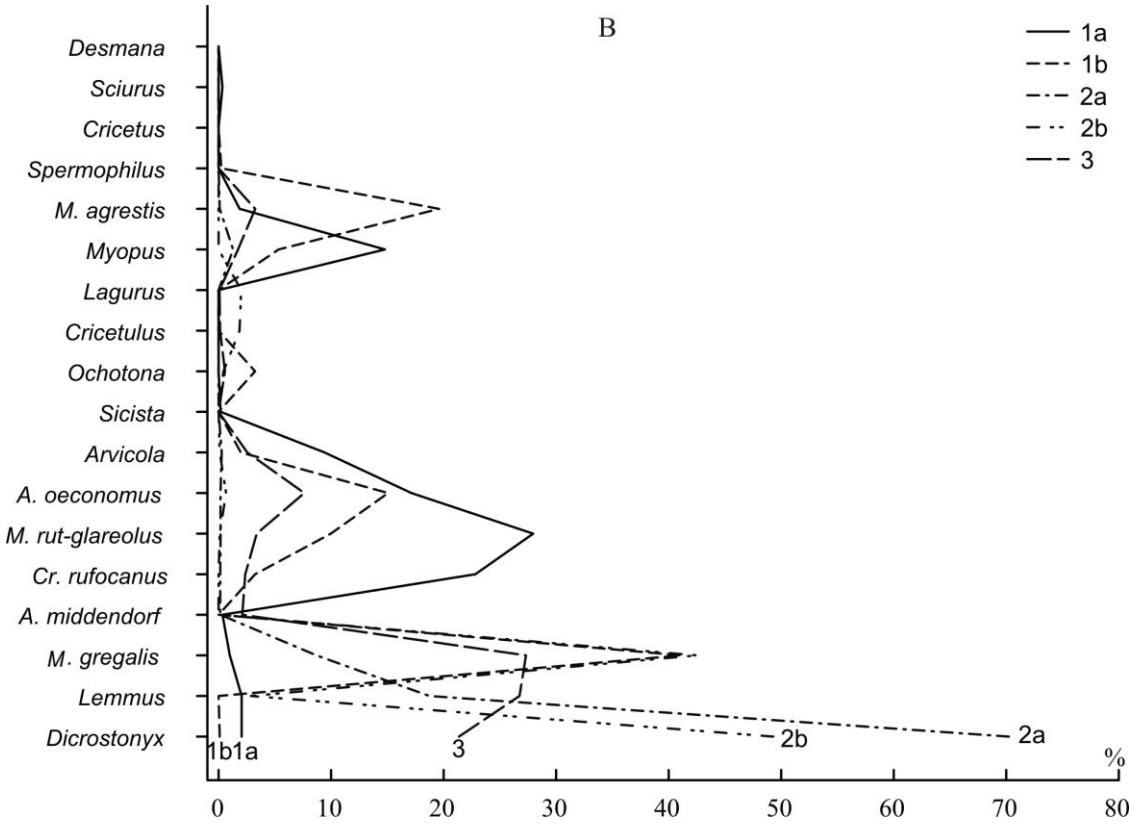


Рисунок 8.9 – Состав фаун микромаммалий местонахождений разных кластеров

В фаунах кластера 3 доминирующие позиции занимает сибирский лемминг и узкочерепная полевка. Кроме них, в небольшом количестве присутствуют серые и лесные полевки. Отметим, что именно в местонахождении этого кластера (Седью-1) обнаружена выхухоль. Присутствие выхухоли указывает на наличие непромерзающих до дна водоемов и наличия пойменной древесной растительности. Три кластера местонахождений проявляются, хотя и менее явно, и при анализе диаграмм распределения местонахождений в пространстве двух главных факторов (Рисунок 8.10).

Построение нескольких независимых моделей динамики микротериофауны показало, что основные особенности временных и пространственных изменений фаунистических комплексов относительно устойчивы, т.е. выявляются при разных способах описания. Основные временные тренды динамики сообществ оказались сильно (в пределах от 50% до 65 %) скоррелированными с динамикой глобального климата. Этот результат количественно характеризует возможности реконструкции климатических условий по результатам анализа локальных фаунистических палеокомплексов.

Второй по значимости вклад в варьирование состава локальных фаун вносит пространственный фактор, задаваемый широтными и долготными градиентами. На этом фоне наблюдались устойчивые значимые отклонения от модели, вероятно, обусловленные спецификой географического положения некоторых местонахождений (Расик, Махнеевские пещеры, Соколиный).

Классификация местонахождений отражает описанную выше иерархию факторов, выделяя на первом уровне комплексы, соответствующие разным климатическим ситуациям плейстоцена и голоцена. На этом основании все рассмотренные локальные фауны образуют три группы: 1 – комплекс голоцена, 2 – комплекс экстремально холодных периодов позднего плейстоцена («стадиальный» комплекс), 3 – комплекс умеренно холодных периодов позднего плейстоцена («межстадиальный» комплекс). Каждый из трех комплексов характеризуется своим, «типичным» составом фаун, с характерным набором видов – индикаторов. Географический фактор также проявляет себя в классификации, выделяя, например, степные комплексы местонахождений Расик, на юге рассматриваемого в работе региона.

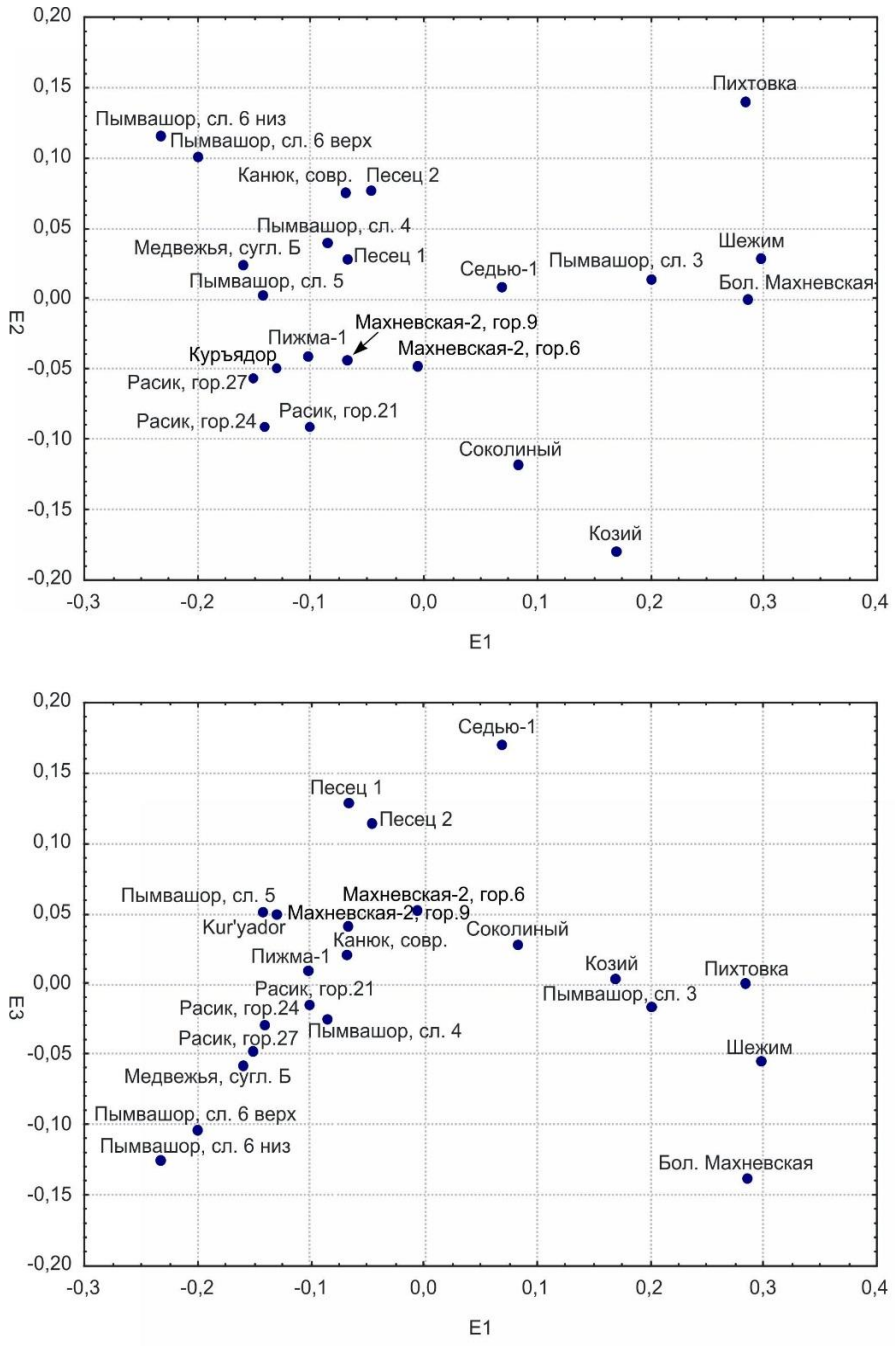


Рисунок 8.10 – Распределение местонахождений в пространстве главных факторов МШ

Самые яркие события в истории развития природной среды и климата на северо-востоке Европы – это экстремальное похолодание последнего ледникового максимума и голоценовое потепление. С этими событиями связаны основные переломные моменты в истории фауны грызунов. Среди них по терминологии Н. Г. Смирнова [2003, 2004] выделяются изменения актуального (сезонного), исторического (многолетнего) и эволюционного (тысячелетняя динамика со

сменой доминантов) масштабов. Самая сильная трансформация эволюционного масштаба состояла в смене доминантов с видов характерных для мамонтовой степи: узкочерепной полевки, копытного и сибирского леммингов на лесные виды. Эта трансформация в регионе произошла между пребореалом и бореалом около 9000 ^{14}C лет назад.

Изменения исторического масштаба происходили при переходе от бызовского интерстадиала к последнему ледниковому максимуму и затем от максимума холода к позднеледниковью, и заключались в смене доминантов с сибирского лемминга на копытного лемминга и от копытного лемминга на содоминирование копытного лемминга и узкочерепной полевки. Эти изменения произошли около 25 тыс лет назад и от 20 тыс. до 12 000 лет назад.

Интересно отметить, что изменения в фауне крупных млекопитающих происходили сопряжено с изменениями в фауне мелких млекопитающих. Самая сильная трансформация произошла, как и в фауне мелких млекопитающих, в раннем голоцене. Менее значимые изменения фиксируются при переходе от среднего валдая к ПЛМ и от ПЛМ к позднеледниковью. Но в отличие от фауны мелких млекопитающих, изменения фауны крупных млекопитающих происходили относительно синхронно на всей территории региона. Таким образом, трансформации фаун мелких и крупных млекопитающих северо–востока Европы на протяжении последних 35 000 лет были одинаковыми, то есть синхронными и однонаправленными [Ponomarev et al., 2013].

Имеющиеся материалы позволяют рассмотреть изучаемую территорию в зональном фаунистическом аспекте. Захватывая для анализа территорию Пермского Предуралья (к югу от 60º с.ш.), можно увидеть, что эта южная часть заметно отличается от собственно региона исследований к северу от 60º с.ш., который можно в широком смысле обозначить как субарктическую часть. В южной части в позднем плейстоцене встречаются такие виды, которые не известны в северной части: пеструшка, хомячок, хомяк, *Spermophilius*. Кроме того, данные территории различаются по облику позднеплейстоценовых сообществ: на севере доминировали копытные лемминги, а в южной части наблюдалось доминирование узкочерепной полевки или кодоминирование копытного лемминга и узкочерепной полевки. В раннем голоцене на юге территории существовали крайне своеобразные

сообщества с доминированием узкочерепной полевки, а на севере уже формировались типично лесные комплексы.

Зональные варианты фаунистических комплексов позднего неоплейстоцена и голоцена на Урале описаны в ряде работ [Смирнов, 2001; Kosintsev, 2007; Смирнов и др., 2014]. На значительном протяжении Урала с юга на север отмечается несколько существенных рубежей, служивших зональными границами многих видов. Рубеж 58-60º с.ш. является одной из основных устойчивых границ, которые являлись пределом распространения на север таких степных и умеренных видов, как бобер, корсак, малый пещерный медведь, барсук, выдра, гиена, рысь, гигантский олень, а овцебыка – на юг. Такие границы обычно проявлялись не только в составе животного населения, но и в его структуре – соотношении обилия видов в сообществах. Граница 58-60º с.ш., по мнению Н. Г. Смирнова с соавторами [2014] маркирует предел распространения на север «типичного» мамонтового комплекса видов в интерстадиальные периоды, и северную границу «типичного» гиперборейного комплекса. Все более северные фаунистические ассоциации является сильно обедненными вариантами мамонтового комплекса, состоящими только из арктических и субарктических видов.

В пределах изучаемого региона (севернее 60º с.ш.) также наблюдаются заметные зональные различия животного населения на протяжении позднего неоплейстоцена и голоцена. Они связаны, в основном, не с распространением видов, а со структурой сообществ. Эти различия хорошо иллюстрируются на Рисунках 8.11, 8.12, 8.13, где показана динамика обилия остатков массовых видов в сообществах Северного, Приполярного и Полярного Урала. Во-первых, заметна более высокая доля остатков тундровых видов (включая узкочерепную полевку) в разные отрезки рассматриваемого интервала на Полярном Урале. Во-вторых, в этой группе видов с севера на юг заметно меняется соотношение остатков с резкого преобладания копытного лемминга на севере, на содоминирование копытного лемминга и двух других видов. И в позднем неоплейстоцене и в позднем голоцене наиболее резко проявляется граница между современными зонами тундры и тайги, между локальными фаунами из местонахождений Полярного и Приполярного Урала.

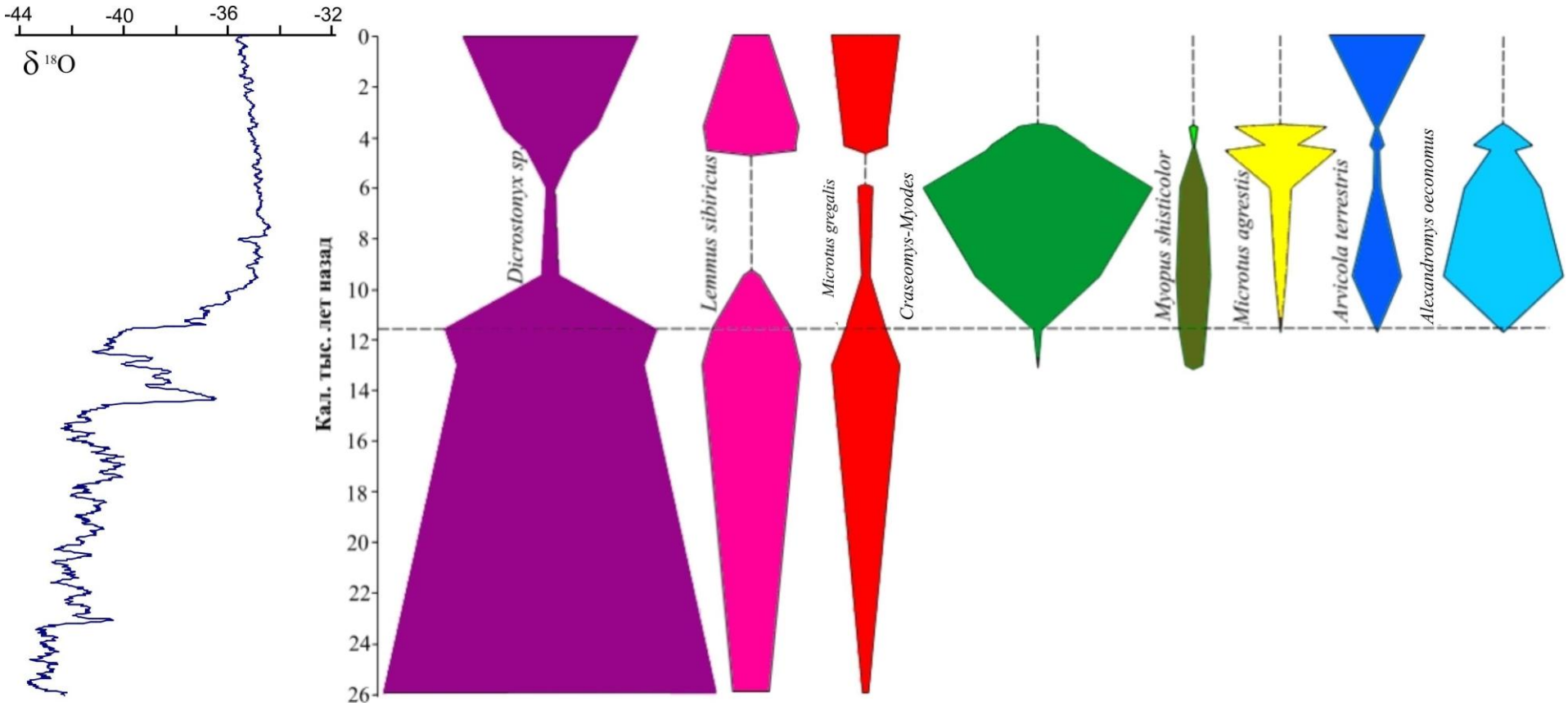


Рисунок 8.11 – Динамика состава и структуры фауны растительноядных мелких млекопитающих Полярного Урала (рисунок из И.В. Кряжевой [2012] по данным Н.Г. Смирнова [Смирнов и др., 1999; Смирнов, 2004; Golovachov, Smirnov, 2009] с дополнениями). Пунктирная линия – граница плейстоцена и голоцена.

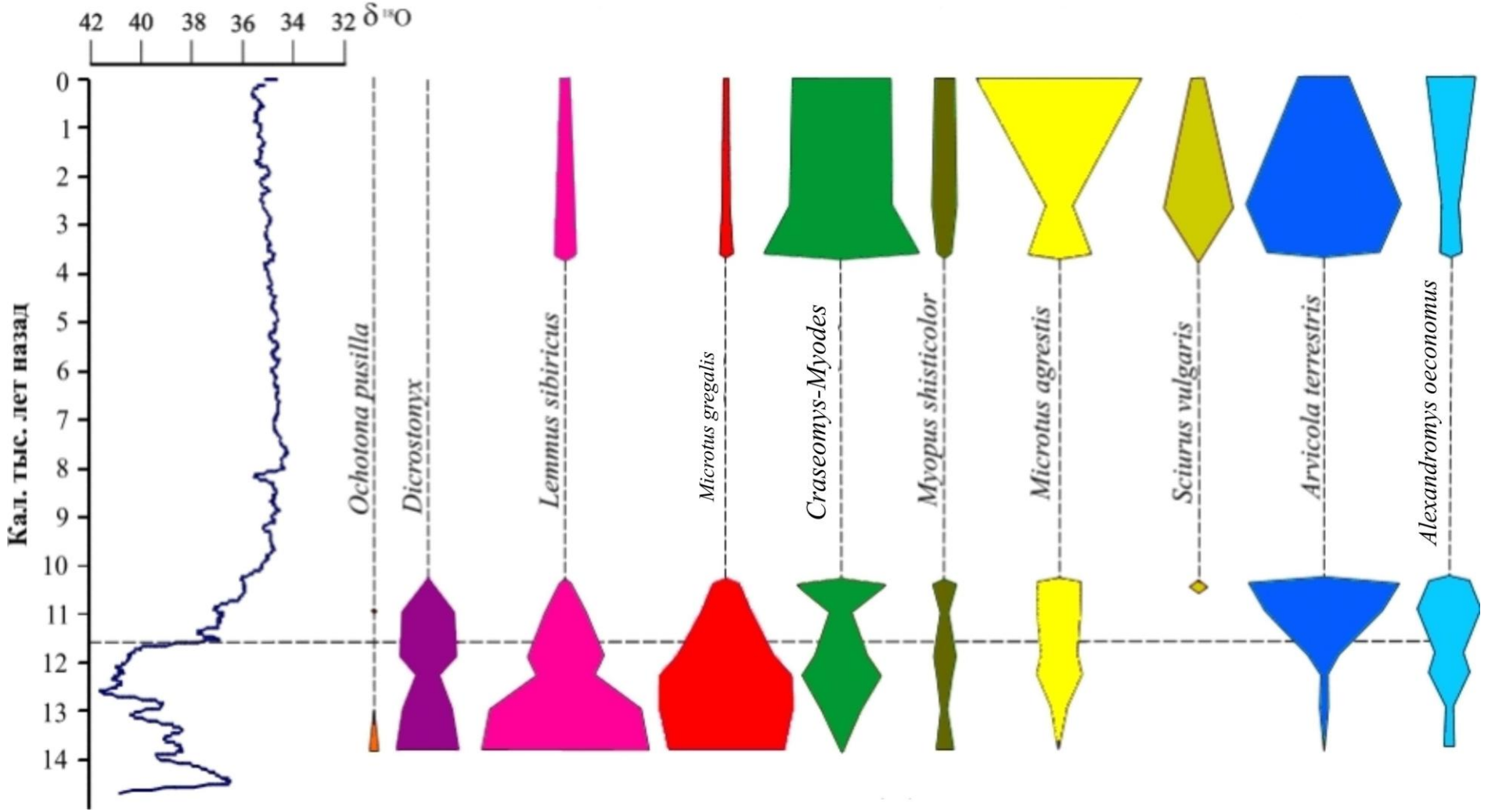


Рисунок 8.12 – Динамика состава и структуры фауны растительноядных мелких млекопитающих Приполярного Урала [Кряжева и др., 2012]. Пунктирная линия – граница плейстоцена и голоцена.

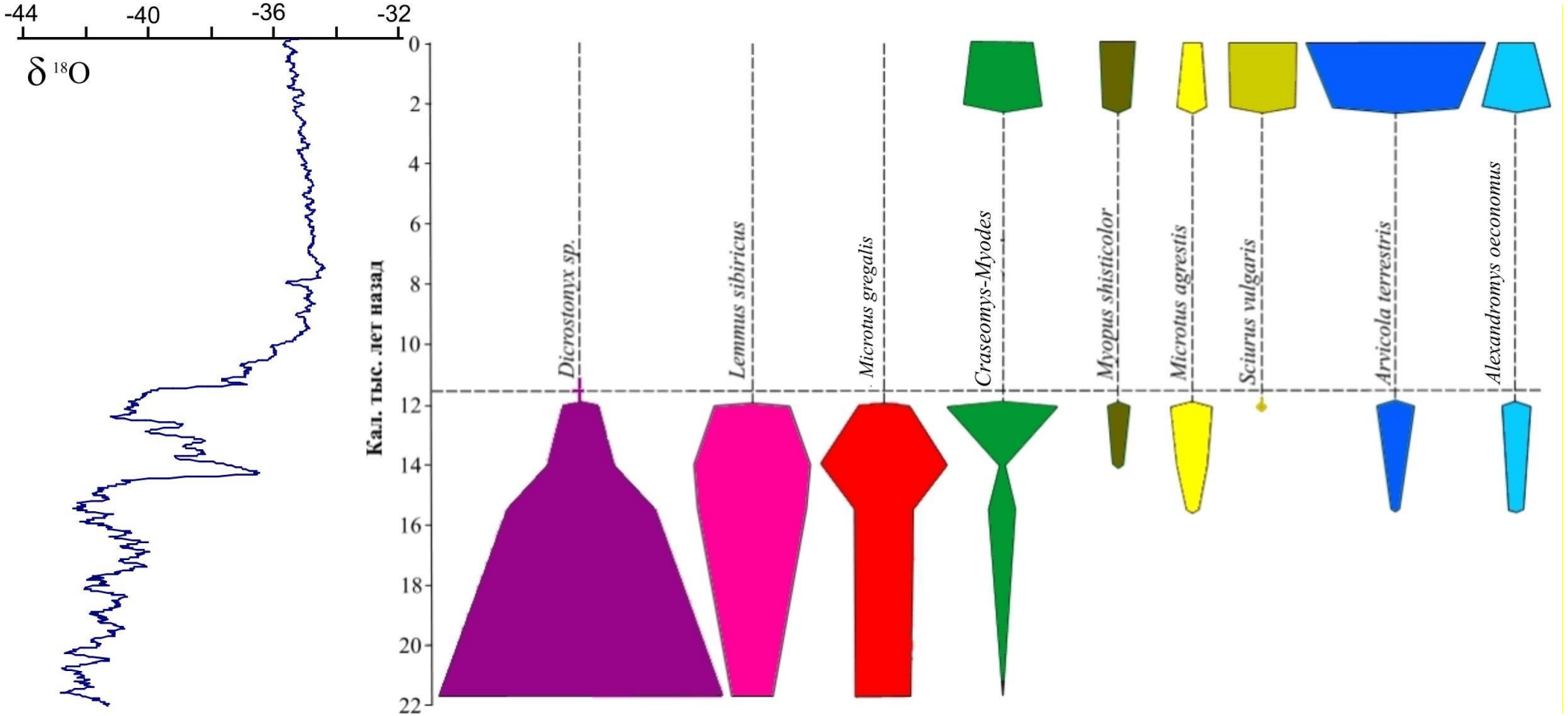


Рисунок 8.13 – Динамика состава и структуры фауны растительноядных мелких млекопитающих Северного Урала (рисунок из [Кряжева и др., 2012] по данным Н. Г. Смирнова (1996, 2004) с дополнениями). Пунктирная линия – граница плейстоцена и голоцена.

Рассматривая трансформацию микротериофауны в регионе с позднего неоплейстоцена до современности, следует отметить ее относительную простоту, в отличие, например, от ближайшего района, расположенного южнее важного зонального рубежа распространения степных и умеренных видов – 58-60º с.ш. Основной тренд заключался здесь в смене тундровых ассоциаций на северо-таежные, в то время как на территории Среднего Урала динамика фауны была значительно более сложной за счет присутствия в составе животного населения степных и полупустынных видов, некоторые из которых сохранялись там вплоть до исторического периода [Смирнов и др., 2014; Изварин, 2017].

Уровень 58º с.ш. является северным окончанием на Урале одного из «коридоров», по которым проходили исторические зоогеографические границы с ПЛМ до раннего голоцена. Западнее от Урала они немного смещались на юг, что обусловлено влиянием Скандинавского ледника, вблизи которого экосистемы располагались не субширотно, а субмеридионально [Пузаченко, Маркова, 2008].

8.3. Динамика видов

Формирование фауны являет собой сложный процесс складывания животного населения под влиянием в основном ландшафтно-климатических, экологических параметров, а также исторических зоогеографических особенностей фауны. В анализе истории становления фауны есть множество очень интересных аспектов, многие из которых весьма сложны для изучения. Динамика видового состава и экологической структуры фаун и сообществ, находящаяся в зависимости от изменений климата и природной среды в целом, складывается из индивидуальных процессов преобразования ареалов отдельных видов [Graham et al., 1996]. Эта трансформация осложняется существованием явных и скрытых рефугиумов [Stewart, Lister, 2001; Bennett, Provan, 2008; Provan, Bennett, 2008; Stewart, 2008; Stewart, Cooper, 2008; Stewart et al., 2010], где виды переживали неблагоприятные условия среды. На очевидные экологические факторы фауногенеза, связанные с изменениями природной среды, накладываются зоогеографические причины. Основным зоогеографическим фактором, кроме природной среды и климата, являются различные географические барьеры, некоторые из которых вполне явные, а другие пока трудно поддаются обоснованию. Такими непонятными феноменами являются, например, отсутствие копытного лемминга

западнее р. Мезени (в Скандинавии и на Кольском полуострове) и полевки Миддендорфа на европейском Севере России в настоящее время. Если распространение копытного лемминга можно объяснить, например, быстрым, резким формированием ландшафтно-климатического барьера в послеледниковое время, то в отношении полевки Миддендорфа объяснение найти очень сложно. В выявлении относительно недавней поздненеоплейстоценовой (чаще послеледниковой) истории становления современных популяций видов значительную роль сейчас играет филогеографический анализ с применением молекулярно-генетических методов [Абрамсон и др., 2009а, 2009б; Lagerholm et al., 2014; Petrova et al., 2015; Palkopoulou et al., 2016].

Как уже упоминалось выше, при анализе истории микротериофауны региона со среднего валдая до современности применялись многомерные статистические методы [Ponomarev et al., 2015]. Использование многомерного анализа позволило в рамках одной статистической модели исследовать не только общие аспекты динамики фаунистических комплексов, но и специфические особенности динамики отдельных видов. Так, все виды мелких млекопитающих можно разделить на те, динамика которых обусловлена в основном динамикой температуры и те, в динамике которых существенную роль играют и другие факторы (Таблица 8.3).

Показателем для первой группы является высокая корреляция их встречаемости с основными факторами пространственно-временной динамики (E1, K1, PC1, Таблица 8.5). В состав этой группы, в первую очередь, входят массовые и обычные виды *Dicrostonyx, Craseomys rufocanus, Myopus, Arvicola terrestris, Alexandromys oeconomus, Microtus agrestis* и *Myodes* ex gr. *rutilus-glareolus*. В тоже время второй и третий по частоте встречаемости виды – узкочерепная полевка и сибирский лемминг не демонстрируют жесткой зависимости от глобальной температуры. Виды-индикаторы сухих условий (серый хомячок, пеструшка, пищуха) также демонстрируют своеобразие и относительную независимость от основных температурных трендов.

Таким образом, динамика относительной численности таксонов второй группы, среди которых встречаются как обычные, так и относительно редкие виды, не описывается в рамках «аллохтонной» модели, в которой основным фактором является изменение температурного параметра, внешнего по отношению к экосистеме. Для таких видов, возможно, ведущими специфическими факторами являются изменения в самой структуре экосистемы, изменение ценотических отношений и т.п. Формально,

индикаторами присутствия независимых от температуры исторических изменений в структуре фаунистических комплексов, являются некоррелирующие с ней факторы в многомерных моделях, описывающих варьирование состава локальных фаун. Такие факторы были обнаружены и в данной работе. В общем случае, это может указывать на роль и место «автохтонных», т.е. внутренних, имманентных самой биологической системе механизмов в исторической динамике сообществ. Какие это могут быть механизмы? Биотические взаимодействия, такие, как, например, конкуренция, которые, могли бы оказывать влияние, пока не известны. Наиболее вероятным и самым простым объяснением является всё-таки такой внешний климатический параметр, как влажность. На это указывает тот факт, что в число видов второй группы попали виды-индикаторы условий влажности: виды сухих степных местообитаний – серый хомячок, пеструшка, пищуха, узкочерепная полевка, а также сибирский лемминг, как индикатор влажных моховых местообитаний. Кроме того, распространение видов, их экологические свойства, их реакция на климатические изменения просто сложнее, чем прямая зависимость. Очевидно, что реакция видов на изменения климата опосредована через состав и структуры растительных сообществ, служащих им пищей, а кроме того, сами климатические параметры не могут быть сведены только к температуре. Самый замечательный пример сложности анализа динамики обилия видов даёт узкочерепная полевка. Ее распространение в двух зонах, ее адаптации к условиям существования в Субарктике, являющиеся больше поведенческими, чем морфо-физиологическими [Шварц, 1963], дают представление о том, что ответ видов на изменения природной среды является не только индивидуальным, но также и имеет сложную природу, опосредованную всем комплексом биологических, экологических и других свойств вида.

Характеризуя динамику обилия и распространения отдельных видов, следует отметить, что можно по-разному подходить к таким реконструкциям. Если рассматривать историю фауны, основываясь только на находках ископаемых, то вся история выйдет достаточно скучным перечислением таких находок.

Другой подход предполагает привлечение данных по истории природной среды и экологического анализа современного распространения видов, как это сделано, например, Й. Лепиксааром [Lepiksaar, 1986].

Таблица 8.5 – Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена для частот наиболее массовых видов и факторов пространственно-временной динамики состава сообществ

Фактор	*Dicrostonyx*	*L. sibiricus*	*M. gregalis*	*A. middendorffii*	*Cr. rufocanus*	*M. rutilus- glareolus*	*A. oeconomus*	*A. terrestris*	*O. pussila*	*C.migratorius*	*L. lagurus*	*Myopus*	*M. agrestis*	*S. vulgaris*
E1	-0.97	-0.22	-0.18	0.21	0.83	0.83	0.84	0.79	0.04	-0.25	-0.25	0.72	0.90	0.58
E2	0.09	0.33	-0.80	-0.10	-0.15	-0.24	-0.19	0.34	-0.47	-0.54	-0.54	-0.10	-0.09	0.15
E3	-0.23	0.77	0.44	0.41	0.03	0.03	0.25	0.09	0.27	-0.03	-0.04	-0.15	0.31	-0.53
E4	-0.33	0.17	0.27	-0.04	-0.17	-0.11	0.15	0.52	0.31	0.28	0.27	-0.30	0.13	0.04
K1	-0.84	-0.24	-0.27	0.26	0.93	0.91	0.80	0.62	0.04	-0.45	-0.46	0.90	0.87	0.58
K2	0.15	-0.64	-0.24	-0.56	-0.24	-0.22	-0.37	-0.16	-0.09	0.32	0.32	-0.10	-0.43	0.51
K3	-0.46	-0.07	0.45	0.34	0.17	0.33	0.55	0.25	0.57	0.61	0.60	-0.10	0.33	-0.07
K4	-0.19	0.17	-0.46	-0.14	-0.14	-0.14	0.10	0.66	-0.28	-0.13	-0.14	-0.13	0.10	0.22
K5	0.03	0.06	0.40	-0.64	-0.33	-0.34	-0.17	-0.18	0.29	-0.06	-0.05	-0.13	0.06	-0.15
PC1	-0.82	-0.22	-0.41	0.24	0.90	0.84	0.78	0.74	-0.12	-0.53	-0.53	0.83	0.88	0.58
PC2	0.41	0.03	-0.61	-0.55	-0.41	-0.53	-0.63	-0.04	-0.57	-0.44	-0.43	-0.18	-0.45	0.23
PC3	0.11	0.49	-0.45	0.08	0.01	-0.06	-0.14	-0.08	-0.45	-0.61	-0.61	0.09	0.07	-0.10
PC4	-0.29	0.54	-0.03	0.24	0.05	-0.00	0.28	0.49	0.04	-0.26	-0.26	-0.16	0.33	-0.15
PC5	-0.10	0.27	0.21	-0.49	-0.21	-0.22	-0.03	0.05	0.37	-0.31	-0.32	-0.03	0.18	-0.13

Однако, при таком подходе следует проявлять большую осторожность в выводах, т.к. попытки описать историю по косвенным данным, без прямых датированных находок, являются фактически более или менее правдоподобными, но все же спекуляциями. Особенно заметны недостатки второго подхода, если учесть, что сейчас история отдельных популяций вида может быть реконструирована довольно точно по молекулярно-генетическим данным. История распространения и обилия видов мелких млекопитающих на территории крайнего северо-востока Европы со среднего неоплейстоцена до последнего ледникового максимума, когда появляются пещерные материалы, может быть описана только спекулятивно. Материалы для характеристики этих этапов происходят из аллювиальных осадков и включают остатки в основном только трех видов грызунов – копытного и сибирского леммингов и узкочерепной полевки. Эти данные, очевидно характеризуют какие-то периоды похолоданий, относящиеся к развитию печорского, московского и лайско-бызовского оледенений, но нельзя исключать и обитание «леммингових» фаун в межледниковья в силу высокоширотного расположения региона и близости его к центрам оледенений. Так, например, в родионовское межледниковье реконструируются очень изменчивые климатические условия, когда в регионе получали широкое развитие не только леса, но

и лесотундровые и тундровые растительные сообщества [Дурягина, Коноваленко, 1993]. По-видимому, не будет большой ошибкой предполагать, что в ледниковые эпохи, когда территория региона не была покрыта ледником, развивались тундро-степные, лесотундровые и другие типы холодных перигляциальных ландшафтов, которые населялись фауной, состоящей из холодолюбивых видов, таких как копытный и сибирский лемминги, узкочерепная полевка и полевка Миддендорфа, с участием таких видов, как лесные полевки, полевка-экономка и водяная полевка. В периоды межледниковий на большей части территории региона развивались леса, иногда с примесью широколиственных видов. В эти отрезки фауна мелких растительноядных млекопитающих, вероятно, состояла, в основном, из таких видов, как лесные полевки, белка, летяга, бурундук, темная полевка, полевка-экономка и водяная полевка.

Более подробно и по фактическим данным ископаемой летописи можно описывать динамику видов, начиная с последнего ледникового максимума, т.к. этим интервалом уверенно датируются самые древние массовые пещерные материалы. Данные для характеристики распространения и обилия видов в бызовское время не надежные. Так, материалы из отложений местонахождения Куръядор, хоть и датированы радиоуглеродным и ^{230}Th/U методом 35–45 тыс. кал. л.н. [Максимов и др., 2015], но они получены из ископаемых нор и могут быть не синхронны вмещающей датированной породе. Другое местонахождение с предположительно бызовской фауной – это навес Студеный, где в нижней части разреза, под отложениями с резким доминированием копытного лемминга, датированными 26 430 – 29 070 кал. лет [Palkopoulou et al., 2016], залегают осадки с тундровой фауной более «мягкого» облика, которые по положению в разрезе могут датироваться бызовским временем [Смирнов, 1996], а по косвенным молекулярно-генетическим данным – 30-35 тыс. кал л.н. [Lagerholm et al., 2014]. Для характеристики фауны бызовского интервала используются эти данные, а также материалы из самого географически близкого местонахождения в Пермском Предуралье – Махневской-2 пещеры [Фадеева, Смирнов, 2008; Ponomarev et al., 2013], но с учетом вышеуказанных замечаний. В обобщенном виде история отдельных видов в регионе показана на Рисунке 8.14.

Летяга (*Pteromys volans*), белка (*Sciurus vulgaris*), бурундук (*Tamias sibiricus*) и лесная мышовка (*Sicista betulina*) являются видами, для обитания которых требуется сомкнутый древостой. Не удивительно, что остатки этих видов найдены в отложениях голоцена лесной зоны региона.

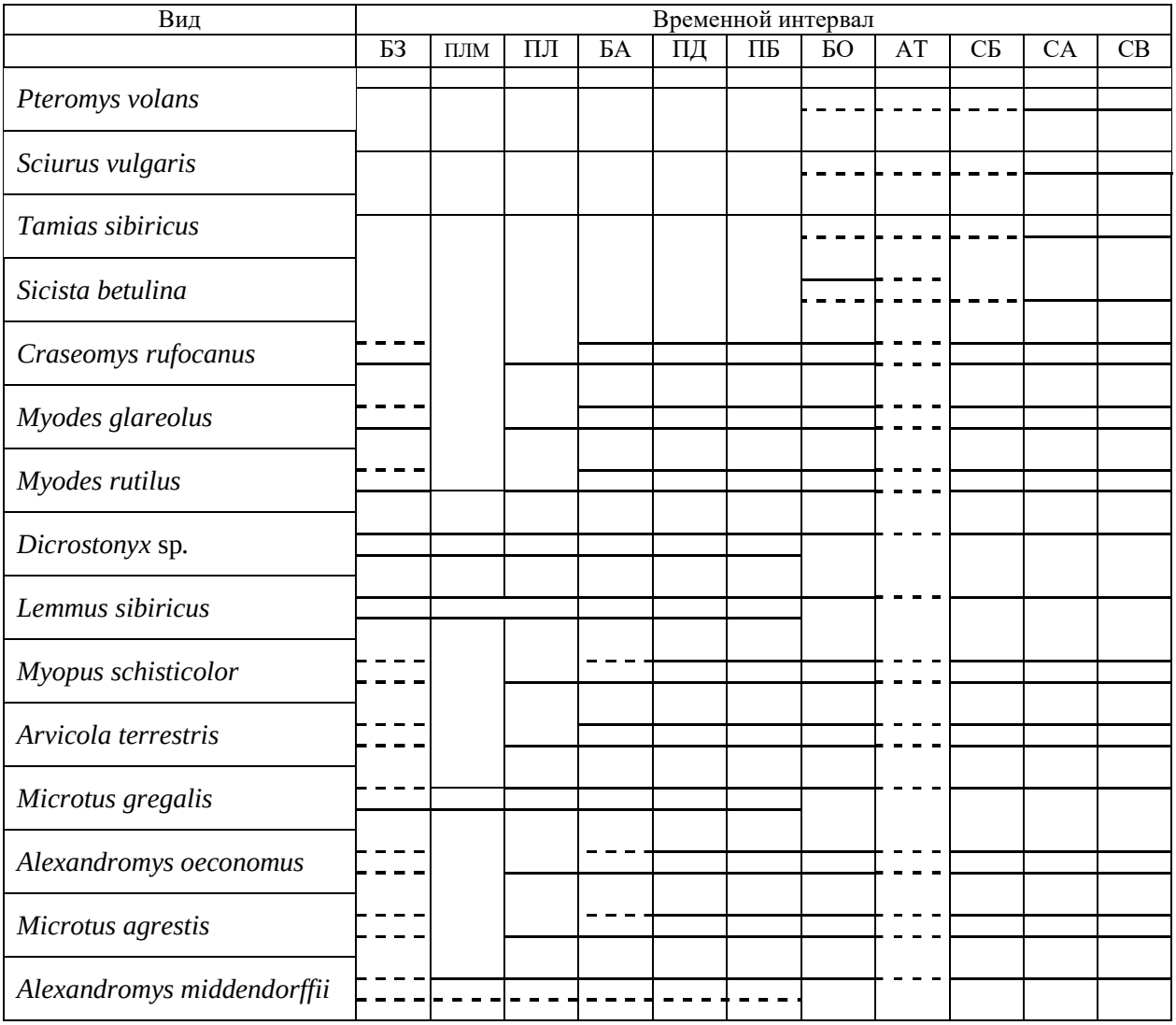


Рисунок 8.14 – Схематическое временно́е распространение видов мелких млекопитающих на северо-востоке европейской части России в позднем неоплейстоцене. Очень обширная территория региона грубо поделена на две части – северную (верхняя линия), где сейчас располагается тундровая зона, и южную (нижняя линия), занятую тайгой. Граница между ними проходит примерно по Северному полярному кругу. Прерывистая линия – предполагаемое обитание. Интервалы: БЗ – бызовской интерстадиал, ПЛМ – последний ледниковый максимум; ПЛ – позднеледниковье (позднеледниковый переход, Late glacial transition); БА – бёллинг-аллерёд; ПД – поздний дриас; ПБ – пребореал; БО – бореал; АТ – атлантик; СБ – суббореал; СА – субатлантик; СВ – современность.

Как правило, они не самые многочисленные, хотя в некоторых местонахождениях, например, в слое 1 Пижма-1 [Пономарев и др., 2005] и в Шежиме [Смирнов, Садыкова, 2003] остатки белки преобладают, что, скорее всего, объясняется тафономическими причинами. Относительно других видов растительноядных мелких млекопитающих белка является довольно крупным зверьком, к тому же, обитающим на деревьях, что требует определенной охотничьей специализации пернатого хищника, за счет жизнедеятельности которого создается ориктоценоз. Остальные виды этой группы, как правило, не достигают высокой численности в природе в изучаемом регионе.

В ископаемой летописи зубы одного из видов группы – лесной мышовки впервые появляются в бореальных отложениях Пымвашора [Смирнов и др., 1999], а остальных видов – в осадках субатлантика. Очевидно, широкое распространение этих видов следует связывать с распространением лесов, которое началось в пребореале, а широкого развития получило в бореальном периоде голоцена.

Лесные полевки (*Craseomys rufocanus, Myodes glareolus, M. rutilus*) – обычные виды тундровой, лесной и лесостепной зон Евразии и Северной Америки. По данным А. Н. Петрова [2002] *M. rutilus* в современных зональных Восточноевропейских тундрах является обычным видом, встречаясь в северных и достигая 17% в южных тундрах. *M. glareolus*, хотя и заходит в южные тундры, но достаточно там малочисленна (менее 1%). Лесные полевки присутствуют почти во всех ископаемых пещерных фаунах, кроме экстремально холодных комплексов ПЛМ на севере региона, но наибольшего обилия достигают в голоценовых сообществах таежной зоны (до 90% от участия всех видов грызунов). В поздненеоплейстоценовых сообществах доля лесных полевок составляет от долей процента в отложениях ПЛМ и начала дегляциации до 13% в отложениях позднеледниковья.

На вопрос являются ли единичные находки зубов лесных полевок в отложениях ПЛМ на Северном Урале (Медвежья и Студеная пещеры) находками *in situ*, или они попали в пробы из вышележащих отложений, ответить пока невозможно без прямого датирования их остатков УМС ^{14}C методом, на что пока недостаточно материала (единичные зубы). Следует отметить, что там, где костные остатки лесных полевок в комплексах позднего неоплейстоцена (совместно с остатками тундровых видов) были прямо датированы таким способом, они были одновозрастны с тундровыми и степными видами [Смирнов, Садыкова, 2003]. Поэтому обитание полевок рода *Myodes* (скорее

всего, красной полевки) в ПЛМ на юге региона, по крайней мере в предгорьях Северного Урала, вполне вероятно. В среднем доля остатков этих видов в позднеледниковых (в широком смысле) сообществах варьирует в широких пределах от долей процента до 13%, что, скорее всего, объясняется тафономическими причинами. Высоко участие лесных полевок и в позднеголоценовых субфоссильных сообществах современной южной тундры (восточный склон Полярного Урала), где их доля составляет до 24%. По-видимому, наличие лесных полевок в ископаемых сообществах не является прямым указанием на лесные условия. Однако, относительно высокая доля остатков этих видов в структуре сообществ свидетельствует об относительной мягкости условий среды. Возможно, что о наличии сплошной лесной зоны говорит доля лесных полевок в составе локальной фауны от 20% и выше.

Филогеографические исследования Н. И. Абрамсон с соавторами [2009] свидетельствуют о том, что расселение рыжей полевки по большей части ареала в европейской России, на Урале и в Западной Сибири происходило быстро после ПЛМ из рефугиумов в центральной части европейской России, а также районов Среднего и Южного Урала. Предковые популяции при этом, судя по низкому в целом генетическому разнообразию, имели низкую численность. Вероятно, популяции рыжей полевки на протяжении среднего и позднего неоплейстоцена испытывали сильные колебания численности с вымиранием предковых линий. Интересно отметить, что в популяциях рыжей полевки (*M. glareolus*) встречаются особи с митохондриальным ДНК красной полевки (*M. rutilus*), что является следствием относительно давней гибридизации (самцы рыжей с самками красной полевок) и последующей интрогрессии генов. Гибридизация произошла, скорее всего, в середине голоцена, в период максимального развития лесной растительности. Область гибридизации вытянута серповидной полосой от Южного Предуралья через Республику Коми и Архангельскую область к северной Карелии и Финляндии, при этом встречаемость гибридов увеличивается в этом направлении от нескольких до 100 процентов.

Ареал копытного лемминга (*Dicrostonyx*) испытывал значительные изменения в течение неоплейстоцена и голоцена. В эпохи оледенений он расширялся на юг и на запад на тысячи километров (Рисунок 8.15). В теплые эпохи ареал сокращался и занимал только территории к северу от Полярного круга, а своем минимальном варианте, по-видимому, он захватывал только самый север Восточной Сибири.

В соответствии с изменениями ареала менялось и обилие остатков копытного лемминга в ископаемых ассоциациях мелких растительноядных млекопитающих. Так, своих максимальных значений в локальных фаунах доля копытного лемминга достигала в ПЛМ – до 93.5% на севере и до 80.5% на юге региона. Начиная с этапа дегляциации, участие копытного лемминга, испытывая незначительные колебания, снижалось на большей части территории региона вплоть до нуля в голоцене. На Полярном Урале доля остатков этого вида сокращалась до минимума в оптимум голоцена (4%), а с субатлантического периода она возросла до 27–37% [Golovachov, Smirnov, 2009]. В современной фауне Большеземельской тундры по данным отловов копытный лемминг является массовым видом, но уступает сибирскому леммингу и узкочерепной полевке. Его доля составляет 16% в арктической, 23% в северной и 1.3% – в южной тундре. В помете песца доля остатков копытного лемминга составляет до 27% [Полежаев, 1998], а в погадках канюка – до 46.5% [Воронин, 1995].

При анализе исторической динамики обилия вида в фаунах заметно, что в поздненеоплейстоценовых сообществах копытный лемминг достигал намного более высокой численности, чем в голоценовой и в современной фаунах, часто был явным доминантом. Очевидно, это связано с более сухим климатом плейстоценовой эпохи, к которому этот вид приспособлен лучше, чем к более влажным условиям современной моховой тундры, больше подходящей для настоящих леммингов.

Филогеографическое исследование E. Palkopoulou et al. [2016] выявило пять дискретных хроно-популяций копытных леммингов в Европе, представленных пятью отдельными линиями митохондриальной ДНК (Рисунки 8.16, 8.17). Эти популяции были широко распространены от Франции до Урала, и на протяжении последних 50 тыс. лет они последовательно сменяли друг друга во времени. Смена филогенетических митохондриальных линий интерпретировалась как серия вымираний и последовавших затем реколонизаций всего европейского континента, которые происходили в направлении с востока на запад из рефугиума в северо-восточной Сибири. Самые древние популяции (EA1 и EA2) датируются на пределе возможностей радиуглеродного метода примерно 50 тыс. лет назад. Популяция EA1 исчезла около 50 тыс. лет, а популяция EA2 – около 42.3 тыс. лет назад. Палеопопуляция EA3 появилась в Европе примерно 32 тыс. лет назад и исчезла 22.8 тыс. лет назад. После неё последовала популяция EA4, которая существовала короткое время между 22.2 и 20.5 тыс. лет назад.

Популяция EA5 появилась 20.3 тыс. лет назад и вымерла в Европе примерно 14.5 тыс. лет назад. Все голоценовые и современные копытные лемминги Европы и Сибири принадлежат к этой EA5 линии митохондриальной ДНК.

Считается, что все отмеченные популяционные смены, произошедшие на пространствах обширного ареала вида, вызваны изменениями окружающей среды или трансформациями в тундро-степных экосистемах [Palkopoulou et al., 2016; Baca et al., 2017]. Датировки двух самых древних палеопопуляций (EA1 и EA2) неточные, поэтому связь их исчезновений с климатом остается неизвестной. Распространение популяции EA3 началось сразу после GI-5 (Greenland Interstadial, гренландский интерстадиал) и может быть связано с началом похолодания GS-5 (Greenland Stadial, гренландский стадиал). Как ни странно, но две последующие смены популяций EA3 на EA4 и EA4 на EA5 произошли в течение последнего ледникового максимума, когда условия арктической тундры были широко распространены по всей территории северной Евразии [Величко, 1973; Величко и др., 2002 и др.]. Хотя указывается, что периоды популяционных смен совпадают с краткими эпизодами потепления климата по палинологическим данным высокого разрешения из Лаго Гранде Ди Монтичио в Италии [Palkopoulou et al., 2016; Baca et al., 2017], окончательный ответ на вопрос какие причины привели к этим сменам, остается открытым.

Судя по палеогеографическим реконструкциям, можно предполагать, что копытные лемминги вымерли на большей части территории региона примерно с бореального периода, времени широкого распространения таежных формаций.

Костные остатки копытного лемминга голоценового возраста найдены в верхних частях разрезов местонахождений Пижма-1 (Средний Тиман) и Соколиный (Приполярный Урал). Слой 1 грота Соколиного с зубами копытного лемминга датируется суббореалом, а Пижмы-1 – скорее всего, субатлантиком.

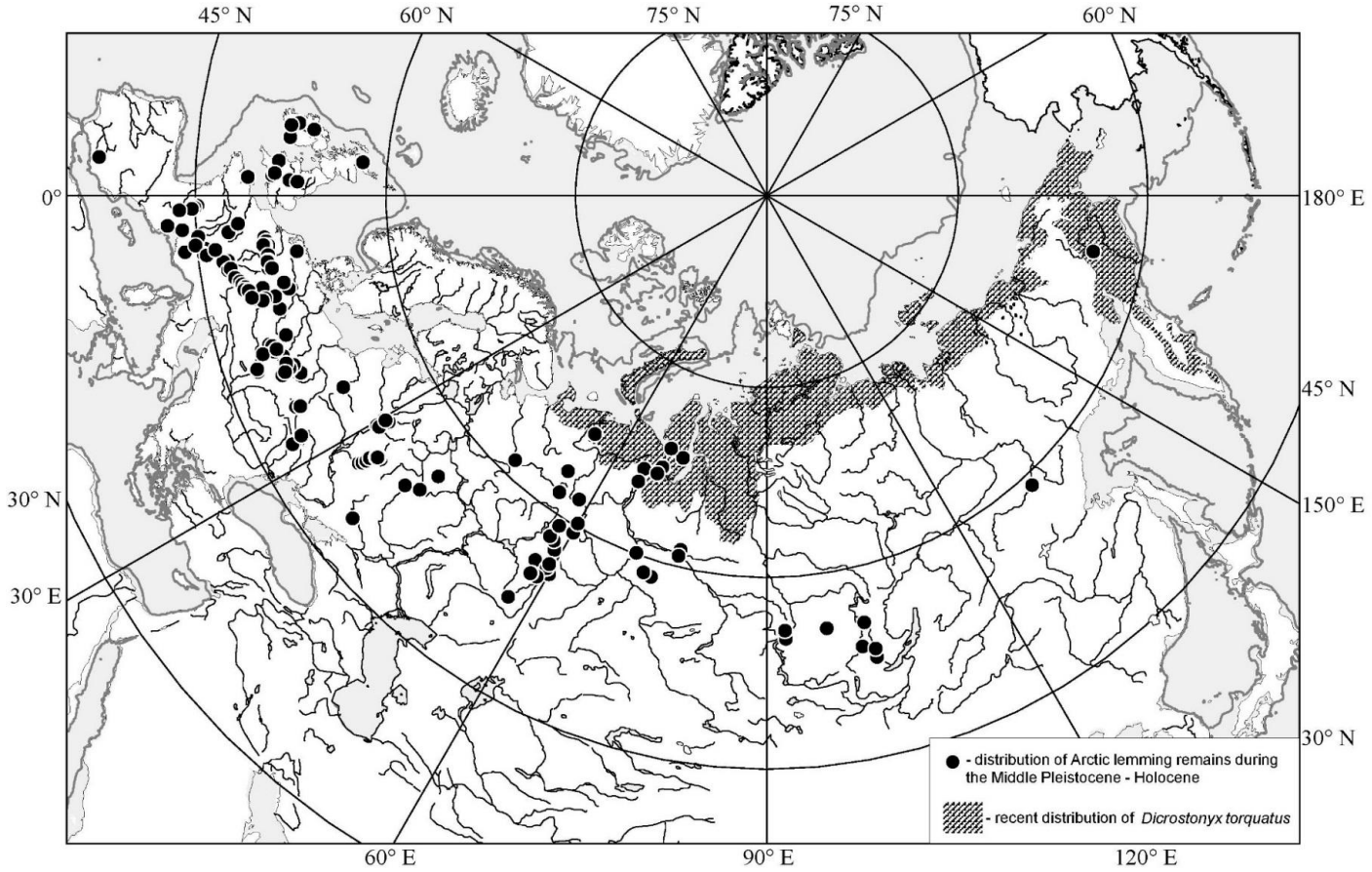


Рисунок 8.15 – Современный ареал и находки остатков копытного лемминга среднего и позднего неоплейстоцена в Евразии (карта любезно предоставлена А. Ю. Пузаченко). Точками показаны ископаемые находки, закрашенная область – современный ареал.

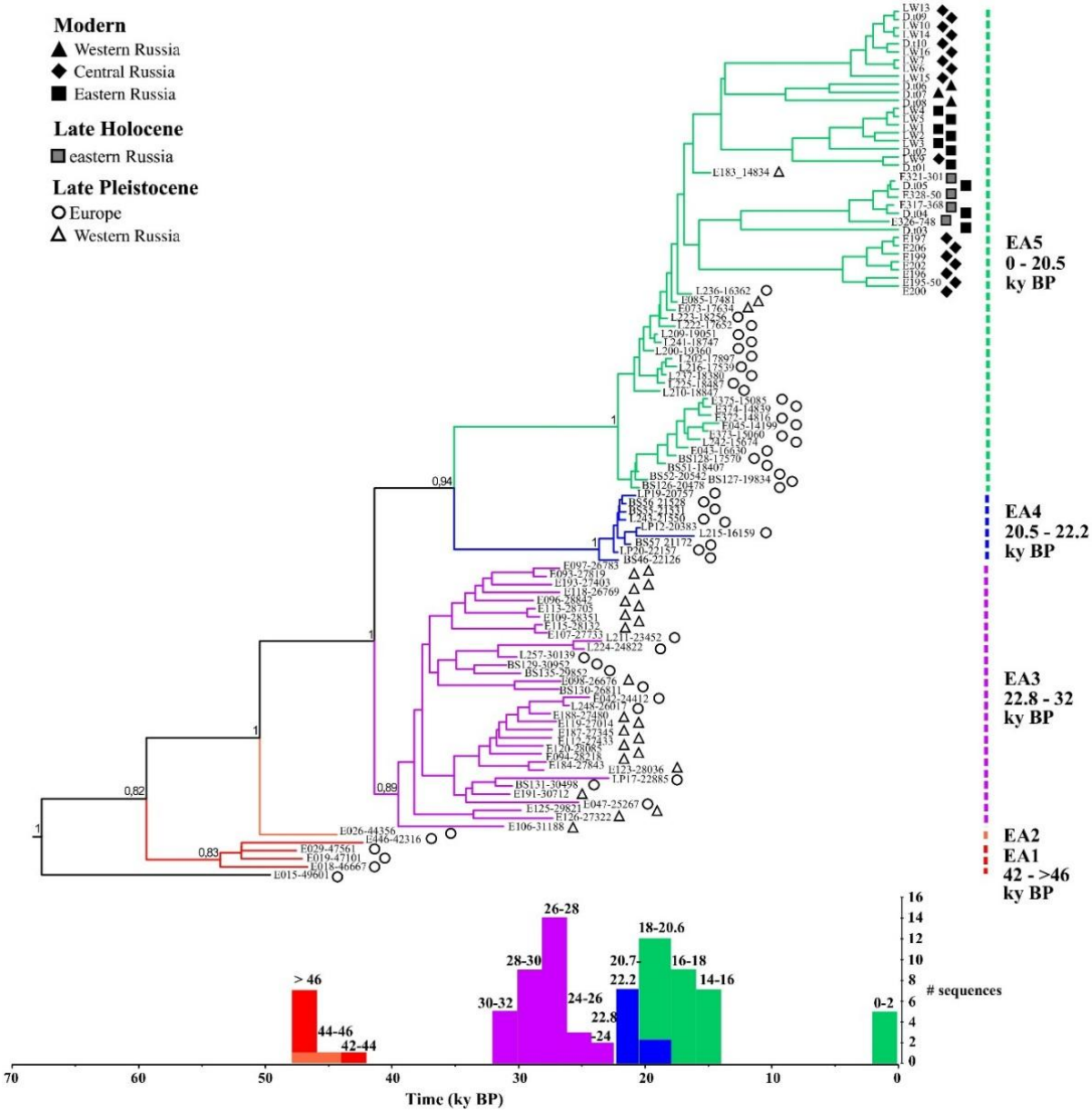


Рисунок 8.16 – Филогения *Dicrostonyx torquatus*, реконструированная по данным секвенирования гена цитохрома b мтДНК с помощью байесового моделирования [Palkopoulou et al., 2016]. На гистограммах внизу показано количество образцов, датированных по ^{14}C. Цвет интервала соответствует цвету линии мтДНК.

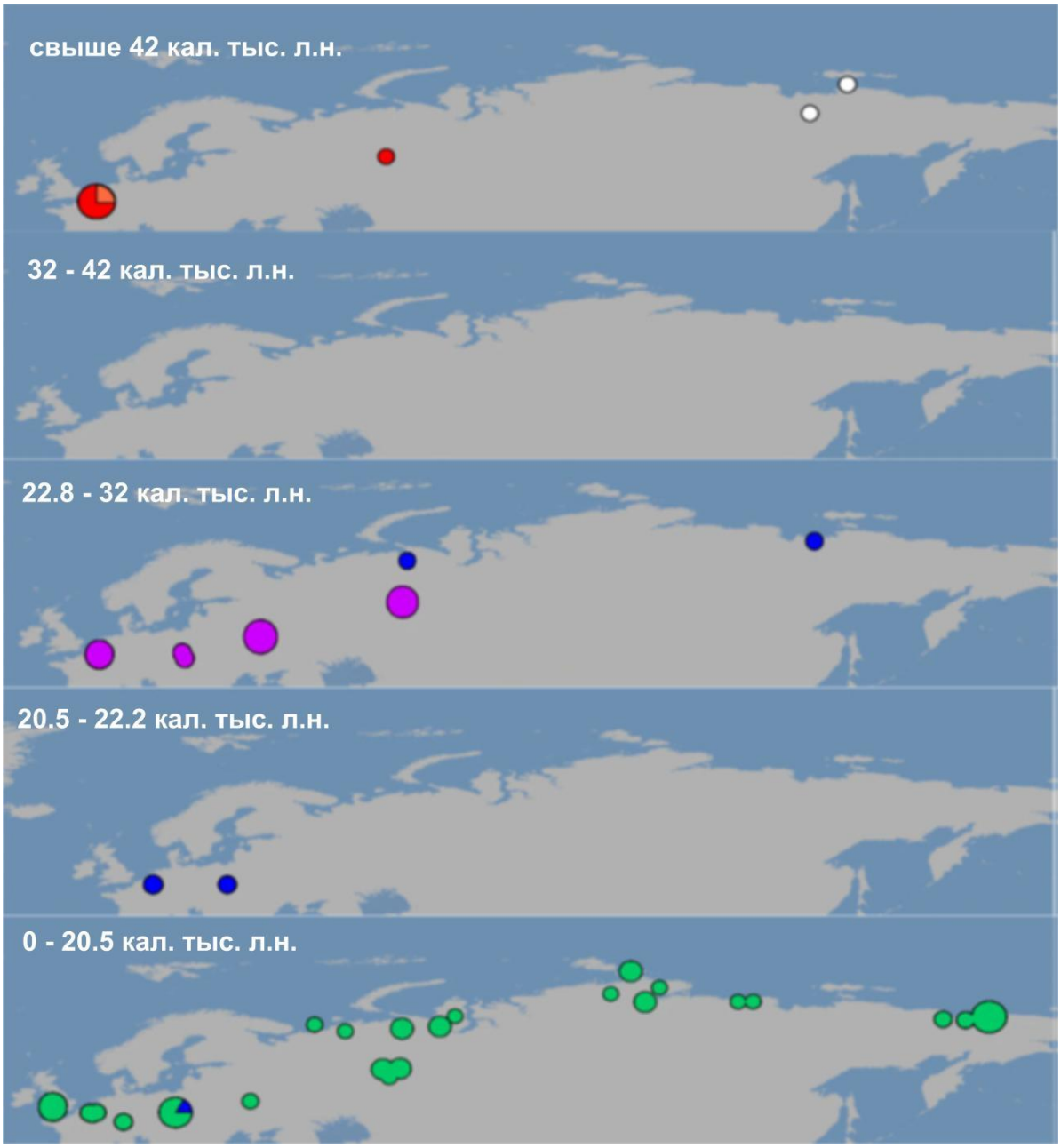


Рисунок 8.17 – Пространственное распределение образцов *Dicrostonyx torquatus* [Palkopoulou et al., 2016]. Размер символа обозначает количество образцов (меньше пяти, между пятью и десятью и более 10) из местонахождения на каждом временном срезе, который указан в левом верхнем углу. Цвет обозначает линию митохондриальной ДНК образца. Два белых кружка представляют сильно отклоняющиеся митохондриальные последовательности (местонахождения Батагай и Бизон).

В отложениях субатлантика на Приполярном Урале, надежно датированных по радиоуглероду, остатки *Dicrostonyx* не известны, как не найдены они в современных погадках и в отложениях местонахождения Кожим-5, датируемых по остаткам ондатры, интродуцированной в 1930–70 гг. Учитывая то, что в высокогорном поясе Приполярного и Северного Урала вид встречается вплоть в настоящее время [Петров, 1994а], можно предположить, что копытный лемминг обитал здесь «заходами» и в голоцене.

Довольно много зубов *Dicrostonyx* (5.5%) определены из самых верхних горизонтов разреза двух местонахождений, расположенных на одном скалистом обнажении Среднего Тимана – Пижма-1, 3. Нахождение здесь остатков копытного лемминга может быть связано как с тафономическими причинами (морозное пучение грунтов?), так и с обитанием этого вида в природе. В слоях Пижмы-1 нет остатков других тундровых видов, тогда как спорово-пыльцевые комплексы и в целом состав локальной фауны типично лесные. Однако, в самом верхнем слое 1 Пижмы-3 найдены моляры не только копытного лемминга, но и сибирского лемминга и узкочерепной полевки. Вряд ли совместное нахождение костных остатков трех тундровых видов можно считать совпадением или тафономическим артефактом. Среднетиманские местонахождения расположены на 64°55'с.ш. в подзоне северной тайги в 170 км от южной границы лесотундры и границы современного ареала копытного лемминга (примерное положение Северного Полярного круга). Скорее всего, тундровые виды проникли в район местонахождений в одно из похолоданий позднего голоцена, такой, как, например, «малый ледниковый период» во фазе резкого подъема численности. Косвенным доказательством такого проникновения на юг тундровых видов может служить известный факт наблюдения истощенного белого медведя в этом районе в дер. Мыла (Усть-Цилемский р-н РК) в 1980-ых гг. (со слов местных жителей). Доказать факты обитания вида в позднем голоцене на севере таежной зоны можно только прямыми датировками костных остатков, что пока не было сделано, из-за малого объема материала для датирования (единичные зубы).

Сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*) – типичный тундровый вид, доминирующий в современной влажной моховой тундре европейской России. В неоплейстоцене распространение и динамика обилия сибирского лемминга были практически идентичными таковым копытного лемминга, хотя эти виды демонстрируют разные

филогеографические паттерны вследствие разной экологии и пространственно-этологической структуры популяций [Абрамсон, 2007].

Ископаемые фауны с доминированием сибирского лемминга относительно редки и сопоставляются с одним из интервалов бызовского (средневалдайского) времени (низы разреза Студеной пещеры) и бёллинг-аллерёдом (Седью-1, Щугер-4).

По-видимому, это связано с иными, более аридными условиями позднего неоплейстоцена, когда получили распространение тундро-степные ландшафты («мамонтовая степь») с участием степных ксерофитов и разнотравья, по сравнению с современными более влажными климатическими условиями, которые благоприятствуют развитию влажных моховых тундр.

В голоцене вследствие потепления климата произошло расширение лесной зоны и область распространения сибирского лемминга в регионе резко сократилась. На севере региона остатки сибирского лемминга найдены в отложениях бореала и субатлантика, но не неизвестны из отложений суббореала [Golovachov, Smirnov, 2009]. Это может свидетельствовать о том, что в суббореале и, весьма вероятно, в атлантическом периоде голоцена сибирский лемминг отсутствовал на Полярном Урале или был крайне малочисленным. Находки остатков *L. sibiricus* совместно с остатками копытного лемминга и узкочерепной полевки в верхних горизонтах пещерных местонахождений на Приполярном Урале и Среднем Тимане позволяют предполагать, что сибирский лемминг в позднем голоцене заходил довольно далеко на юг в пределы современной северотаежной зоны (до 100–150 км), особенно в фазы пиков численности, типичных для этого вида. Учитывая вероятностный характер идентификации моляров Lemmini (см. главу 6), нельзя исключать, что моляры сибирского лемминга могли быть определены ошибочно и на самом деле являться зубами лесного лемминга (*Myopus schisticolor*).

В родентиокомплексах позднего голоцена (субатлантик) современной тундровой зоны сибирский лемминг является одним из доминантов (23-35% остатков всех видов грызунов) [Golovachov, Smirnov, 2009].

Следует отметить, что в современных отловах мелких млекопитающих в тундре сибирский лемминг абсолютно преобладает в арктическом типе тундр, в южных и северных тундрах он также очень многочислен (около 20%) [Петров, 2002]. Кости

сибирского лемминга составляют основную часть всех костных остатков в помете песца (около 50%) [Полежаев, 1998], а в погадках канюка их около 9% [Воронин, 1995].

Популяции сибирского лемминга позднего неоплейстоцена в Восточной Европе, и в том числе на территории изучаемого региона, имели очень высокое генетическое разнообразие [Lagerholm et al., 2014]. Это подтверждает известное мнение, что сибирский лемминг был обычным массовым видов плейстоценовых тундростепях и даже значительные потепления неоплейстоцена не приводили к эффекту «бутылочного горлышка». Скорее всего, высокое генетическое разнообразие поддерживалось благодаря тому, что лемминги не испытывали длительные изоляции в рефугиумах и всегда оставалась довольно значительная популяция, вероятно, на севере Восточной Сибири, из которой происходило расселение на обширные территории Сибири и Европы. Этому способствовала высокая способность вида к дисперсии, т.е. к перемещениям на относительно большие расстояния, а также особенности пространственно-этологической структуры их популяций (нет семейных групп) [Абрамсон, 2007].

Исключением из этого правила является норвежский лемминг. Сейчас норвежский лемминг населяет горные тундры Скандинавии, Финляндии и Кольского полуострова. Генетическое исследование показало [Lagerholm et al., 2014], что современные популяции норвежского лемминга обладают сравнительно низким генетическим разнообразием. Это является следствием того, что современная популяция норвежского лемминга сформировалась из небольшой предковой популяции, пережившей ПЛМ на территории Скандинавии в одном из так называемых «скрытых» (cryptic) северных рефугиумов. Генетическая линия предковой популяции дивергировала от общего предка с сибирским леммингом в интервале от 100 до 30 тыс. лет назад.

Лесной лемминг (*Myopus schisticolor*) является относительно стенобионтным видом, обитающим в лесах с покровом из зеленых мхов. Сложность в интерпретации былого распространения и обилия лесного лемминга заключается в том, что его видовая идентификация не всегда возможна, т.к. она осуществляется только по пропорциям третьего верхнего коренного зуба (индекс – отношение длины к ширине или наоборот) (см. Главу 6). Определение носит вероятностный характер, т.к. размах внутривидовой изменчивости размерных признаков в трибе Lemmini довольно велик, так что значения

индекса у *Lemmus* и *Myopus* с Европейского Северо-Востока перекрываются [Смирнов и др., 1986; Смирнов и др., 1997; Пономарев и др., 2011; Ponomarev et al., 2015].

Ископаемые моляры, по пропорциям близкие к *Myopus schisticolor*, появляются в ископаемой летописи региона с ПЛМ и встречаются в небольшом количестве (первые проценты) в местонахождениях позднеледниковья (в широком смысле), а также в голоцене за исключением атлантика. Являются ли относительно широкие и короткие М3 из неоплейстоценовых отложений (даже ПЛМ) молярами лесного лемминга, уверенно судить нельзя, т.к. данные о современной биотопической и зональной приуроченности вида заставляют усомниться в его обитании даже на юге региона в ПЛМ. В современную Большеземельскую тундру лесной лемминг не заходит (Петров, 2002), а все остатки Lemmini в помете песца и в погадках тундрового канюка определялись как принадлежавшие сибирскому леммингу. В позднеголоценовых локальных фаунах Полярного Урала доля остатков лесного лемминга варьирует от 0 до 12.6 %.

В голоценовых голоценовых отложениях лесной зоны (суббореал и субатлантик) вид является обычным, доля его остатков составляет, как правило, от 5 до 13%. Широкое распространение лесного лемминга по территории региона, как и других стенобионтных лесных видов, стоит связывать с развитием лесной растительности в бореальном периоде голоцена.

Водяная полевка (*Arvicola terrestris*) – интразональный вид обычный как в таежной, так и в тундровой зонах, кроме арктической тундры [Петров, 2002]. В северной части региона ископаемые остатки водяной полевки найдены в отложениях, сформированных в позднем дриасе, а в южной части они известны в локальных фаунах с позднеледниковья. Вполне естественно предполагать и обитание *Arvicola* в бызовское время. Доля вида в структуре сообществ позднего неоплейстоцена варьировала от долей процента до 40%, а в позднеголоценовых локальных фаунах она составляла от долей процента до 46 % в лесной и от нуля до трех процентов – в тундровой зонах. В отловах в современной южной тундре доля водяной полевки составляет 2 %, в помете песца – 10–11%, а погадках канюка – 25 %. Как правило доля зубов *Arvicola* в ориктоценозе зависит больше от пищевой специализации пернатого хищника, чем от обилия вида в природе [Смирнов, Садыкова, 2003]. Кроме того, водяная полевка – относительно крупный зверек, который не каждый пернатый хищник способен добыть, поэтому доля таких крупных видов, как водяная полевка или белка редко бывает высокой.

Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*) – совершенно замечательный вид, обитающий в двух природных зонах – тундры и степи благодаря своим поведенческим способностям использовать микроклиматические особенности местности и изменению сроков размножения в высоких широтах. Наиболее правильной зональной характеристикой узкочерепной полевки будет, по-видимому, описание ее, как зонального вида плейстоценовой тундростепи.

В позднем неоплейстоцене Европейского Северо-Востока узкочерепная полевка – обычный вид, никогда не являвшаяся абсолютным доминантом, как это было всего лишь немногим южнее 60° с.ш. – в Пермском Предуралье.

Она была обычным видом в бызовское время, в ПЛМ, а в сообществах отдельных эпизодов позднеледниковья (в широком смысле) являлась содоминантом вместе с копытным или сибирским леммингами, где ее доля составляла до 35 %.

С начала широкого распространения лесов (бореальный период голоцена) узкочерепная полевка вымерла на большей части территории региона, сохранившись лишь на севере. Однако, следует отметить, что *M. gregalis* встречается в ряде локальных фаун позднего голоцена Приполярного Урала и Среднего Тимана, расположенных относительно недалеко от южной границы современного ареала вида (~150 км), вместе с копытным и сибирским леммингами. Это связано, по-видимому, с колебаниями границ природных зон в позднем голоцене на фоне резких естественных колебаний численности вида в природе. Уверенно утверждать об обитании узкочерепной полевки в позднего голоцене северной части таежной зоны можно лишь после прямых датировок ее остатков, для которых пока не хватает субфоссильного материала (единичные зубы).

По данным филогегографических исследований с использованием митохондриального цитохрома *b* в Евразии показано существование четырех четких больших линий ДНК узкочерепных полевок, различающихся на уровне, превышающем видовой [Petrova et al., 2015]. Генетическая дивергенция полевок в отдельных случаях, как например, у забайкальских популяций, не сопровождается морфологическими различиями [Abramson et al., 2006; Lissovsky et al., 2013]. Менее существенная генетическая дифференциация обнаружена между изолированными популяциями полевок из Западной Сибири и с п-ва Ямал [Abramson et al., 2006]. В отличие от ряда видов «мамонтовой фауны» (мамонт, бизон, копытный лемминг) у узкочерепной полевки не выявлено снижения генетического разнообразия на границе плейстоцена и

голоцена [Prost et al., 2010; Petrova et al., 2015]. По данным Т. Петровой с соавторами [Petrova et al., 2015] все современные узкочерепные полевки севера Европы и Сибири и юга Западной Сибири (Алтай) принадлежат к одной генетической линии А. Животные этой лини распространились с юга Западной Сибири и Алтая по всей северной Евразии со среднего неоплейстоцена. Предполагается, что на всем Урале в неоплейстоцене встречался один гаплотип А2, который в настоящее время сохранился только на севере Урала и на Ямале, а на Южном и Среднем Урале он заместился полевками с гаплотипом А1, иммигрировавшими на эту территорию с юго-востока. Это означает, что представители «тундрового» подвида, населяющие сейчас на севере региона, являются потомками обитавших здесь позднеплейстоценовых животных. Ископаемая летопись и молекулярно-генетические данные свидетельствуют о том, что узкочерепные полевки обитали на севере региона непрерывно, по крайней мере с бызовского времени.

Полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus*) является относительно холодолюбивым видом, в Северной Америке ее английское название – tundra vole – тундровая полевка. Не удивительно поэтому, что остатки экономки часто встречаются в составах неоплейстоценовых, голоценовых и современных фаун тайги и тундры, как из пещерных, так и из аллювиальных местонахождений. В южной части региона ее остатки не найдены только в отложениях ПЛМ, а на Полярном Урале также и в осадках позднеледниковья. В аллювиальном родентиокомплексе из Гавриловки (печорское время) количество зубов экономки даже больше, чем моляров узкочерепной полевки. Обилие полевки-экономки в сообществах позднего неоплейстоцена варьирует от 0 до 10 %, а в локальных фаунах голоцена доля остатков этого вида может достигать 30 %, что, вероятнее всего, связано с тафономическими причинами. В современной фауне по данным отловов обилие полевки-экономки в южной тундре 10.4%, а в северной – 0.2 %. По-видимому, можно уверенно утверждать, что полевка-экономка постоянно обитала на всей территории региона в среднем-позднем неоплейстоцене и голоцене, за исключением экстремально холодных интервалов.

Полевки Восточной Европы и Фенноскандии относятся к североевропейской филогруппе современных экономок [Brunhoff et al., 2003], которая отличается от центральноазиатской группы в Западной Сибири и центральноевропейской из центральной Европы. По-видимому, распространение полевки-экономки, а также и

темной полевки [Jaarola, Searle, 2002] на территории региона после максимума последнего оледенения произошло из ближайшего рефугиума на Среднем Урале.

Зубы темной полевки (*Microtus agrestis*) и полевки Миддендорфа (*Alexandromys middendorffii*) сложно отличить друг от друга. Первые нижние моляры различаются по пропорциям дентиновых треугольников, а также по наличию дополнительного элемента у М2 темной полевки. Судя по разнице в биотопической и зональной приуроченности этих видов, находки их моляров с характерными признаками в отложениях ПЛМ следует считать принадлежавшими полевке Миддендорфа. Темная полевка обитала на юге региона в бызовское время и с позднеледниковья до современности. Ее доля в комплексах позднего неоплейстоцена составляла до 5 %. В позднеголоценовых сообществах современной тундровой зоны ее обилие составляет до 10 %, а в отловах современных животных – 6.3 % в южной тундре. Отмечена она также и в северной тундре [Петров, 2002]. В голоценовых ориктоценозах таежной зоны ее доля изменяется от единиц до 40 %, что объясняется, скорее всего, тафономическими причинами.

В материалах из Тимана и западного склона Приполярного Урала полевка Миддендорфа не была найдена. А. Н. Петров [2002] специально отмечает, что на протяжении нескольких лет работы в Большеземельской тундре и в окрестностях г. Воркуты им не разу не была отловлена эта полевка, хотя в справочниках и в обобщающих работах [Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Абрамсон, Лиссовский, 2012; IUCN, 2017] эти районы признаются частью современного ареала вида. В тоже время на восточном склоне Полярного Урала полевка Миддендорфа определяется как в позднеплейстоценовых, так и в голоценовых и в современных сообществах [Golovachov, Sminov, 2009]. Кроме того, моляры этого тундрового сибирского вида определены и в отложениях местонахождения Пымвашор на гряде Чернышева (хребет в Большеземельской тундре к западу от Полярного Урала) [Смирнов и др., 1999; Golovachov, Smirnov, 2009]. По-видимому, полевка Миддендорфа, все же обитает на восточном склоне Полярного Урала и в Сибири.

По данным генетических исследований [Jaarola, Searle, 2002] восточноевропейские, скандинавские и сибирские темные полевки относятся к одной филогеографической кладе, распространение которой после максимума последнего оледенения происходило, скорее всего, из рефугиума на Южном Урале.

Современная фауна мелких растительноядных млекопитающих формировалась под влиянием в основном ландшафтно-климатических, экологических параметров, а также исторических зоогеографических особенностей фауны. Со среднего неоплейстоцена до плейстоцен-голоценового перехода в истории фауны происходили обратимые циклические процессы, обусловленные колебаниями климата и природной среды. Однако, не ясно является ли таким же обратимым процессом трансформация на плейстоцен-голоценовом рубеже. Отличительной особенностью этой границы является вымирание крупных и гигантских фитофагов, составлявших ядро «мамонтового» фаунистического комплекса. Одной из проблем в этом вопросе является возможная средообразующую роль вымерших крупных травоядных – мамонта, шерстистого носорога, бизона, лошади и других видов в плейстоценовых экосистемах. Высказывается мнение, что эта роль была значительной и даже определяющей, эдификаторной [Зимов, Чупрынин, 1991]. Проверить эту гипотезу, воссоздавая «плейстоценовый парк» можно только приблизительно, т.к. основные и самые крупные виды – мамонт и шерстистый носорог вымерли. По мнению автора, более вероятно, что существование плейстоценовой тундро-степи было следствием в первую очередь климата. Стоит отметить, что в современных экосистемах такого рода в Африке распространение копытных ограничено климатическими факторами. Вряд ли ситуация в плейстоцене была иной. Влияние климата, в первую очередь температуры, а также влажности, которая особенно критична для распространения древесной растительности, по мнению автора, было и остается решающим.

Известно, что распространение и обилие разных видов млекопитающих в ответ на динамику климата и природной среды в плейстоцене изменялись в соответствии с индивидуалистической моделью [Graham et al., 1996], согласно специфическим требованиям к среде каждого вида. Это находит выражение в том, что разные виды изменяют ареалы с разной скоростью, в разное время и в разных направлениях. Каждое сообщество возникает в конкретных условиях здесь и сейчас, это не стабильная, существующая тысячелетиями структура, а мобильная система без прочных связей между видами. И именно поэтому позднеплейстоценовые сообщества не имеют современных аналогов, т.к. условия не похожи на современные. Данные настоящей работы подтверждают эту точку зрения. Как и в Северной Америке [Graham et al., 1996] мы видим сходство биогеографических, зональных особенностей и в плейстоцене, и в

голоцене. Эти особенности просто отражают градиенты условий, которые существовали в плейстоцене и сейчас. В США это градиенты запад-восток, а на изучаемой территории главный градиент – это север-юг. Плейстоценовые фауны более изменчивы по составу, что является, по-видимому, результатом большей гетерогенности условий природной среды. Важность исторических реконструкций состоит в понимании того, что в будущем виды будут реагировать индивидуально и, также, как и в прошлом, могут существовать ассоциации видов, не имеющие современных аналогов.

Молекулярно-генетические данные [Jaarola, Searle, 2002; Brunhoff et al., 2003; Абрамсон и др., 2009а, 2009б; Petrova et al., 2015; Palkopoulou et al., 2016; Baca et al., 2017], а также материалы по распространению и таксономическому разнообразию поздненеоплейстоценовых и голоценовых млекопитающих [Пузаченко, Маркова, 2008] говорят о том, что большинство бореальных видов микротериофауны изучаемого региона переживало ПЛМ в рефугиумах умеренной зоны на Среднем и Южном Урале и в центральной части Восточной Европы (верхнее течение р. Днепр). По-видимому, из уральских центров происходило расселение по территории региона таких видов, как выхухоль, лесные полевки, летяга, белка, бурундук, лесной лемминг, водяная полевка, полевка-экономка и темная полевка. На уральские, а не верхнеднепровский рефугиумы, указывают данные по гибридизации красной и рыжей полевок [Абрамсон и др., 2009а, 2009б]. Холодолюбивые виды – копытный и сибирский лемминги, узкочерепная полевка и полевка Миддендорфа распространялись в климатические минимумы, скорее всего, из Восточной Сибири. Что касается скрытых северных рефугиумов, где умеренные или бореальные виды могли переживать периоды похолоданий, то для обоснования их нахождения на территории региона необходимы молекулярно-генетические данные, которых пока нет. На основании только ископаемых материалов можно только предполагать наличие таких рефугиумов, в частности, на Северном Урале, для таких холодовыносливых видов, как, например, полевка-экономка, темная и красная полевки.

Таким образом, основной тренд динамики фауны грызунов с позднего неоплейстоцена до современности заключался в переходе фаун холодных открытых пространств к фаунам таежного типа в раннем голоцене вследствие потепления климата. В холодные интервалы позднего неоплейстоцена на крайнем северо-востоке Европы сменялись три основных типа фауны грызунов: с преобладанием копытного лемминга,

сибирского лемминга и фауны с содоминированием узкочерепной полевки и одного из видов леммингов. Фауна с доминированием копытного лемминга сопоставляется с интервалом максимума оледенения. Сообщества с доминированием сибирского лемминга обитали в интервалы с климатом, схожим с климатом современной влажной моховой тундры, предположительно в бызовское время, в периоде дегляциации (позднеледниковье), в бёллинг-аллерёде, в позднеголоценовой и современной фаунах тундры. Третий основной тип фауны представлен сообществами, где узкочерепная полевка выступает одним из содоминантов. Такая фауна существовала в периоды с относительно мягким, но сухим климатом, например, в позднеледниковье, в бёллинг-аллерёде, в позднем дриасе. Лесные сообщества преобладают в голоцене современной таежной зоны. В оптимумы голоцена в фауне тундры доминировали лесные виды.

В истории фауны можно отметить свои переломные моменты, которые также асинхронны в разных частях региона. Самая сильная трансформация состояла в смене доминантов с видов характерных для мамонтовой степи: узкочерепной полевки, копытного и сибирского леммингов на лесные виды между пребореалом и бореалом (позже или около 9000 ^{14}C лет назад). Изменения более мелкого масштаба происходили при переходе от бызовского интерстадиала к последнему ледниковому максимуму и затем от максимума холода к позднеледниковью, и заключались в смене доминантов с сибирского лемминга на копытного лемминга и от копытного лемминга на содоминирование копытного лемминга и узкочерепной полевки. Эти изменения произошли около 25 тыс лет назад и от 20 тыс. до 12 000 лет назад.

Фаунистический анализ с применением многомерных статистических методов показывает зависимость пространственно-временной динамики ряда видов грызунов (узкочерепная полевка, сибирский лемминг) не от глобальной температуры, а от других факторов, наиболее вероятным из которых является влажность.

Граница между фаунами крайнего северо-востока Европы (условно субарктическими) и существенно отличающимися более южными фаунами проходит примерно по 60º с.ш., маркируя зональный рубеж распространения на север степных и умеренных видов. В пределах изучаемого региона (севернее 60º с.ш.) также наблюдаются заметные зональные различия животного населения на протяжении позднего неоплейстоцена и голоцена, проявляющиеся в различиях видового состава и структуры сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование изменчивости размерных и морфотипических признаков коренных зубов Lemmini позволило выявить ряд особенностей изученных выборок представителей трибы. Установлены размерные и морфотипические различия между родами *Myopus* и *Lemmus*, которые можно использовать для диагностики остатков этих родов из четвертичных местонахождений региона. По размерам и пропорциям ископаемых зубов средне-, позднеплейстоценовые и современные сибирские лемминги северо-востока европейской части России не отличаются друг от друга. Установлено определенное своеобразие морфотипических характеристик средне-, позднеплейстоценовых и современных сибирских леммингов региона. Выявлены морфотипические различия между географически разобщенными современными популяциями норвежского лемминга.

У узкочерепных полевок северо-востока Европы на фоне высокого разнообразия морфотипов m1 не выявлены устойчивые временные тренды в соотношениях «архаичных» грегалоидных и «продвинутых» микротидных морфотипов m1 для последних 50-45 тыс. лет. Лайский (ранневалдайский) этап эволюции формы первого нижнего коренного зуба характеризуется высокой долей архаичных зубов грегалоидного морфотипа (более 50%). Установлено, что форма антероконида и размеры m1 варьировали независимо друг от друга. Размеры первого нижнего моляра полевок из поздненеоплейстоценовых местонахождений в среднем меньше, чем у современных, но варьируют в широких пределах.

История морфотипических изменений формы жевательной поверхности первого и второго коренных зубов копытных леммингов описана в терминах стадий развития зубной системы. Применение данной схемы является удобным способом описания морфологических преобразований в роде *Dicrostonyx* для среднего и позднего плейстоцена.

Установлено, что стадии развития зубной системы средне-поздненеоплейстоценовых и современных копытных леммингов в регионе не всегда последовательно сменяли друг друга, а часто одновременно сосуществовали популяции, находящиеся на разных стадиях. Существенные различия рисунка жевательной поверхности зубной системы *Dicrostonyx* из одновозрастных местонахождений, наблюдаемые в пределах одного региона, свидетельствуют о мозаичном характере

морфотипической изменчивости и относительно параллельной эволюции зубной системы в популяциях копытных леммингов.

На основе эволюционных изменений копытных леммингов на северо-востоке европейской части России выделяются семь филозон в среднем и верхнем квартере от верхнепечорского горизонта до современности: *D. simplicior* морфа 2 (верхнепечорский горизонт, МИС 8), *D. simplicior* морфа 3 (родионовский горизонт, МИС 7), *D.* ex gr. *simplicior–gulielmi* (верхневычегодский горизонт, МИС 6), *D. gulielmi* морфа 2 (лайский – бызовской горизонты, МИС 5-3), *D. gulielmi* морфа 3 (конец бызовского интервала – позднеледниковье), *D.* ex gr. *gulielmi-torquatus* (последний ледниковый максимум–позднеледниковье), *D. torquatus* (голоцен–современность). По эволюционному уровню моляров узкочерепной полевки различаются лайский (ранневалдайский) и более поздние интервалы позднего неоплейстоцена.

Основной тренд динамики фауны грызунов с позднего неоплейстоцена до современности заключался в переходе фаун холодных открытых пространств к фаунам таежного типа в раннем голоцене вследствие потепления климата. В холодные интервалы позднего неоплейстоцена на крайнем северо-востоке Европы сменялись три основных типа фауны грызунов: с преобладанием копытного лемминга, сибирского лемминга и фауны с содоминированием узкочерепной полевки и одного из видов леммингов. Фауна с доминированием копытного лемминга сопоставляется с интервалом максимума оледенения. Сообщества с преобладанием сибирского лемминга обитали в интервалы с климатом, схожим с климатом современной влажной моховой тундры, предположительно в бызовское время, в периоде дегляциации (позднеледниковье), в бёллинг-аллерёде, в позднеголоценовой и современной фаунах тундры. Третий основной тип фауны представлен сообществами, где узкочерепная полевка выступает одним из содоминантов. Такая фауна существовала в периоды с относительно мягким, но сухим климатом, например, в позднеледниковье, в бёллинг-аллерёде, в позднем дриасе. Лесные сообщества преобладают в голоцене современной таежной зоны. В оптимумы голоцена в фауне тундры доминировали лесные виды.

Фаунистический анализ с применением многомерных статистических методов показал, что пространственно-временная динамика видов грызунов зависит главным образом от основных параметров климата – температуры и влажности.

Граница между фаунами северо-восточной части Европы и существенно отличающимися более южными фаунами проходит примерно по 60º с.ш. и связана с зональным рубежом распространения на север степных и умеренных видов. В пределах региона (севернее 60º с.ш.) также наблюдаются заметные зональные различия животного населения на протяжении позднего неоплейстоцена и голоцена. Они проявляются в различиях видового состава и структуры сообществ.

Литература

1. Абрамсон Н. И. Морфотипическая изменчивость строения жевательной поверхности коренных зубов у палеарктических видов рода *Lemmus* (Rodentia, Cricetide) / Н. И. Абрамсон // Зоологический журнал. – 1986. – Т. 65 (3). – С. 416–425.
2. Абрамсон Н. И. Род *Lemmus* в позднем кайнозое Евразии / Н. И. Абрамсон // Материалы по мезозойской и кайнозойской истории наземных позвоночных. (Труды ЗИН РАН. Т. 249), 1993. – С.146–157.
3. Абрамсон Н. И. Филогеография: итоги; проблемы, перспективы / Н.И. Абрамсон // Вестник ВОГиС. – 2007. – № 11(2). – С. 307–331.
4. Абрамсон Н. И., Голенищев Ф. Н., Костыгов А. Ю., Тесаков А. С. Таксономическая интерпретация молекулярно-генетической кладограммы полевок трибы Microtini (Arvicolinae, Rodentia), построенной по ядерным генам / Н. И. Абрамсон [и др.] // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX съезд Териологического общества, 1–4 февраля 2011г., Москва). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 7.
5. Абрамсон Н. И., Лисовский А. А. Полевки / Н. И. Абрамсон, А.А. Лисовский; под ред. И. Я. Павлинова, А. А. Лисовского. Млекопитающие России: систематико-географический справочник (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52). – М.: – Товарищество научных изданий КМК, 2012. – С. 220–276.
6. Абрамсон Н. И., Родченкова Е. Н., Костыгов А. Ю. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) на территории России с анализом зоны интрогрессии мтДНК близкородственного вида – красной полевки (*Cl. rutilus*) / Н. И. Абрамсон, Е. Н. Родченкова, А. Ю. Костыгов // Генетика. – 2009а. – № 45 (5). – С. 610–623.
7. Абрамсон Н. И., Родченкова Е. Н., Фокин М. В., Ракитин С. Б., Гилёва Э. А. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевками (Rodentia, Cricetidae) / Н. И. Абрамсон [и др.] // ДАН. – 2009б. – Т. 425. – №3. – С. 415–418.
8. Абрамсон Н. И., Смирнов Н. Г. Копытные лемминги острова Большевик (архипелаг Северная Земля) – реликт последней ледниковой эпохи / Н. И. Абрамсон, Н. Г. Смирнов // ДАН. – 2004. – Т. 397. – № 4. – С. 570–573.

9. Агаджанян А. К. Изучение истории мелких млекопитающих / А. К. Агаджанян // Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. – С. 164–193.
10. Агаджанян А. К. История становления копытных леммингов в плейстоцене / А. К. Агаджанян // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. – С. 289–295.
11. Агаджанян А. К. Копытные лемминги плейстоцена / А. К. Агаджанян // Новейшая тектоника, новейшие отложения и человек. М.: Издательство МГУ, 1973. – С. 320–355.
12. Агаджанян А. К. Мелкие млекопитающие плиоцен-плейстоцена Русской равнины / А. К. Агаджанян. – М.: Наука, 2009. – 676 с. (Труды Палеонтологического института РАН, Т. 289).
13. Агаджанян А. К. Грызуны из плейстоценовых отложений Мамонтовой горы / А. К. Агаджанян // Териофауна плейстоцена. – М.: Изд-во МГУ, 1972. – С. 24–69.
14. Агаджанян А. К., Глушанкова Н. И. Плейстоцен бассейна Десны / А. К. Агаджанян, Н. И. Глушанкова. – М.: ВИНИТИ, 1986. – 227 с.
15. Агаджанян А. К., Исайчев К. И. Лемминг среднего плейстоцена в разрезе у с. Кипиево (Коми АССР) / А. К. Агаджанян, К. И. Исайчев // Проблемы общей физической географии и палеогеографии. – М.: Изд-во МГУ, 1976. – С. 278–299.
16. Александрова Л. П. Новый вид копытного лемминга (*Dicrostonyx okaensis* sp. nov. Alex.) и его значение для определения возраста отложений окского оледенения лихвинского стратотипического разреза / Л. П. Александрова // Стратиграфия и палеогеография антропогена. – М.: Наука, 1982. – С. 17–21.
17. Андреичева Л. Н. Плейстоцен Европейского Северо-Востока / Л. Н. Андреичева. – Екатеринбург.: Издательство УрО РАН, 2002. – 322 с.
18. Андреичева Л. Н. Основные морены Европейского Северо-Востока России и их литостратиграфическое значение / Л. Н. Андреичева. – СПб.: Наука, 1992. – 125 с.
19. Андреичева Л. Н. Палеогеографические обстановки формирования отложений в опорном разрезе верхнего плейстоцена “Куръядор” на Северо-Востоке Европейской России (бассейн р. Вычегды) / Л. Н. Андреичева // Литосфера. – 2011. №2. – С. 122–127.

20. Андреичева Л. Н. Плейстоценовые отложения в бассейне р. Шапкиной (Большеземельская тундра) / Л. Н. Андреичева // Литология и полезные ископаемые. – № 1. – 2007. – С. 93–110.
21. Андреичева Л. Н., Гуслицер Б.И., Коноваленко Л.А., Кочев В.А. Средне-верхнеплейстоценовые отложения нижней Вычегды / Л. Н. Андреичева [и др.] // Стратиграфия и палеогеография фанерозоя Европейского Северо-Востока СССР. – Тр. X геол. конф. Коми АССР. – Сыктывкар, 1987. – С. 150–155.
22. Андреичева Л. Н., Марченко-Вагапова Т. И., Буравская М. Н., Голубева И. В. Природная среда неоплейстоцена и голоцена на Европейском Северо-Востоке России / Л. Н. Андреичева [и др.]. – М.: ГЕОС, 2015. – 224 с.
23. Андреичева Л. Н., Пономарев Д. В. Лито- и биостратиграфия среднего неоплейстоцена на европейском северо-востоке России / Л. Н. Андреичева, Д. В. Пономарев // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2018. – Т. 26. – №5. – С. 82–96.
24. Ануфриев В. М. Полевка-экономка / В. М. Ануфриев // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. – Т. II. – Часть 1. – СПб.: Наука, 1994б. – С. 242–251.
25. Ануфриев В. М. Рыжая (европейская) полевка / В. М. Ануфриев // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. – Т. II. – Часть 1. – СПб.: Наука, 1994а. – С. 173–185.
26. Ануфриев В. М. Темная (пашенная) полевка / В. М. Ануфриев // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. – Т. II. – Часть 1. – СПб.: Наука, 1994в. – С. 252–262.
27. Ануфриев В. М., Бобрецов А. В. Красно-серая полевка / В. М. Ануфриев, А. В. Бобрецов // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. – Т. II. – Часть 1. – СПб.: Наука, 1994. – С. 167–172.
28. Арсланов Х. А., Лавров А. С., Никифорова Л. Д. О стратиграфии, геохронологии и изменениях климата среднего и позднего плейстоцена и голоцена на северо-востоке Русской равнины / Х. А. Арсланов, А. С. Лавров, Л. Д. Никифорова // Плейстоценовые оледенения Восточно-Европейской равнины. – М.: Наука, 1981. – С. 37–52.

29. Астахов В. И., Мангеруд Я., Свенсен Й. И. Трансуральская корреляция верхнего плейстоцена севера / В. И. Астахов, Я. Мангеруд, Й. И. Свендсен // Региональная геология и металлогения. – 2007. – № 30–31. – С. 190–206.
30. Астахов В. И., Назаров Д. В., Семенова Л. Р., Спиридонов М. А., Шкатова В. К. К проблеме картографирования северного плейстоцена / В. И. Астахов [и др.] // Региональная геология и металлогения. – № 62. – 2015. – С. 20–33.
31. Астахов В. И., Свендсен Й. И. Покровная формация финального плейстоцена на крайнем северо-востоке Европейской России / В. И. Астахов, Й. И. Свендсен // Региональная геология и металлогения. – 2011. – № 47. – С. 12–27.
32. Бобрецов А. В., Лукьянова Л. Е., Порошин Е. А. Структура лесных сообществ мелких млекопитающих (Micromammalia) на западных склонах Северного Урала / А. В. Бобрецов, Л. Е. Лукьянова, Е. А. Порошин // Экология. – 2005. – № 2. – С. 138–145.
33. Бобрецов А. Н. Лесной лемминг / А. Н. Бобрецов // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. – Т. II. – Часть 1. – СПб.: Наука, 1994. – С. 220–223.
34. Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок / Большаков В. Н., Васильева И. А., А. Г. Малеева. – М.: Наука, 1980. – 140 с.
35. Большиянов Д. Ю. Пассивное оледенение Арктики и Антарктиды / Д. Ю. Большиянов. – Л.: ААНИИ, 2006. – 296 с.
36. Бородин А. В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность) / А. В. Бородин. – Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2009. – 100 с.
37. Бородин А. В., Коурова Т. П., Маркова Е. А. Размерные характеристики щечных зубов лесных полевок *Clethrionomus* (*Craseomys*) *rufocanus*, *Cl.* (*Clethrionomus*) *glareolus, Cl.* (*Cl.*) *rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) и их использование для видовой идентификации / А. В. Бородин, Т. П. Коурова, Е. А. Маркова // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84. – № 2. – С. 236–244.
38. Бохнкке Ш. Растительность в похолодание позднего дриаса / Ш. Бохнкке // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л.н). – Москва.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 396–414.

39. Бюллетень Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Выпуск 5. М.: РАЕН, 2012. 200 с.
40. Вангенгейм Э. А., Векуа М. Л., Жегалло В. И., Певзнер М. А., Тактакишвили И. Г., Тесаков А. С. Положение таманского фаунистического комплекса в стратиграфической и магнитостратиграфической шкалах / Э. А. Вангенгейм [и др.] // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. – 1991. – № 60. – С. 41–52.
41. Вангенгейм Э. А., Певзнер М. А., Тесаков А. С. Зональное расчленение квартера Восточной Европы по мелким млекопитающим / Э А. Вангенгейм, М. А. Певзнер, А. С. Тесаков // Стратиграфия, геологическая корреляция. – 2001. – Т. 9. – № 3. – С. 76–88.
42. Вангенгейм Э.А., Тесаков А.С. Принципы построения биохронологических шкал по млекопитающим плиоцена и плейстоцена. Состояние проблемы / Э. А. Вангенгейм, А. С. Тесаков // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. – 2008. – № 68. – С. 59–69.
43. Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения. Учебное пособие / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, В. Н. Большаков. – Екатеринбург.: Издательство Уральского университета, 2007. – 279 с.
44. Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене / А. А. Величко. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
45. Величко А. А., Фаустова М. А., Кононов Ю. М. Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. Атлас-монография. В. 2. Общая палеогеография / А. А. Величко, М. А. Фаустова, Ю. М. Кононов. – М.: Геос, 2002. – С. 13–21.
46. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. – М.: Наука, 1985. – 606 с.
47. Воронин Р. Н. Род *Buteo*, канюки / Р. Н. Воронин // Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. – Т. I. – Часть 1. – СПб.: Наука, 1995. – С. 77–86.
48. Вотяков С. Л., Киселева Д. В., Садыкова Н. О., Смирнов Н. Г., Щапова Ю. В. Физико-химические характеристики ископаемых костных остатков млекопитающих и проблема оценки их относительного возраста. Часть 2. ИК- и радиоспектроскопия,

микроскопия / С. Л. Вотяков [и др.]. – Екатеринбург: Из-во «Гощицкий», 2009. – 82 с.

49. Генералов П. П., Кузин И. Л., Белкин В. И., Семенов И. Н., Черепанов Ю. П. К проблеме оледенений севера Западной Сибири и Тимано-Уральского региона / П. П. Генералов [и др.] // Четвертичные оледенения Западной Сибири и других областей Северного полушария (Проект: Четвертичные оледенения Северного полушария). – Новосибирск.: «Наука», 1981. с. 105–111.
50. Гладенков Ю. Б. Биосферная стратиграфия (проблемы стратиграфии начала XXI века) / Ю. Б. Гладенков. – М.: ГЕОС, 2004. – 120 с.
51. Голенищев Ф. Н., Петровская Н. А. Географическая изменчивость узкочерепной полевки *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* Pall, 1779 / Ф. Н. Голенищев, Н. А. Петровская // Териологические исследования (Санкт-Петербург). – 2002. – № 1. – С. 17–34.
52. Головачев И. Б. Голоценовые грызуны из грота Зверобой на Полярном Урале / И. Б. Головачев // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. – Материалы конференции. – Екатеринбург, 1998.– С. 36–45.
53. Головачев И. Б., Смирнов Н. Г., Добышева Э. В., Пономарев Д. В. К истории современных подвидов узкочерепной полевки / И. Б. Головачев [и др.] // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2001. – В. 2. – С. 49–57.
54. Голубева Ю. В. Климат и растительность послеледниковья на территории Республики Коми / Ю. В. Голубева // Литосфера. – 2008. – № 2. – С. 124–132.
55. Голубева Ю. В. Палеогеография и палеоклимат позднеледниковья и голоцена в северной и средней подзонах тайги Тимано-Печоро-Вычегодского региона (по палинологическим данным): автореф. дис. …канд. геол.-мин. наук: 25.00.02 / Голубева Юлия Владимировна. – Сыктывкар, 2010. – 20 с.
56. Горецкий Г. И. Аллювиальная летопись великого Пра-Днепра / Г. И. Горецкий. – М.: Наука, 1970. – 492 с.
57. Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене / В. П. Гричук. – М., Наука, 1989. – 183 с.
58. Гричук В. П. Растительность Европы в позднем плейстоцене / В. П. Гричук // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. – М.: Наука, 1982. – С. 92–108.

59. Громов И. М. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорного Крыма / И. М. Громов. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 190 с. (Труды комиссии по изучению четвертичного периода. – Т. 17.)
60. Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И. М. Громов, М. А. Ербаева. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. – 522 с.
61. Громов И. М., Парфенова Н. М. Материалы по фауне грызунов Индерского Приуралья и ее история / И. М. Громов, Н. М. Парфенова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1951. – Т. 6. – Вып. 4. – С. 13–20.
62. Громов И. М., Парфенова Н. М. Новые материалы по питанию филина в полупустынях северного Прикаспия / И. М. Громов, Н. М. Парфенова // Зоологический журнал. – 1950. – Т. 29. – Вып. 5. – С. 389–398.
63. Громов И. М., Поляков И. Я. Фауна СССР. Млекопитающие Полевки (Microtinae) / И. М. Громов, И. Я. Поляков. – Т. 3. – Вып. 8. – Л.: Наука, 1977. – 504 с.
64. Гуслицер Б. И, Лосева Э. И., Кыштымова Л. Т., Исайчев К. И., Дурягина Д. А., Андреичева Л. Н., Маслов В. Н. Стратиграфия плейстоценовых отложений бассейна Нижней Печоры / Б. И. Гуслицер [и др.] / Научный отчет. – Сыктывкар, 1975. – 265 с.
65. Гуслицер Б. И. Возраст валунных суглинков и межморенных отложений в районе с. Кипиево (нижняя Печора) по данным изучения костей грызунов / Б. И. Гуслицер // Геология и полезные ископаемые северо-востока Европейской части СССР. Ежегодник – 1972. – Сыктывкар, 1973. – С. 71–77.
66. Гуслицер Б. И. О происхождении валунных суглинков Северного Приуралья / Б. И. Гуслицер // Геология и палеонтология плейстоцена Северо-Востока европейской части СССР (Труды ИГ Коми ФАН СССР. Вып. 16). – Сыктывкар, 1973. – С. 3–21.
67. Гуслицер Б. И. Поиски ископаемых остатков мелких млекопитающих. Серия препринтов сообщений «Новые научные методики». Вып. 1 / Б. И. Гуслицер. – Коми филиал АН СССР, 1979. – 39 с.
68. Гуслицер Б. И. Сопоставление разрезов плейстоценовых отложений бассейнов Печоры и Вычегды по ископаемым остаткам грызунов / Б. И. Гуслицер // Плиоцен и плейстоцен Волго-Уральской области. – М.: Наука, 1981. С. 28–37.

69. Гуслицер Б. И., Дурягина Д. А. Природные обстановки в бассейне верхней Вычегды в средне- поздневалдайское время / Б. И. Гуслицер, Д. А. Дурягина // Геология и полезные ископаемые Европейского Северо-Востока СССР. – Сыктывкар, 1983. – С. 27. (Труды Института геологии Коми филиала АН СССР; Вып.44).
70. Гуслицер Б. И., Дурягина Д. А., Кочев В. А. Возраст рельефообразующих морен в бассейне нижней Печоры и границы распространения последнего покровного ледника / Б. И. Гуслицер, Д. А. Дурягина, В. А. Кочев // Расчленение и корреляция фанерозойских отложений Европейского Севера СССР. – Сыктывкар, 1985. – С. 97–107. (Труды Института геологии Коми филлиала АН СССР; Вып. 54).
71. Гуслицер Б. И., Исайчев К. И. Возраст роговской свиты Тимано-Уральской области по данным изучения ископаемых остатков копытных леммингов / Б. И. Гуслицер, К. И. Исайчев // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. – 1983. – № 52. – С. 58–72.
72. Гуслицер Б. И., Исайчев К. И. Копытные лемминги из плейстоценовых отложений р. Лаи / Б. И. Гуслицер, К. И. Исайчев // Фанерозой Севера Европейской части СССР. – Сыктывкар, 1980. – С. 81–95. (Труды Института геологии Коми филиала АН СССР. Вып. 33).
73. Гуслицер Б. И., Исайчев К. И. Позднеднепровский копытный лемминг из межморенных отложений средней Печоры / Б. И. Гуслицер, К. И. Исайчев // Особенности геологического строения Северо-Востока Европейской части СССР и севера Урала. Труды VIII геологической конференции Коми АССР. – Сыктывкар.: Коми филиал АН СССР, 1976. – С. 62–67.
74. Гуслицер Б. И., Канивец В. И. Пещеры Печорского Урала / Б. И. Гуслицер, В. И. Канивец, В. И. – М.: Наука, 1965. – 134 с.
75. Гуслицер Б. И., Лосева Э. И. Верхний кайнозой Печорской низменности / Б. И. Гуслицер, Э. И. Лосева. – Сыктывкар, 1979. – 44 с. (Серия препринтов “Научные доклады” Коми филиала АН СССР; Вып. 43).
76. Гуслицер Б. И., Павлов П. Ю. Верхнепалеолитическая стоянка Медвежья пещера / Б. И. Гуслицер, П. Ю. Павлов // Памятники эпохи камня и металла Северного Приуралья. Материалы по археологии Европейского Северо-Востока. – Вып. 11. – Сыктывкар, 1988. – С. 5–18.

77. Гуслицер Б. И., Павлов П. Ю., Панюкова Н. Н. Биостратиграфия и возраст отложений пещеры Студеной на верхней Печоре / Б. И. Гуслицер, П. Ю. Павлов, Н. Н. Панюкова // Труды Института геологи Коми НЦ УрО АН СССР. – Вып. 73. – Сыктывкар, 1989. – С. 92–100.
78. Гуслицер Б. И., Павлов П. Ю., Панюкова Н. Н. Применение палеомикротериологического метода при исследовании палеолитической стоянки в Медвежьей пещере / Б. И. Гуслицер, П. Ю. Павлов, Н. Н. Панюкова // Полевая археология древнекаменного века. – М.: Наука, 1990. – С. 110–114.
79. Гуслицер, Б. И., Коноваленко, Л. А. Опорный разрез валдайских отложений Рябово на нижней Вычегде / Б. И. Гуслицер, Л. А. Коноваленко // Стратиграфия и паеоэкология палеозоя и кайнозоя Северо-Востока европейской части СССР. (Труды Института геологии Коми научного центра УрО РАН СССР. Вып. 62). – Сыктывкар, 1987. – С. 57–64.
80. Дупал Т. А. Географическая изменчивость и подвидовая систематика узкочерепной полевки *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* (Rodentia, Cricetidae) / Т. А. Дупал // Зоологический журнал. – 2000. – № 79 (7). – С. 851–858.
81. Дупал Т. А., Абрамов С. А. Внутрипопуляционная морфологическая изменчивость узкочерепной полевки (*Microtus gregalis,* Rodentia, Arvicolidae) / Т. А. Дупал, С. А. Абрамов // Зоологический журнал. – 2010. – № 89 (7). – С. 850–861.
82. Дурягина Д. А., Коноваленко Л. А. Палинология плейстоцена северо-востока европейской части России / Д. А. Дурягина, Л. А. Коноваленко. – СПб.: Наука, 1993. – 124 с.
83. Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись / И. А. Ефремов. – М.: Изд-во АН СССР, 1950. – 177 с. (Тр. Палеонтологического института, Т. 24).
84. Зажигин В. С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири / В. С. Зажигин. – М.: Наука, 1980. – 156 с.
85. Зажигин В. С. О копытных леммингах (*Dicrostonyx*, Microtinae, Rodentia) Ойгос-Яра Восточной Сибири и о видовом статусе среднеплейстоценового вида рода Dicrostonyx / В. С. Зажигин // Естественная история Российской Восточной Арктики в плейстоцене и голоцене. – М.: ГЕОС, 2003. – С. 14–26.

86. Зажигин В. С. Ранние этапы эволюции копытных леммингов (Dicrostonychini, Microtinae, Rodentia) – характерных представителей субарктических фаун Берингии / В. С. Зажигин // Берингия в кайнозое. – Владивосток, 1976. – С. 280–288.
87. Застрожнов А. С., Шкатова В. К., Минина Е. А., Тарноградский В. Д., Астахов В. И., Гусев Е. А. Карта четвертичных образований территории Российской Федерации. Масштаб 1:2 500 000. Пояснительная записка / А. С. Застрожнов [и др.]. – Изд-во ВСЕГЕИ.: Санкт-Петербург, 2014 http://www.vsegei.com/ru/info/quaternary-2500/
88. Зимов С. А., Чупрынин В. И. Экосистемы: устойчивость, конкуренция, целенаправленное преобразование / С. А. Зимов, В. Н. Чупрынин. – М, 1991. – 160 с.
89. Изварин Е. П. Формирование фауны мелких растительноядных млекопитающих западного склона Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.02.04 / Изварин Евгений Петрович. – Екатеринбург, 2017. – 20 с.
90. Исайчев К. И. Ископаемые грызуны из галечников над верхней мореной в бассейне Нижней Печоры / К. И. Исайчев // Геология и полезные ископаемые Северо-Востока Европейской части СССР. – Сыктывкар, 1975. – С. 93–98.
91. Исайчев К. И. Ископаемые слоны на территории Коми АССР / К. И. Исайчев // Материалы IV Коми республиканской молодежной научной конференции. – Сыктывкар, 1970. – С. 143.
92. Исайчев К. И. Позднеплейстоценовые копытные лемминги из отложений пещер Печорского Урала / К. И. Исайчев // Геология и палеогеография Северо-Востока европейской части СССР. – Сыктывкар, 1977. – С. 81–86.
93. Исаченко А. Г. Физико-географическое (ландшафтное) районирование / А. Г. Исаченко // Атлас Коми ССР. – М, 1964. – С. 64.
94. Климанов В. А. К методике восстановления количественных характеристик климата прошлого / В. А. Климанов // Вестник МГУ. Сер. географ. – 1976. – № 2. – С. 92–98.
95. Климанов В. А. Климат Северной Евразии в аллерёдском периоде позднеледниковья / В. А. Климанов // Изв. АН СССР. Сер. географ. – 1995. – № 4. – С. 81–93.
96. Климанов В. А. Цикличность и квазипериодичность климатических колебаний в голоцене / В. А. Климанов // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. – М.: Наука, 1989. – С. 29–33.

97. Кольфсхотен Т. ван, Маркова А. К., Симакова А. Н., Пузаченко А. Ю. Экосистемы максимального похолодания последнего оледенения (LGM) (<24 – >=17 тыс. л. н.) / Т. ван Кольфсхотен [и др.] // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л.н). – Москва.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 459–465.

98. Кочев В. А. Определение возраста четвертичных отложений по ископаемым остаткам копытных леммингов / В. А. Кочев. – Сыктывкар, 1984. – 16 с. Сер. препринтов “Новые науч. методики”. Коми фил. АН СССР. – Вып. 12.

99. Кочев В. А. Плейстоценовые грызуны северо-востока Европейской части России и их стратиграфическое значение / В. А. Кочев. – СПб.: Наука, 1993. – 112 с.

100. Кочев В. А. Развитие фауны грызунов плейстоцена Северо-Востока европейской части СССР / В. А. Кочев. – Сыктывкар.: Геонаука, 1991. – 83 с.

101. Крапивнер Р. Б. Мореноподобные суглинки Печорской низменности – осадки длительно замерзающих морей / Р. Б. Крапивнер // Известия ВУЗов. Геол. и Разведка. – 1973. – № 12. – С. 28–37.

102. Кряжева И. В. Мелкие млекопитающие позднего плейстоцена и голоцена Приполярного Урала: дис. … канд. геол.-минер. наук: 25.00.02 / Кряжева Инна Владимировна. – Сыктывкар, 2012. – 139 с.

103. Кряжева И. В., Пономарев Д. В. Позднечетвертичная микротериофауна бассейна р.Кожым (Приполярный Урал) / И. В. Кряжева, Д. В. Пономарев // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. – 2014. – №5. – С. 3–8.

104. Кряжева И. В., Пономарев Д. В., ван Кольфсхотен Т., ван дер Плихт Й. История формирования современных сообществ микромаммалий Приполярного Урала / И. В. Кряжева [и др.] // Экология. – 2012. – № 5. – С. 1–8.

105. Кудрявцева Э. Н. Азиатский бурундук / Э. Н. Кудрявцева // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. – Т. II. – Часть 1. – СПб.: Наука, 1994а. – С. 118–123.

106. Кудрявцева Э. Н. Летяга / Э. Н. Кудрявцева // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. – Т. II. – Часть 1. – СПб.: Наука, 1994б. – С. 95–101.

107. Кузин И. Л. О степени обоснованности теории материковых оледенений / И. Л. Кузин // Известия РГО. – 2003. – Том 135. – Выпуск 5. – С. 51–67.

108. Кузьмина Е. А., Головачев И. Б. Позднеголоценовые грызуны из местонахождения Янгана-Пэ-4 на Полярном Урале / Е. А. Кузьмина, И. Б. Головачев // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: Материалы конф. – Екатеринбург.: Издательство Екатеринбург, 1999. – С. 100–104.

109. Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене / И. Е. Кузьмина / Труды ЗИН АН СССР. – 1971. – Т. 49. – С. 44–122.

110. Кузякин А. П. Зоогеография СССР / А. П. Кузякин // Уч. зап. Москов. обл. пед. ин-та им. Н.К. Крупской. – 1962. – Т. 59. – С. 3–182. (Биогеография, вып. 1).

111. Кулик И. Л. Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Евразии / И. Л. Кулик // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1972. – Т. 77. – Вып. 4. – С. 11–24.

112. Куприянова И. Ф. Лесная мышовка / И. Ф. Куприянова // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. – Т. 2. – Ч. 1. – СПб.: Наука, 1994. – С. 133–138.

113. Куприянова И. Ф., Пузаченко А. Ю., Агаджанян А. К. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) / И. Ф. Куприянова, А. Ю. Пузаченко, А. К. Агаджанян // Зоологический журнал. – 2003. – Том 82. – № 7. – С. 839–851.

114. Лавров А. С., Потапенк, Л. М. Неоплейстоцен северо-востока Русской равнины / А. С. Лавров, Л. М. Потапенко. – М.: Аэрогеология, 2005. – 222 с.

115. Лавров А. С., Потапенко Л. М. Неоплейстоцен Печорской низменности и Западного Притиманья (стратиграфия, палеогеография, хронология) / А. С. Лавров, Л. М. Потапенко. – М.: Можайский полиграфический комбинат, 2012. – 191 с.

116. Лаврушин Ю. А. Некоторые общие вопросы моренного седиментогенеза / Ю. А. Лаврушин // Процессы континентального литогенеза. – М.: Наука, 1980. – С. 123–135. Тр. ГИН АН СССР. Вып. 350.

117. Лаврушин Ю. А. Строение и формирование основных морен материковых оледенений / Ю. А. Лаврушин. – М.: Наука, 1976. – 237 с.

118. Лаврушин Ю. А., Гептнер А. Р., Голубев Ю. К. Ледовый тип седименто- и литогенеза / Ю. А. Лаврушин, А. Р. Гептнер, Ю. К. Голубев. – М.: Наука, 1986. – 156 с.

119. Лосева Э. И. Извечный вопрос – ледник или море? (на примере изучения разрезов в бассейне р. Морею, Большеземельская тундра) / Э. И. Лосева // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. – 2012. – № 72. – С. 153–162.

120. Лосева Э. И. К вопросу о происхождении отторженцев (по материалам из бассейна р. Цильмы) / Э. И. Лосева // Известия Коми филиала Всесоюзного Географического общества. – 1965. – Выпуск 10. – С. 106–110.

121. Лосева Э. И., Андреичева Л. Н., Дурягина Д. А., Коноваленко Л. А., Кочев В. А. Обоснование возраста плейстоценовых горизонтов Европейского Северо-Востока / Э. И. Лосева [и др.]. – Сер. препринтов "Научные доклады". – Вып.273. – Сыктывкар, 1991. – 27 с.

122. Максимов Ф. Е., Зарецкая Н. Е., Шеботинов В. В., Кузнецов В. Ю., Успенская О. Н., Григорьев В. А., Кукса К. А. Новые возможности радиоизотопного датирования погребенных органогенных четвертичных отложений (на примере разреза Курьядор, долина р. Верхняя Вычегда) / Ф. Е. Максимов [и др.] // ДАН. – 2015. – Том 462. – № 6. – С. 681–685.

123. Малеева А. Г. К методике палеоэкологического анализа териофаун позднего кайнозоя / А. Г. Малеева // История и эволюция современной фауны грызунов СССР. – М., 1983. – С. 146–178.

124. Малеева А. Г. Об особенностях изменения во времени некоторых признаков *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* Pall, и *Microtus oeconomus* Pall. / А. Г. Малеева // Фауна Урала и Европейского Севера. – Свердловск: Изд-во Уральского университета, 1977. – Вып. 4. – С. 25–38.

125. Маркова А. К. Индикаторные виды и экологические группы млекопитающих / А. К. Маркова // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л.н). – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 29–39.

126. Маркова А. К. Морфологические особенности зубов полевок *Arvicola*, *Lagurus*, *Eolagurus* и *Microtus* (Rodentia, Cricetidae) из микулинских местонахождений Русской равнины / А. К. Маркова // Труды ЗИН АН СССР. – 1986. – № 149. – С. 74–97.

127. Маркова А. К., ван Кольфсхотен Т., Бохнкке Ш., Косинцев П. А., Мол И., Пузаченко А. Ю., Симакова А. Н., Смирнов Н. Г., Верпоорте А., Головачев И. Б.

Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л.н). / Маркова А.К. и др. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 556 с.

128. Маркова А. К., Смирнов Н. Г., Китаев Л. М., Косинцев П. А., Хензыхенова Ф. И., Симакова А. Н., Алексеева Н. В., Кожаринов А. В. Зоогеография голоценовых млекопитающих Северной Евразии / А. К. Маркова [и др.] // Известия АН. Серия географическая. – 2001. – №2. – С. 41–49.

129. Маркова Е. А. Оценка сложности щечных зубов полевок (Arvicolinae, Rodentia): ранжированный морфотипический подход / Е. А. Маркова // Зоологический журнал. – 2013. – Том 92. – № 8. – С. 968–980.

130. Марченко Т. И., Дурягина Д. А. Условия формирования голоценовых отложений в бассейнах рек Вычегды и Большой Роговой (по данным диатомового и спорово-пыльцевого анализов) / Т. И. Марченко, Д. А. Дурягина. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1996. – 41 с.

131. Матвеев А. К. Вершины Каменного Пояса: названия гор Урала / А. К. Матвеев. – Челябинск: Южноуральское книжное издательство, 1990. – 288 с.

132. Мейен С. В. Введение в теорию стратиграфии / С. В. Мейен. – М.: Наука, 1989. – 216 с.

133. Методическое руководство по изучению и геологической съемке четвертичных отложений. – М.: Госгеолтехиздат, 1955. – Ч. 2. 486 с.

134. Методическое руководство по изучению и геологической съемке четвертичных отложений. – Л.: Недра, 1987. – 308 с.

135. Методы изучения осадочных пород. Т. 2. – М.: Госгеолтехиздат, 1957. – 564 с.

136. Млекопитающие России: систематико-географический справочник (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. – Т. 52). – Под ред. И. Я. Павлинова и А. А. Лисовского. – М.: Товарищество научн. изданий КМК, 2012. – 707 с.

137. Никифорова Л. Д. Динамика ландшафтных зон голоцена Северо-Востока Европейской части СССР / Л. Д. Никифорова // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. – М.: Наука, 1982. – С. 154–162.

138. Оводов Н. Д. Палеофаунистическое изучение пещер / Н. Д. Оводов // Общие методы изучения истории современных экосистем. – М.: Наука, 1979. – С. 102–128.

139. Овчинникова А. И. Климатические карты / А. И. Овчинникова // Атлас Коми АССР. – М., 1964. – С. 19.

140. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран (звери Восточной Европы и Северной Азии). Т. 7. Microtinae / С. И. Огнев. – Москва, Ленинград: Изд-во АН СССР, 1950. – 380 с.

141. Петров А. Н. Копытный лемминг / А. Н. Петров // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 1. – СПб.: Наука, 1994а. – С. 202–212.

142. Петров А. Н. Мелкие млекопитающие трансформированных и ненарушенных территорий восточноевропейских тундр / А. Н. Петров // Материалы Общего собрания Коми научного центра, посвященного итогам научной и научно-организационной деятельности Коми НЦ УрО РАН за 2001 г. – Сыктывкар, С. – 48–71. (Вестник Коми научного центра УрО РАН. – Вып. 22)

143. Петров А. Н. Обский, или сибирский лемминг / А. Н. Петров // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 1. – СПб.: Наука, 1994б. – С. 213–220.

144. Петров А. Н. Полевка Миддендорфа / А. Н. Петров // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 1. – СПб.: Наука, 1994в. – С. 263–264.

145. Петров А. Н. Узкочерепная полевка / А. Н. Петров // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 1. – СПб.: Наука, 1994г. – С. 236–241.

146. Петров А. Н., Порошин Е. А. Мелкие млекопитающие подзоны южной тайги Европейского Северо-Востока / А. Н. Петров, Е. А. Порошин // Труды Коми НЦ УрО РАН. – Сыктывкар, 2005. – С. 21–29.

147. Плохинский Н. А. Биометрия / Н. А. Плохинский. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.

148. Полежаев Н. М. Ондатра / Н. М. Полежаев // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 1. – СПб.: Наука, 1994. – С. 155–166.

149. Полежаев Н. М. Песец / Н. М. Полежаев // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 2. – СПб.: Наука, 1998. – С. 44–61.

150. Пономарев Д. В. Крупные млекопитающие европейского Северо-Востока в позднем плейстоцене и голоцене / Д. В Пономарев // Сыктывкар, 2001. – 48 с. (Научные доклады / Коми научный центр УрО Российской академии наук. – Вып. 434).

151. Пономарев Д. В. Макротериофауна грота Зверобой (Полярный Урал) / Д. В. Пономарев // Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента. Мат. VIII научн. конф. – Сыктывкар: Геопринт, 1999. – С. 136–141.

152. Пономарев Д. В. Позднеголоценовая фауна крупных млекопитающих Полярного Урала / Д. В. Пономарев // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Матер. молод. конф. – Екатеринбург: изд-во Екатеринбург, 1998. – С. 249–250.

153. Пономарев Д. В., Андреичева Л. Н. Биостратиграфия верхнего неоплейстоцена Европейского Северо-Востока России / Д. В. Пономарев, Л. Н. Андреичева // Известия Коми научного центра УрО РАН. – № 2 (30). – Сыктывкар. – 2017. – С. 61–77.

154. Пономарев Д. В., Исайчев К. И., Бикбаева Г. В., Кряжева И. В. Материалы к родовой диагностике леммингов *Lemmus* и *Myopus* / Д. В. Пономарев [и др.] // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. – 2011. – №11. – С. 6–7.

155. Пономарев Д. В., Косинцев П. А. Значение находки позднеледниковых остатков выхухоли на крайнем северо-востоке Европы для палеогидрологических реконструкций / Д. В. Пономарев, П. А. Косинцев // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы X Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода (г. Москва, 25– сентября 2017 г.). – Москва: Издательство ГИН РАН, 2017. – С. 318-320.

156. Пономарев Д. В., Смирнов Н. Г., Головачев И. Б., Коурова Т. П., Кузьмина Е. А. Фауна мелких млекопитающих из грота Пижма-1 (Средний Тиман) / Д. В. Пономарев [и др.] // Сыктывкарский палеонтологический сборник. – Сыктывкар. – 2005. – № 6. – С. 86–97. (Тр. Ин-та геологии Коми научного центра УрО Российской АН. – Вып. 117).

157. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. – Вып. 33. – Изд-во ВСЕГЕИ, 2002. – С. 36–37.

158. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. – Вып. 38. – СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2008. – С. 121–122.

159. Пузаченко А. Ю. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных,

невозрастная изменчивость самцов / А. Ю. Пузаченко // Зоологический журнал. – 2001. – № 80. – С. 343–357.

160. Пузаченко А. Ю., Маркова А. К. Пространственно-временная динамика разнообразия млекопитающих Европы (поздний плейстоцен – ранний голоцен) / А. Ю. Пузаченко, А. К. Маркова // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л.н). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 275–298.

161. Пыстин А. Н. Красная (сибирская) полевка / А. Н. Пыстин // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 1. – СПб.: Наука, 1994. – С. 173–185.

162. Рековец Л. И. Мелкие млекопитающие антропогена юга Восточной Европы / Л. И. Рековец. – Киев: Наукова Думка, 1994. – 372 с.

163. Рековец Л. И. Новый подвид узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*) из позднеплейстоценовых отложений Украины / Л. И. Рековец // Докл. АН УССР. Сер. Б. – 1978. – № 6. – С. 559–563.

164. Рековец, Л. И. Микротериофауна деснянско-поднепровского позднего палеолита / Л. И. Рековец. – Киев: Наукова Думка, 1985. – 166 с.

165. Решение 2-го Межведомственного стратиграфического совещания по четвертичной системе Восточно-Европейской платформы (Ленинград-Полтава-Москва, 1983 г.) с региональными стратиграфическими схемами / Под ред. И. И. Краснова, Е. П. Зарриной. – Л., 1986. – 156 с.

166. Силаев В. И., Пономарев Д. В., Симакова Ю. С., Шанина С. Н., Смолева И. В., Тропников Е. М., Хазов А. Ф. Современные исследования ископаемого костного детрита: палеонтология, минералогия, геохимия / В. И. Силаев [и др.] // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. –2016. – № 5. – С. 19–31.

167. Симакова А. Н., Пузаченко А. Ю. Растительность в максимальное похолодание последнего оледенения (<=24,0 – >=17,0 тыс. л. н.) / А. Н. Симакова, А. Ю. Пузаченко // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л.н). – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008а. – С. 315–341.

168. Симакова А. Н., Пузаченко А. Ю. Растительность в период межстадиальных потеплений бёллинг-аллерёд (<12,4 – ≥10,9 тыс. л.н.) / А. Н. Симакова, А. Ю.

Пузаченко // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л.н). – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008б. – С. 369–395.

169. Симакова А. Н., Пузаченко А. Ю. Растительность в позднеледниковье (LGT) (<17,0 – >=12,4 тыс. л.н.) / А. Н. Симакова, А. Ю. Пузаченко // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л.н). – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008в. – С. 342–368.

170. Симакова А. Н., Пузаченко А. Ю. Растительность в раннем голоцене (пребореальный и бореальный периоды) (PB–BO) (<10,2 – >=8,0 тыс. л.н.) / А. Н. Симакова, А. Ю. Пузаченко // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л.н). – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008г. – С. 415–445.

171. Смирнов Н. Г. Биология на Урале: от В.Н. Татищева до наших дней. Учебное пособие к курсу «История и методология биологии. Региональный аспект» / Н. Г. Смирнов. – Екатеринбург: изд-во Академкнига, 2006. – 148 с.

172. Смирнов Н. Г. Грызуны Урала и прилегающих территорий в позднем плейстоцене и голоцене: автореф. дис... докт. биол. наук: 03.00.08. – Екатеринбург, 1994. – 58 с.

173. Смирнов Н. Г. Динамика видов и их комплексов как предмет исследований исторической экологии / Н. Г. Смирнов // Экология. – 2006. – № 6. – С. 452–457.

174. Смирнов Н. Г. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале Н. Г. Смирнов // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 209–219.

175. Смирнов Н. Г. Историческая экология: между повседневностью и вечностью, или поиск решений на перекрестке проблем / Н. Г. Смирнов // Известия Уральского государственного Университета им. А.М. Горького. – 2002. – № 23(12). – С. 84–98.

176. Смирнов Н. Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене / Н. Г. Смирнов. – Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1993. – 62 с.

177. Смирнов Н. Г. Новое в четвертичной палеотериологии Европейского северо-востока / Н. Г. Смирнов // Геология и минеральные ресурсы Европейского Северо-Востока России. Материалы XIII Геологического съезда Республики Коми. – Т. 2. – Сыктывкар: Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, 1999. – С. 286–288.

178. Смирнов Н. Г. О подходах к исследованию исторической динамики животного населения мелких млекопитающих / Н. Г. Смирнов // Новейшие археозоологические исследования в России: К столетию со дня рождения В.И.Цалкина. – М.: Языки славянской культуры, 2004. – С. 57–80.

179. Смирнов Н. Г. Очерк развития четвертичной палеозоологии на Урале / Н. Г. Смирнов // Четвертичная палеозоология на Урале: Сб. научных трудов. – Екатеринбург.: Изд-во Уральского университета, 2003. – С. 24–54.

180. Смирнов Н. Г. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии / Н. Г. Смирнов // Вековая динамика биогеоценозов. Доклады на X ежегодном чтении памяти академика В.Н. Сукачева. – М.: Наука, 1992. – С. 17–36.

181. Смирнов Н. Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене / Н. Г. Смирнов // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Сб. науч. тр. – Екатеринбург, 1996. – С. 39–83.

182. Смирнов Н. Г. Скорость морфологических изменений в популяциях как одна из характеристик хронологической структуры эволюционного процесса / Н. Г. Смирнов // V Всерос. популяционный семинар «Популяция, сообщество, эволюция». – Ч. 2. – Казань: Новое знание, 2002. – С. 190–210.

183. Смирнов Н. Г., Андреичева Л. Н., Корона О. М., Зиновьев Е. В., Головачев И. Б., Павлов П. Ю., Хуфтхаммер А.-К. Материалы к характеристике биоты Приуральской Субарктики в голоценовом оптимуме / Н. Г. Смирнов [и др.] // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. – Екатеринбург, 1999. – С. 23–60.

184. Смирнов Н. Г., Большаков В. Н. Неравномерность темпов усложнения зубной системы копытных леммингов / Н. Г. Смирнов, В. Н. Большаков // ДАН. – 1985. – Т. 281. – № 4. – С. 1017–1020.

185. Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Бородин А. В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири / Н. Г. Смирнов, В. Н. Большаков, А. В. Бородин. – М.: Наука, 1986. – 145 с.

186. Смирнов Н. Г., Большаков В. Н., Косинцев П. А., Панова Н. К., Коробейников Ю. И., Ольшванг В. Н., Ерохин Н. Г., Быкова Г. В. Историческая экология животных гор Южного Урала / Н. Г. Смирнов [и др.]. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – 244 с.

187. Смирнов Н. Г., Вотяков С. Л., Садыкова Н. О., Киселева Д. В., Щапова Ю. В. Физико-химические характеристики ископаемых костных остатков млекопитающих и проблема оценки их относительного возраста. Часть 1. Термический и масс-спектрометрический элементный анализ / Н. Г. Смирнов [и др.]. – Екатеринбург: Гощицкий, 2009. – 118 с.

188. Смирнов Н. Г., Головачев И. Б., Бачура О. П., Кузнецова И. А., Чепраков М. И. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии / Н. Г. Смирнов [и др.] // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. – Челябинск: Рифей, 1997. – С. 60–90.

189. Смирнов Н. Г., Косинцев П. А., Кузьмина Е. А., Изварин Е. П., Кропачева Ю. Э. Экология четвертичных млекопитающих на Урале / Н. Г. Смирнов [и др.] // Экология. – 2014. – № 6. – С. 403–409.

190. Смирнов Н. Г., Кузьмина Е. А., Головачев И. Б., Фадеева Т. В. Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.) в динамике зональных сообществ грызунов Северной Евразии / Н. Г. Смирнов [и др.] // Экология. – 2007. – № 2. – С. 117–123.

191. Смирнов Н. Г., Пономарев Д. В. Новое о прошлом распространении выхухоли (*Desmana moschata* L.) / Н. Г. Смирнов, Д. В. Пономарев // ДАН. – 2007. – Т. 414. – № 1. – С. 140–141.

192. Смирнов Н. Г., Садыкова Н. О. Источники погрешностей при фаунистических реконструкциях в четвертичной палеозоологии / Н. Г. Смирнов, Н. О. Садыкова // Четвертичная палеозоология на Урале. – Екатеринбург: издательство Уральского университета, 2003. – С. 98–115.

193. Смирнов Н. Г., Федоров В. Б. Копытные лемминги голарктики: следы расселения в связи с историей арктической биоты / Н. Г. Смирнов, В. Б. Федоров // Экология. – 2003. – № 5. – С. 370–376.

194. Сокольский С. М. Обыкновенная белка / С. М. Сокольский // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 1. – СПб.: Наука, 1994. – С. 102–117.

195. Соловьев В. А. Водяная полевка / В. А. Соловьев // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 1. – СПб.: Наука, 1994. – С. 224–235.

196. Струкова Т. В. Степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall.) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.) в четвертичных фаунах Среднего и Южного Зауралья: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.08. – Екатеринбург, 2003. – 24 с.

197. Сурова Т. Г., Троицкий Л. С., Пуннинг Я. М. Палеогеография и абсолютная хронология голоцена Полярного Урала / Т. Г. Сурова, Л. С. Троицкий, Я. М. Пуннинг // Известия Академии Наук Эстонской ССР. – 1975. – № 2. – Т. 24. – С. 152–159.

198. Тесаков А. С. Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). (Тр. ГИН РАН. Вып. 554) / А. С. Тесаков. – Москва: Наука, 2004. – 247 с.

199. Тесаков А. С., Титов В. В., Сотникова М. В., Бондарев А. А., Симакова А. Н., Фролов П. Д. Обновленная биохронологическая схема квартера Восточной Европы и Западной Азии / А. С. Тесаков [и др.] // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы X Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Москва 25–29 сентября 2017 г. – М.: ГЕОС, 2017. – С. 422–424.

200. Тесаков А. С., Форонова И. В., Титов В. В., Вангенгейм Э. А., Байгушева В. С., Бородин А. В., Никольский П. А., Сотникова М. В., Яковлев А. Г. Комплексы млекопитающих четвертичного периода: биохроны как основа трансконтинентальных корреляций / А. С. Тесаков [и др.] // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Мат. 6 Всеросс. совещ. по изуч. четверт. периода (г. Новосибирск, 19–23 октября, 2009 г.). – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – С. 581–582.

201. Троицкий С. Л. Современный антигляциализм. Критический очерк / С. Л. Троицкий. – М.: Наука, 1975. – 163 с.

202. Турьева В. В., Балибасов В. П. К характеристике фауны мелких млекопитающих северной тайги / В. В. Турьева, В. П. Балибасов // Фауна и экология птиц и млекопитающих европейского Северо-Востока СССР. – Сыктывкар, 1982. – С. 67–73.

203. Турьева В. В., Воронин Р. Н., Естафьев А. А., Новожилова Н. Н., Полежаев Н. М., Юшков В. Ф. Распределение и численность животных Тиманской тайги / В. В.

Турьева [и др.] // Экологические исследования природных ресурсов севера Нечерноземной зоны. – Сыктывкар, 1977. – С. 85–97.

204. Фадеева Т. В. Пространственно-временная морфологическая изменчивость выборок первых нижнекоренных зубов полевок-экономок (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776) Урала / Т. В. Фадеева // Систематика, палеонтология и филогения грызунов. – Тр. ЗИН РАН. – 2005. – Т. 306. – С. 180–201.

205. Фадеева Т. В., Смирнов Н. Г. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене / Т. В. Фадеева, Н. Г. Смирнов. – Екатеринбург: Гощицкий, 2008. – 172 с.

206. Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 1. – СПб. Наука, 1994. – 280 с.

207. Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Часть 2. – СПб. Наука, 1998. – 285 с.

208. Чепраков М. И. Возрастная изменчивость формы жевательной поверхности коренных зубов желтобрюхого лемминга / М. И. Чепраков // Экология, человек и проблемы охраны природы: Тез. докл. науч.-практич. конф. молодых ученых и специалистов. – Свердловск, 1983. – С. 107–109.

209. Чепраков М. И. Изменчивость формы жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенных леммингов (*Lemmus*) / М. И. Чепраков // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. – 2010. – № 1 (64). – С. 75–82.

210. Черных И. И., Малеева А. Г. Узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*) из состава позднеплейстоценовой «смешанной фауны» юга Тюменской области / И. И. Черных, А. Г. Малеева // Фауна Урала и пути ее реконструкции. – Свердловск, 1971. – С. 15–35.

211. Чочиа Н. Г., Евдокимов С. П. Палеогеография позднего кайнозоя восточной Европы и Западной Сибири / Н. Г. Чочиа, С. П. Евдокимов. – М.: Изд-во Моск. университета, 1993. – 248 с.

212. Чувардинский В. Г. О ледниковой теории. Происхождение образований ледниковой формации / В. Г. Чувардинский. – Апатиты: “Мурмангеолком”. ОАО “Центрально-Кольская экспедиция”, 1998. – 302 с.

213. Чувардинский В. Г. Четвертичный период. Новая геологическая концепция / В. Г. Чувардинский. – Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 2012. – 179 с.

214. Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных к условиям существования в Субарктике. Т. I: Млекопитающие / С. С. Шварц. –Свердловск, 1963. – 132 с. (Труды Ин-т биологии УФАН СССР. – Вып. 33).

215. Шик С. М. Горизонты неоплейстоцена Центра Европейской России: сопоставление со ступенями стратиграфической шкалы. Стратотипы и гипостратотипы / С. М. Шик // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. – 2014. – № 73. – С. 52–62.

216. Яхимович В. Л. Об абсолютном возрасте аналогов молого-шекснинских отложений в Предуралье / В. Л. Яхимович // Материалы Всесоюзного совещания по проблемам «Вариации содержания радиоуглерода в атмосфере Земли и радиоуглеродное датирование» (Вильнюс, 22-24 ноября 1971 г.). – Вильнюс: Изд-во Ин-та ботаники АН ЛитССР и Ленинградского физ.-тех. ин-та АН СССР, 1971. – С. 233–236.

217. Abramson N. I., Kostygov A. Yu., Gambaryan N. G. Phylogeography of narrow-skulled vole (*Microtus gregalis*, Cricetidae, Rodentia) inferred from the variation of mitochondrial cyt b and a number of nuclear genes / N. I. Abramson, A. Yu. Kostygov, N. G. Gambaryan // Hystrix Italian Journal of Mammalogy (n.s.). – 2006. – supp. – P. 155–156.

218. Abramson N. I., Kostygov A. Yu., Rodchenkova E. N. The taxonomy and phylogeography of Palaeoarctic true lemming (*Lemmus*, Cricetidae, Rodentia): new insights from cyt b data / N. I. Abramson, A. Yu. Kostygov, E. N. Rodchenkova // Russian Journal of Theriology. – 2008. – Vol. 7 (1). – P. 17–23.

219. Abramson N. I., Nadachowski A. Revision of fossil lemmings (Lemminae) from Poland with special reference to the occurrence of *Synaptomys* in Eurasia / N. I. Abramson, A. Nadachowski // Acta Zoologica Cracovencia. – 2001. – Vol. 44 (1). – P. 65–77.

220. Abramson N. I., Smirnov N. G., Tikhonova E. P. Morphological studies on collared lemmings (Rodentia, Arvicolidae, *Dicrostonyx*) from Bolshevik Island of the Severnaya Zemlya Archipelago, with notes on evolution and taxonomic position / N. I. Abramson, N. G. Smirnov, E. P. Tikhonova // Russian Journal of Theriology. – 2004. – Vol. 3 (2). – P. 63–70.

221. Abramson N. I., Tikhonova E. P. Morphometric variation in collared lemming (Rodentia, Arvikolinae, *Dicrostonyx*) in the Eurasian Arctic in relation to karyotype and

mitochondrial DNA diversity / N. I. Abramson, E. P. Tikhonova // Russian Journal of Theriology. – 2002. Vol. 1 (2). – P. 125–132.

222. Andreev A., Manley W., Ingólfsson Ó., Forman S.Environmental changes on Yugorski Peninsula, Kara Sea, Russia, during the last 12,800 radiocarbon years / A. Andreev [et al.] // Global and Planetary Change. – 2001. – Vol. 31.– P. 255–264.

223. Andrews P. Owls, Caves and Fossils: predation, preservation and accumulation of small mammal- bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-Sub-Mendip, Somerset, U.K / P. Andrews. – Chicago: Univ. of Chicago Press, 1990. – 239 p.

224. Anscombe F. J. The transformation of poisson, binomial and negative-binomial data / F. J. Anscombe // Biometrika. – 1948. – Vol. 35 (3/4). – P. 246–254.

225. Astakhov V. I. Pleistocene glaciations of northern Russia – a modern view / V. I. Astakhov // Boreas. – 2012. – Vol. 42 (1). – P. 1–24.

226. Astakhov V. I. The postglacial Pleistocene of the northern Russian mainland / V. I. Astakhov // Quaternary Science Reviews. – 2014. – Vol. 92. – P. 388–408.

227. Baca M., Nadachowski A., Lipecki G., Mackiewicz P., Marciszak A., Popović D., Socha P., Stefaniak K., Wojtal P. Impact of climatic changes in the Late Pleistocene on migrations and extinction of mammals in Europe: four case studies / M. Baca [et al.] // Geological Quarterly. – 2017. – Vol. 61 (2). – P. 291–304.

228. Bannikova A. A. Lebedev V. S., Lissovsky A. A., Matrosova V., Abramson N. I., Obolenskaya E. V., Tesakov A. S. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial cytb sequence / A. A. Bannikova [et al.] // Biological J. Linnean Society. – 2010. – Vol. 99. – P. 595–613.

229. Bennett K. D., Provan J. What do we mean by ‘refugia’? / K. D. Bennett, J. Provan // Quaternary Science Reviews. – 2008. – Vol. 27. – P. 2449–2455.

230. Binney H., Willis K., Edwards M., Bhagwat S., Anderson P., Andreev A., Blaauw M., Damblon F., Haesaerts P., Kienast F., Kremenetski K., Krivonogov S., Lozhkin A., MacDonald G., Novenko E., Oksanen P., Sapelko T., Valiranta M., Vazhenina L. The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database / H. Binney [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2009. – Vol. 28. – P. 2445–2464.

231. Blockley S. P. E., Lane C. S., Hardiman M., Rasmussen S. O., Seierstad I. K., Steffensen J. P., Svensson A., Lotter A. F., Turney C. S. M., Ramsey C. B. Synchronisation of palaeoenvironmental records over the last 60,000 years, and an extended INTIMATE event stratigraphy to 48,000 b2k / S. P. E. Blockley [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2012. – Vol. 36. – P. 2–10.

232. Bogićević K., Nenadić D., Mihailović D. Late Pleistocene voles (Arvicolinae, Rodentia) from the Baranica Cave (Serbia) / K. Bogićević, D. Nenadić, D. Mihailović // Geologica Carpathica. – 2012. – Vol. 63(1). P. 83–94.

233. Boismier W. A. The archaeological assemblages of animals and lithics / W. A. Boismier // Neanderthals Among Mammoths. Excavations at Lynford Quarry. – Norfolk: English Heritage, 2012. – P. 157–282.

234. Boulton G. S., Dongelmans P., Punkari M., Broadgate M. Palaeoglaciology of an ice sheet through a glacial cycle: the European ice sheet through the Weichselian / G. S. Boulton [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2001. – Vol. 20. – P. 591–625.

235. Brace S., Palkopoulou E., Dalén L., Lister A.., Miller R., Otte M., Germonpré M., Blockley S. P. E., Stewart J. R., Barnes I. Serial population extinctions in a small mammal indicate Late Pleistocene ecosystem instability / S. Brace [et al.] // PNAS. – 2012. – Vol. 109 (50). – P. 20532–20536.

236. Brunhoff C., Galbreath K. E., Fedorov V. B., Cook J. A., Jaarola M. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes / C. Brunhoff [et al.] // Molecular Ecology. – 2003. – Vol. 12 (4). – P. 957–968.

237. Chaline J., Brunet-Lecomte P., Kaikusalo A., Martin F., Brochet G. Discrimination de la morphologic dentaire de *Lemmus lemmus* et *Myopus schisticolor* (Arvicolidae, Rodentia) par l'analyse multivariée / J. Chaline [et al.] // Mammalia. – 1988. – Vol. 52 (2). – P. 259–273.

238. Chaline J., Graf J.-D. Phylogeny of the Arvicolidae (Rodentia): biochemical and paleontological evidence / / J. Chaline, J.-D. Graf / Journal of Mammalogy. – 1988. – Vol. 69 (1). – P. 2–32.

239. Chaline J., Les Rongeurs du Pléistocène Moyen et Supérieur de France (Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie) / J. Chaline. – Paris: Cahiers de Paléontologie. Éd. du CNRS, 1972. – 410 p.

240. Cohen K. M., Gibbard P. Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years. Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy) / K. M. Cohen, P. Gibbard. – 2011. Cambridge, England.

241. Corbet G. B. The mammals of the Palaearctic region: A taxonomic review / G. B. Corbet. – London: Cornell University Press, 1978. – 314 p.

242. Dahl-Jensen D. [et al.] Eemian interglacial reconstructed from a Greenland folded ice core / D. Dahl-Jensen [et al.] // Nature. – 2013. – Vol. 493. – P. 489–494.

243. Davison M. L., Jones L. E. (eds.) Special issue: multidimensional scaling and its applications / M. L. Davison, L. E. Jones // Applied Psychological Measurement. – 1983. – Vol. 7. – P. 373–514.

244. Demidov I. N., Houmark-Nielsen M., Kjær K. H., Larsen E. The last Scandinavian Ice Sheet in northwestern Russia: ice flow patterns and decay dynamics / I. N. Demidov [et al.] // Boreas. – 2006. – Vol. 35. – P. 425–443.

245. Fedorov, V., Fredga, K., Jarrel, G. Mitochondrial DNA variation and evolutionary history of chromosome races of collared lemmings (*Dicrostonyx*) in the Eurasian Arctic / V. Fedorov, K. Fredga, G. Jarrel // Journal of Evolutionary Biology. – 1999. – Vol. 12 (1). – P. 134–145.

246. Fredga K. Fedorov V. B., Jarrell G. H., Jonsson L. Genetic diversity in Arctic Lemmings / K. Fredga [et al.] // AMBIO. – 1999. – Vol. 28 (3). – P. 261–269.

247. Gingerich P. D. Rates of evolution: effects of time and temporal scaling / P. D. Gingerich // Science. – 1983. – Vol. 222. – P. 159–161.

248. Golovachov I. B., Smirnov N. G. The Late Pleistocene and Holocene rodents of the Pre-Urals Subarctic / // Quaternary International. 2009. Vol. 201. P. 37–42.

249. Graham R. W., Lundelius Jr. E. L., Graham M. A., Schroeder E. K., Toomey III R. S., Anderson E., Barnosky A. D., Burns J. A., Churcher C. S., Grayson D. K., Guthrie R. D., Harington C. R., Jefferson G. T., Martin L. D., McDonald H. G., Morlan R. E., Semken Jr. H. A., Webb S. D., Werdelin L., Wilson M. C. Spatial response of mammals to Late Quaternary environmental fluctuations / R. W. Graham [et al.] // Science. New Series. – 1996. – Vol. 272. – No. 5268. – P. 1601–1606.

250. Green R. F., Suchey M. J. The use of inverse sine transformations in the analysis of nonmetric cranial data / R. F. Green, M. J. Suchey // American Journal of Physical Anthropology. – 1976. – Vol. 45 (1). – P. 61– 68.

251. Hartman S. E. Geographical variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits / S. E. Hartman // Journal of Mammalogy. – 1980. – Vol. 61. – P. 436–448.

252. Hutcheson K. A test for comparing diversities based on the Shannon formula / K. Hutcheson // Journal of Theoretical Biology. – 1970. – Vol. 29. – P. 151−154.

253. IUCN. Red List of Threatened Species. [электронный ресур]. – 2017. – Version 2017-1. Режим доступа: www.iucnredlist.org.

254. Jaarola M., Searle J. B. Phylogeography of field vole (*Microtus agrestis*) in Eurasia inferred from mitochondrial DNA sequences / M. Jaarola, J. B. Searle // Molecular Ecology. – 2002. – Vol. 11 (12). – P. 2613–2621.

255. James F. C., McCulloch Ch. E. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? / F. C. James, Ch. E. McCulloch // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 1990. – Vol. 21. – P. 129–166.

256. Jarrell G. H., Fredga K. How many kinds of lemmings? A taxonomic overview / G. H. Jarrell, K. Fredga // N. C. Stenseth, R. A. Ims (eds). The Biology of Lemmings / G. H. Jarrell, Fredga. – London: Academic Press, 1993. – P. 45–57.

257. Jernvall J., Jung H.-S. Genotype, phenotype, and developmental biology of molar tooth characters / J. Jernvall, H.-S. Jung // Yearbook of physical anthropology. – 2000. – Vol. 43. – P. 171–190.

258. Jernvall J., Thesleff I. Tooth shape formation and tooth renewal: evolving with the same signals / J. Jernvall, I. Thesleff // Development. – 2012. – Vol. 139. – P. 3487–3497.

259. Jolicoeur P. The multivariate generalization of the allometry equation / P. Jolicoeur // Biometrics. – 1963. – Vol. 19 (3). – P. 497–499.

260. Kaakinen A., Eronen M. Holocene pollen stratigraphy indicating climatic and tree line changes derived from a peat section at Ortino, in the Pechora lowland, northern Russia / A. Kaakinen, M. Eronen // The Holocene. – 2000. – Vol. 10. – P. 611–620.

261. Klimowicz M., Socha P., Nadachowsk, A. Rodents as indicators of a steppe biome development in Late-Middle Pleistocene of Poland / M. Klimowicz, P. Socha, A. Nadachowski // The Quaternary of the Urals: global trends and Pan European Quaternary records. International conference INQUA-SEQS. Ekaterinburg, 2014. – P. 55–58.

262. Klingenberg C. P. Multivariate allometry / C. P. Klingenberg // Marcus L. F., Corti M., Loy A., Naylor G. J. P., Slice D. E. (Eds.). Advances in morphometrics. – New York: Plenum Press, 1996. – P. 23–49.

263. Koenigswald von W., Martin L. D. Revision of the fossil and recent Lemminae (Rodentia, Mammalia) / W. von Koenigswald, L. D. Martin // R.M. Mengel (Ed.). Papers in Vertabrate Paleontology Honoring Robert Warren Wilson. – Carnegie Museum of Natural History Special Publication, 1984. – P. 122–137.

264. Kosintsev P. A. Late Pleistocene large mammal faunas from the Urals / P. A. Kosintsev // Quaternary International. – 2007. – Vol. 160. – P. 112–120.

265. Kremenetski C. V., Sulerzhitsky L. D., Hantemirov R. M. Holocene history of the northern range limits of some trees and shrubs in Russia / C. V. Kremenetski, L. D. Sulerzhitsky R. M. Hantemirov // Arctic and Alpine Research. – 1998. – Vol. 30. – P. 317–333.

266. Kruskal B. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis / B. Kruskal // Psychometrika. – 1964. – Vol. 29 (1). – P. 1–27.

267. Kullman L. Early postglacial appearance of tree species in northern Scandinavia: review and perspective / L. Kullman // Quaternary Science Reviews. – 2008. – Vol. 27. – P. 2467–2472.

268. Kultti S., Väliranta M., Sarmaja-Korjonen K., Solovieva N., Virtanen T., Kauppila T., Eronen M. Palaeoecological evidence of changes in vegetation and climate during the Holocene in the pre-Polar Urals, Northeast European Russia / S. Kultti [et al.] // Journal of Quaternary Science. – 2003. – Vol.18 (6). – P. 503–520.

269. Kuznetsova I. A. Revision of Eurasian representatives of genus *Lemmus* Link, 1785 / I. A. Kuznetsova // J. Gurnell (Ed.). Abstracts of the Second European Congress of Mammalogy. – 1995. – Southampton, Southampton University. – P. 46.

270. Lagerholm V. K., Sandoval-Castellanos E., Ehrich D., Abramson N. I., Nadachowski A., Kalthoff D. C., Germonpré M., Angerbjörn A., Stewart J. R., Dalén L. On of the origin of Norwegian lemming / V. K. Lagerholm [et al.] // Molecular Ecology. – 2014. – Vol. 23. – No. 8. – P. 2060–2071.

271. Latalowa M., van der Knaap W. O. Late Quaternary expansion of Norway spruce Picea abies (L.) Karst. in Europe according to pollen data / M. Latalowa, W. O. van der Knaap // Quaternary Science Reviews. – 2006. – Vol. 25. – P. 2780–2805.

272. Lepiksaar J. The Holocene history of theriofauna in Fennoscandia and Baltic countries / J. Lepiksaar // Striae. – 1986. – Vol. 24. – P. 51–70.

273. Lisiecki L. E., Raymo M. E. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic δ18O records [электронный ресурс] / L. E. Lisiecki, M. E. Raymo // Paleoceanography. 2005. – 20. PA1003. Режим доступа: doi:10.1029/2004PA001071.

274. Lissovsky A. A., Obolenskaya E. V., Petrova T. V. Morphological and genetic variation of narrow-headed voles *Lasiopodomys gregalis* from South-East Transbaikalia / A. A. Lissovsky, E. V. Obolenskaya, T. V. Petrova // Russian Journal of Theriology. – 2013. – Vol. 12 (2). – P. 83–90.

275. Lowe J. J., Rasmussen S. O., Bjorck S., Hoek W. Z., Steffensen J. P., Walker M. J. C., Yu Z. C. Synchronisation of palaeoenvironmental events in the North Atlantic region during the Last Termination: a revised protocol recommended by the INTIMATE group / J. J. Lowe [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2008. – Vol. 27. – P. 6–17.

276. Lyså A., Jensen M. A., Larsen E., Fredin O., Demidov I. N. Ice-distal landscape and sediment signatures evidencing damming and drainage of large pro-glacial lakes, northwest Russia / A. Lyså // Boreas. – 2011. – Vol. 40. – P. 481–497.

277. Mangerud J., Svendsen J. I., Astakhov V. I. Age and extent of the Barents and Kara ice sheets in Northern Eurasia / J. Mangerud, J. I. Svendsen, V. I. Astakhov // Boreas. – 1999. – Vol. 28. – P. 46–80.

278. Markova E. A., Smirnov N. G., Kourova T. P., Kropacheva Yu. E., Ontogenetic variation in occlusal shape of evergrowing molars in voles: an intravital study in *Microtus gregalis* Pall. (Arvicolinae, Rodentia) / E. A. Markova [et al.] // Mammalian Biology. – 2013. – Vol. 78. – P. 251 – 257.

279. Mayhew D. F. Avian predators as accumulators of fossil mammal material / D. F. Mayhew // Boreas. – 1977. – Vol. 6. – No 1. – P. 25–31.

280. Meulen A. J. van der. Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Pegalia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus* (Arvicolidae, Rodentia) / A. J. van der Meulen // Quaternaria. 1973. Vol. 17. P. 1–144.

281. Musser G. G., Carleton M. D. Family Muridae / G. G. Musser, M. D. Carleton // Wilson D. E., Reeder D. M. (eds). Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference, 2nd ed. – Washington (D.C.): Smithsonian Institution Press, 1993. – P. 501–756.

282. Musser G. G., Carleton M. D. Superfamily Muroidea / G. G. Musser, M. D. Carleton // Wilson D.E., Reeder D.M. (Eds.). Mammal Species of the World: a Taxonomic and

Geographic Reference. Third Edition. – Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2005. – P. 894–1531.

283. Nadachowski A. Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles / A. Nadachowski. – Warszawa, Krakow: Panstwowe wydawnictwo naukowe, 1982. – 110 pp.

284. Novenko E. Yu., Volkova E. M., Nosova N. B., Zuganova I.S. Late Glacial and Holocene landscape dynamics in the southern taiga zone of East European Plain according to pollen and macrofossil records from the Central Forest State Reserve (Valdai Hills, Russia) / E. Yu. Novenko [et al.] // Quaternary International. – 2009. – Vol. 207. – P. 93–103.

285. Oksanen T., Oksanen L., Dahlgren J., Olofsson J. Arctic lemmings, *Lemmus* spp. and *Dicrostonyx* spp.: integrating ecological and evolutionary perspectives / T. Oksanen [al et.] // Evolutionary Ecology Research. – 2008. –Vol. 10. – P. 415–434.

286. Palkopoulou E., Baca M., Abramson N. I., Sablin M., Socha P., Nadachowski A., Prost S., Germonpré M., Kosintsev P., Smirnov N. G., Vartanyan S., Ponomarev D., Nyström J., Nikolskiy P., Jass C. N., Litvinov Y. N., Kalthoff D. C., Grigoriev S., Fadeeva T., Douka A., Higham T. F. G., Ersmark E., Pitulko V., Pavlova E., Stewart J. R., Węgleński P., Stankovic A., Dalén L. Synchronous genetic turnovers across Western Eurasia in Late Pleistocene collared lemmings / E. Palkopoulou [et al.] // Global Change Biology. – 2016. – V. 22. – Issue 5. – P 1710–1721.

287. Paus A., Svendsen J. I., Matiouchkov A. Late Weichselian (Valdaian) and Holocene vegetation and environmental history of the northern Timan Ridge, European Arctic Russia / A. Paus, J. I. Svendsen, A. Matiouchkov // Quaternary Science Reviews. – 2003. – Vol. 22. – P. 2285–2302.

288. Petrova T. V., Zakharov E. S., Samiya R., Abramson N. I. Phylogeography of the narrow-headed vole *Lasiopodomys* (*Stenocranius*) *gregalis* (Cricetidae, Rodentia) inferred from mitochondrial cytochrome b sequences: an echo of Pleistocene prosperity / T. V. Petrova [et al.] // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2015. – Vol. 53 (2). – P. 97–108.

289. Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections / E. C. Pielou // Journal of Theoretical Biology. – 1966. – Vol. 13. – P. 131–144.

290. Ponomarev D., Puzachenko A. Changes in the morphology and morphological diversity of the first lower molar of narrow-headed voles (*Microtus gregalis*, Arvicolinae, Rodentia) from northeastern European Russia since the Late Pleistocene / D. Ponomarev, A. Puzachenko // Quaternary International. – 2017. – Vol. 436. – P. 239–252.

291. Ponomarev D., Puzachenko A. Evolution of occlusal shape of the first and second upper molars of Middle-Late Pleistocene collared lemmings (*Dicrostonyx*, Arvicolinae, Rodentia) in northeast European Russia / D. Ponomarev, A. Puzachenko // Boreas. – 2015. – Vol. 44. – P. 741–759.

292. Ponomarev D., Puzachenko A. Isaychev K. Morphotypic variability of masticatory surface pattern of molars in the recent and Pleistocene *Lemmus* and *Myopus* (Rodentia, Cricetidae) of Europe and Western Siberia / D. Ponomarev, A. Puzachenko, K. Isaychev // Acta Zoologica (Stockholm). – 2015. – Vol. 96. – Issue 1. – P. 14–29.

293. Ponomarev D., Puzachenko A., Bachura O., Kosintsev P., van der Plicht J. Mammal fauna during the Late Pleistocene and Holocene in the far northeast of Europe / D. Ponomarev [et al.] // Boreas. – 2013. – Vol. 42. – Issue 3. – P. 779–797.

294. Ponomarev D., van Kolfschoten T., van der Plicht J., Kosintsev P. Lateglacial desman discovered in Sed'yu-1 (Komi Republic, Russia), a site in the far northeast of Europe / D. Ponomarev [et al.] // Quaternary International. – 2015. – Vol. 378. – P. 88–98.

295. Prost S., Smirnov N., Fedorov V. B., Sommer R.S., Stiller M., Nagel D., Knapp M., Hofreiter M. Influence of Climate Warming on Arctic Mammals? New Insights from Ancient DNA. Studies of the Collared Lemming *Dicrostonyx torquatus*: [электронный ресурс] / S. Prost [et al.] // PLoS ONE. – 2010. – № 5(5). – e10447: Режим доступа: doi:10.1371/journal.pone.0010447.

296. Provan J., Bennett K. D. Phylogeographical insights into cryptic glacial refugia / J. Provan, K. D. Bennett // Trends in Ecology and Evolution. – 2008. – Vol. 23. – P. 564–571.

297. Rabanus-Wallace M. T., Wooller M. J., Zazula G. D., Shute E., Hope Jahren A., Kosintsev P., Burns J. A., Breen J., Llamas B., Cooper A. Megafaunal isotopes reveal role of increased moisture on rangeland during late Pleistocene extinctions [Электронный ресурс] / M. T. Rabanus-Wallace [et al.] // Nature Ecology & Evolution. – 2017. – 1. 0125. Режим доступа: https://www.nature.com/articles/s41559-017-0125

298. Rasmussen S. O., Andersen K. K., Svensson A. M., Steffensen J. P., Vinther B. M., Clausen H. B., Siggaard-Andersen M. - L., Johnsen S. J., Larsen L. B., Dahl-Jensen D., Bigler M., Röthlisberger R., Fischer H., Goto-Azuma K., Hansson M. E., Ruth U. A new Greenland ice core chronology for the last glacial termination [Электронный ресурс] / S. O. Rasmussen [et al.] // Journal of Geophysical Research. – 2006. – Vol. 111. – Issue. D6. – Режим доступа: doi: 10.1029/2005JD006079.

299. Rasmussen S. O., Bigler M., Blockley S. P., Blunier T., Buchardt S. L., Clausen H. B., Cvijanovic I., Dahl-Jensen D., Johnsen S. J., Fischer H., Gkinis V., Guillevic M., Hoek W. Z., Lowe J., Pedro J. B., Popp T., Seierstad I. K., Peder Steffensen J., Svensson A. M., Vallelonga P., Vinther B. M., Walker M. J.C., Wheatley J. J., Winstrup M. A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Last Glacial period based on three synchronized Greenland ice-core records: refining and extending the INTIMATE event stratigraphy / S. O. Rasmussen [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2014. – Vol. 106. – P. 14–28.

300. Rausch R. L. A review of the distribution of Holarctic Recent mammals / R. L. Rausch // Gressitt J. L. (ed.). Pacific basin biogeography. – Honolulu: Bishop Museum Press, 1963. – P. 29–43.

301. Rausch R. L. On the status of some Arctic mammals / R. L. Rausch // Arctic Journal. – 1953. – № 6 (2). – P. 91–148.

302. Reimer P. J., Baillie M. G. L., Bard E., Bayliss A., Beck J. W., Blackwell P. G., Bronk Ramsey C., Buck C.E., Burr G. S., Edwards R. L., Friedrich M., Grootes P. M., Guilderson T. P., Hajdas I., Heaton T. J., Hogg A. G., Hughen K. A., Kaiser K. F., Kromer B., McCormac F. G., Manning S. W., Reimer R. W., Richards D. A., Southon J. R., Talamo S., Turney C. S. M., van der Plicht J., Weyhenmeyer C. E. IntCal09 and Marine09 radiocarbon age calibration curves, 0 – 50,000 years cal BP / P. J. Reimer // Radiocarbon. – 2009. – Vol. 51. – P. 1111–1150.

303. Saitou N., Nei M. The Neighbor-joining Method: A New Method for Reconstructing Phylogenetic Trees / N. Saitou, M. Nei // Molecular Biology and Evolution. – 1987. – Vol. 4(4). – P. 406–425.

304. Seierstad I. K., Abbott P. M., Bigler M., Blunier T., Bourne A. J., Brook E., Buchardt S. L., Buizert C., Clausen H. B. Cook E., Dahl-Jensen D., Davies S. M., Guillevic M., Johnsen S. J., Pedersen D. S., Popp T. J., Rasmussen S. O., Severinghaus J. P., Svensson

A., Vinther B. M. Consistently dated records from the Greenland GRIP, GISP2 and NGRIP ice cores for the past 104 ka reveal regional millennial-scale $\delta^{18}O$ gradients with possible Heinrich event imprint / I. K. Seierstad [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2014. – Vol. 106. – P. 29–46.

305. Sesé C.,Villa P. Micromammals (rodents and insectivores) from the early Late Pleistocene cave site of Bois Roche (Charente, France): Systematics and paleoclimatology / C. Sesé, P. Villa // Geobios. – 41, 2008. – P. 399–414.

306. Shackleton N. J., Chapman M., Sanchez-Goni M. F., Pailler D., Lancelot Y. The classic marine isotope substage 5e / N. J. Shackleton [et al.] // Quaternary Research. – 2002. – V. 58. – P. 14–16.

307. Silaev V. I., Ponomarev D. V., Kiseleva D. V., Smoleva I. V., Simakova Yu. S., Martirosyan O. V., Vasil'ev E. A., Khazov A. F., Tropnikov E. M. Mineralogical-geochemical characteristics of the bone detritus of Pleistocene mammals as a source of paleontological information / V. I. Silaev [et al.] // Paleontological Journal. – 2017. – Vol. 51. – No. 13. – P. 1395–1421.

308. Sjøvold T. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smith's mean measure of divergence / T. Sjøvold // Ossa. – 1977. – 4. – Supplement 1. – 133 p.

309. Smirnov N. G., Golovachov I. B. Holocene history of small mammals in the Urals / N. G. Smirnov, I. B. Golovachov // Archäologie in Eurasien. – 1999. – Vol. 6. – P. 209–221.

310. Stewart J. R. , Lister A. M., Barnes I., Dalén L. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time / J. R. Stewart [et al.] // Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences. – 2010. – Vol. 277. – P. 661–671.

311. Stewart J. R. The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas / J. R. Stewart // Quaternary Science Reviews. 2008. Vol. 27. P. 2499–2508.

312. Stewart J. R., Cooper A. Ice Age refugia and Quaternary extinctions: An issue of Quaternary evolutionary palaeoecology / J. R. Stewart, A. Cooper // Quaternary Science Reviews. – 2008. – Vol. 27. – P. 2443–2448.

313. Stewart J. R., Lister A. M. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota / J. R. Stewart, A. M. Lister // Trends in Ecology and Evolution. – 2001. – Vol. 16. – P. 608–613.

314. Sutcliffe A. J., Kowalski K. Pleistocene rodents of the British Isles / A. J. Sutcliffe, K. Kowalski // Bulletin of the British Museum (Natural History). Geology. – 1976. – Vol. 27. – P. 31–147.

315. Svendsen J. I., Alexanderson H., Astakhov V. I., Demidov I., Dowdeswell J. A., Funder S., Gataullin V., Henriksen M., Hjort C., Houmark-Nielsen M., Hubberten H. W., Ingólfsson Ó ., Jakobsson M., Kjær K. H., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J. P., Lysså A., Mangerud J., Matioushkov A., Murray A., Möller P., Niessen F., Nikolskaya O., Polyak L., Saarnisto M., Siegert C., Siegert M. J., Spielhagen R. F., Stein R.Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia / J. I. Svendsen [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2004. – Vol. 23. – P. 1229–1271.

316. Svendsen J. I., Heggen H. P., Hufthammer A. K., Mangerud J., Pavlov P., Roebroeks W. Geo-archaeological investigations of Palaeolithic sites along the Ural Mountains – on the northern presence of humans during the last Ice Age / J. I. Svendsen [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2010. – Vol. 29. – P. 3138–3156.

317. Svensson A., Andersen K. K., Bigler M., Clausen H. B., Dahl-Jensen D., Davies S. M., Johnsen J., Muscheler R., Parrenin F., Rasmussen S. O., Rothlisberger R., Seierstad I., Steffensen J. P., Vinther B. M. A 60 000 year Greenland stratigraphic ice core chronology / K. Svensson [et al.] // Climate of the Past. – 2008. – Vol. 4. – P. 47–57.

318. Velichko A. A., Andreev A. A., Klimanov V. A. Climate and vegetation dynamics in the Tundra and Forest Zone during the Late glacial and Holocene / A. A. Velichko, A. A. Andreev, V. A. Klimanov // Quaternary International. – 1997. – Vol. 41/42. – P. 71–96.

319. Velichko A. A., Catto N., Drenova A. N., Klimanov V. A., Kremenetski K. V., Nechaev V. P. Climate changes in East Europe and Siberia at the Late glacial–Holocene transition / A. A. Velichko [et al.] // Quaternary International. – 2002. – Vol. 91. – P. 75–99.

320. Walker M., Johnsen S., Rasmussen S. O., Popp T., Steffensen J.-P., Gibbard P., Hoek W., Lowe J., Andrews J., Björck S., Cwynar L. C., Hughen K., Kershaw P., Kromer B., Litt T., Lowe D. J., Nakagawa T., Newnham R., Schwander J. Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene

using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records / M. J. C. Walker [et al.] // Journal of Quaternary Science. – 2009. – Vol. 24. – P. 3–17.

321. Walker M., Johnsen S., Rasmussen S. O., Steffensen J. P., Popp T., Gibbard P., Hoek W., Lowe J., Bjorck S., Cwynar L., Hughen K., Kershaw P., Kromer B., Litt T., Lowe D. J., Nakagawa T., Newnham R., Schwander J. A proposal for the Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Holocene Series/Epoch (Quaternary System/Period) in the NGRIP ice core / M. J. C. Walker [et al.] // Episodes. – 2008. – Vol. 31. – P. 264–267.

322. Wolhfarth B., Lacourse T., Bennike O. Climatic and environmental changes in north-western Russia between 15,000 and 8000 cal yr BP: a review / B. Wohlfarth [et al.] // Quaternary Science Reviews. – 2007. – Vol. 26. – P. 1871–1883.

323. Zastrozhnov A., Danukalova G., Shick S., van Kolfshoten T. State of stratigraphic knowledge of Quaternary deposits in European Russia: Unresolved issues and challenges for further research / A. Zastrozhnov [et al.] // Quaternary International. – 2018. – Vol. 478. –P. 4–26.

Приложение. Таблица 1 − Матрица дистанций между местонахождениями, вычисленная по средней мере дивергенции (mean measure of divergence - MMD) по морфотипам M1 *Dicrostonyx* (см. Главы 4 и 6)

	Адзьва соврем	Пай-Хой соврем	Шапкина соврем	Кожим-1	Щугер-4, сл 1	Пижма-1	Щугер-4, сл 2-3	Медвежья А	Седью-1	Медвежья Б	Куръядор	Акись	Большая Слуда	Гавриловка
Адзьва соврем	0,0000													
Пай-Хой соврем	-0,0107	0,0000												
Шапкина соврем	-0,0001	-0,0086	0,0000											
Кожим-1	0,0536	0,0776	0,0811	0,0000										
Щугер-4, сл 1	0,0650	0,1032	0,1007	0,0217	0,0000									
Пижма-1	0,1273	0,1565	0,1431	0,0631	0,0105	0,0000								
Щугер-4, сл 2-3	0,0833	0,1217	0,1059	0,0215	-0,0003	0,0158	0,0000							
Медвежья А	0,0278	0,0381	0,0122	-0,0150	0,0373	0,0266	0,0090	0,0000						
Седью-1	0,1249	0,1803	0,1389	-0,0142	-0,0225	-0,0547	-0,0336	-0,0351	0,0000					
Медвежья Б	0,1014	0,1358	0,1214	0,0376	0,0109	-0,0068	0,0084	0,0068	-0,0463	0,0000				
Куръядор	0,0908	0,1053	0,0893	0,0653	0,0072	-0,0154	0,0154	-0,0228	-0,0808	0,0007	0,0000			
Акись	0,2862	0,2660	0,2948	0,1871	0,2021	0,2326	0,2465	0,2104	0,1669	0,2518	0,1593	0,0000		
Большая Слуда	0,2434	0,2211	0,2527	0,1183	0,1734	0,1859	0,1817	0,1539	0,1035	0,1967	0,0999	-0,0214	0,0000	
Гавриловка	0,3092	0,2846	0,3234	0,2049	0,2429	0,2783	0,2852	0,2448	0,2113	0,2920	0,1957	-0,0537	-0,0317	0,0000
Кипиево-2, верх	0,1970	0,2129	0,1810	0,0993	0,0587	0,0166	0,0450	0,0422	-0,0604	0,0343	-0,0538	0,1589	0,0884	0,1942
Лая-2	0,2681	0,2828	0,2571	0,1747	0,1564	0,0636	0,1083	0,1057	-0,0013	0,0820	-0,0028	0,1831	0,1216	0,2215
Лая-3	0,2721	0,2601	0,2674	0,1956	0,1919	0,1896	0,1783	0,1770	0,1135	0,1923	0,0565	0,0499	0,0100	0,0549
Лая-4	0,2498	0,2494	0,2588	0,1855	0,1842	0,2145	0,1889	0,1647	0,1164	0,2024	0,0450	0,0861	0,0884	0,0868
Нижний Двойник	0,1845	0,2017	0,1729	0,1084	0,0861	0,0259	0,0675	0,0318	-0,0420	0,0421	-0,0387	0,1431	0,0963	0,1909
Рябово	0,2094	0,2291	0,2008	0,1222	0,0826	0,0172	0,0551	0,0468	-0,0424	0,0300	-0,0350	0,2206	0,1753	0,2654
Серчейю-1	0,2298	0,2315	0,2407	0,1658	0,1263	0,1578	0,1504	0,1406	0,0701	0,1625	-0,0009	0,0340	0,0352	0,0420
Серчейю-3	0,1967	0,2126	0,2052	0,1092	0,1152	0,0498	0,0866	0,0555	-0,0238	0,0527	-0,0258	0,1783	0,1369	0,2029
Серчейю-4	0,2075	0,2230	0,1991	0,1270	0,0851	0,0307	0,0580	0,0531	-0,0335	0,0493	-0,0318	0,1648	0,1147	0,2042
Серчейю-5	0,2470	0,2633	0,2302	0,1220	0,1254	0,0307	0,0727	0,0603	-0,0442	0,0573	-0,0272	0,1927	0,1287	0,2213
Серчейю-6	0,1728	0,1856	0,1597	0,1283	0,0802	6,6386	0,0358	0,0183	-0,0393	0,0207	-0,0552	0,2265	0,1562	0,2801
Студеная-1, 0-20	0,0701	0,1195	0,1013	0,0163	0,0303	0,0222	0,0234	-0,0230	-0,0417	0,0094	-0,0061	0,2180	0,1454	0,2498
Студеная-5, 80-100	0,1162	0,1582	0,1324	0,0638	0,0291	-0,0146	0,0097	-0,0124	-0,0768	-0,0043	-0,0325	0,2406	0,1857	0,2856
Уньинская	0,1167	0,1581	0,1296	0,0692	0,0471	0,0138	0,0443	0,0033	-0,0570	0,0119	-0,0346	0,2183	0,1724	0,2550
Чулей	0,1664	0,1622	0,1649	0,0495	0,0587	0,0540	0,0749	0,0216	-0,0483	0,0727	-0,0408	-0,0669	-0,0780	-0,0293
Шапкина-1	0,0945	0,1403	0,1436	0,0348	-0,0413	-0,0070	0,0023	0,0275	-0,0583	-0,0031	-0,0177	0,1809	0,1454	0,2295
Шапкина-3	0,2264	0,2561	0,2284	0,1116	0,0647	0,0169	0,0446	0,0859	-0,0689	0,0359	-0,0300	0,1858	0,1189	0,2217
Шапкина-4	0,1727	0,1727	0,1672	0,0859	0,0561	0,0648	0,0636	0,0509	-0,0286	0,0798	-0,0482	-0,0246	-0,0436	0,0221

Продолжение Таблицы 1

Кипиево-2, верх	Лая-2	Лая-3	Лая-4	Нижний Двойник	Рябово	Серчейю-1	Серчейю-3	Серчейю-4	Серчейю-5	Серчейю-6	Студеная-1, 0-20	Студеная-5, 80-100	Уньинская	Чулей	Шапкина-1
0,0000															
-0,0049	0,0000														
0,0560	0,0701	0,0000													
0,0920	0,1269	-0,0620	0,0000												
-0,0232	-0,0142	0,0672	0,1115	0,0000											
-0,0097	0,0043	0,1217	0,1504	-0,0122	0,0000										
0,0439	0,0830	-0,0638	-0,0982	0,0622	0,1002	0,0000									
0,0058	0,0177	0,0534	0,0465	-0,0007	0,0125	0,0331	0,0000								
-0,0215	0,0027	0,0746	0,1153	-0,0208	-0,0049	0,0609	0,0122	0,0000							
-0,0199	-0,0063	0,0744	0,0994	-0,0163	-0,0111	0,0634	-8,0391	-0,0081	0,0000						
-0,0240	-0,0104	0,1151	0,1626	-0,0496	-0,0280	0,1081	0,0014	-0,0302	-0,0172	0,0000					
0,0352	0,0767	0,1655	0,1785	0,0165	0,0431	0,1372	0,0484	0,0443	0,0571	0,0206	0,0000				
0,0069	0,0483	0,1798	0,1957	0,0160	0,0086	0,1456	0,0378	0,0164	0,0346	-0,0125	-0,0032	0,0000			
0,0035	0,0465	0,1267	0,1247	0,0080	0,0199	0,0946	0,0147	0,0220	0,0293	0,0040	-0,0033	-0,0126	0,0000		
-0,0128	0,0166	-0,0266	-0,0057	-0,0386	0,0290	-0,0522	0,0083	-0,0035	0,0093	0,0087	0,0456	0,0452	0,0382	0,0000	
0,0353	0,0908	0,1639	0,1680	0,0366	0,0336	0,1075	0,0642	0,0406	0,0817	0,0223	0,0038	-0,0139	0,0170	0,0095	0,0000
-0,0344	0,0005	0,0738	0,1084	-0,0107	-0,0070	0,0605	0,0049	-0,0136	-0,0189	-0,0153	0,0499	0,0162	0,0158	0,0103	0,0301
-0,0254	0,0025	-0,0616	-0,0417	-0,0432	0,0248	-0,0741	0,0072	-0,0114	0,0136	-0,0077	0,0588	0,0548	0,0364	-0,1644	0,0079

Продолжение Таблицы 1

Шапкина-3	Шапкина-4
0,0000	
-0,0046	0,0000

Приложение. Таблица 2 − Матрица дистанций между местонахождениями, вычисленная по средней мере дивергенции (mean measure of divergence - MMD) по морфотипам M2 *Dicrostonyx* (см. Главы 4 и 6)

	Адзьва соврем	Пай-Хой соврем	Шапкина соврем	Кожим-1	Щугер-4, сл 1	Пижма-1	Щугер-4, сл 2-3	Медвежья А	Седью 1	Медвежья Б	Куръядор	Акись	Большая Слуда
Адзьва соврем	0,0000												
Пай-Хой соврем	-0,0108	0,0000											
Шапкина соврем	-0,0081	-0,0067	0,0000										
Кожим-1	0,0931	0,0677	0,0608	0,0000									
Щугер-4, сл 1	0,0754	0,0680	0,0517	-0,0532	0,0000								
Пижма-1	0,1382	0,1124	0,0978	-0,0167	-0,0237	0,0000							
Щугер-4, сл 2-3	0,0999	0,0564	0,0695	-0,0256	-0,0301	-0,0110	0,0000						
Медвежья А	0,0508	0,0615	0,0744	0,0290	0,0099	0,0900	0,0605	0,0000					
Седью-1	0,0644	0,0391	0,0262	-0,0273	-0,0244	-0,0057	0,0025	0,0175	0,0000				
Медвежья Б	0,0786	0,0507	0,0605	-0,0054	0,0017	0,0100	-8,2241	0,0360	-0,0175	0,0000			
Куръядор	0,0941	0,0651	0,0536	-0,0127	-0,0184	-0,0082	-0,0103	-0,0489	-0,0732	-0,0160	0,0000		
Акись	0,2706	0,2531	0,2434	0,1936	0,1619	0,2152	0,1915	0,1823	0,1671	0,2133	0,0845	0,0000	
Большая Слуда	0,1943	0,1797	0,1719	0,1086	0,0704	0,1556	0,1260	0,0894	0,0881	0,1507	0,0096	-0,1492	0,0000
Гавриловка	0,2957	0,2817	0,2720	0,2302	0,1986	0,2529	0,2300	0,2134	0,2053	0,2556	0,1307	-0,0729	-0,1013
Кипиево-2, верх	0,1873	0,1374	0,1316	0,0420	0,0462	0,0106	0,0017	0,1471	0,0235	0,0319	-0,0399	0,1904	0,1479
Лая-2	0,1777	0,1397	0,1364	0,0416	0,0385	0,0103	0,0040	0,1197	0,0103	0,0214	0,0020	0,2302	0,1922
Лая-3	0,2177	0,2031	0,1726	0,1179	0,0752	0,1229	0,1289	0,1179	0,0714	0,1329	0,0147	-0,0587	-0,1121
Лая-4	0,1776	0,1636	0,1375	0,0535	0,0134	0,0879	0,0727	0,0754	0,0513	0,0945	0,0130	-0,0807	-0,1121
Нижний Двойник	0,1692	0,1257	0,1037	0,0121	0,0069	-0,0162	-0,0143	0,1004	-0,0393	0,0083	-0,0465	0,1655	0,1209
Рябово	0,1745	0,1430	0,1133	0,0278	0,0261	0,0114	0,0177	0,1446	0,0134	0,0381	-0,0055	0,1529	0,1074
Серчейю-1	0,1833	0,1553	0,1440	0,0856	0,0299	0,0885	0,0727	0,0803	0,0420	0,1052	-0,0243	0,0029	-0,0777
Серчейю-3	0,1804	0,1563	0,1374	0,0077	-0,0061	-0,0116	-0,0007	0,0995	0,0192	0,0231	0,0006	0,1710	0,1199
Серчейю-4	0,2219	0,1887	0,1636	0,0688	0,0551	0,0322	0,0321	0,1337	0,0414	0,0542	-0,0126	0,1627	0,1358
Серчейю-5	0,1587	0,1117	0,1014	0,0586	0,0481	0,0263	0,0060	0,1337	0,0088	0,0299	-0,0111	0,1966	0,1542
Серчейю-6	0,1777	0,1241	0,1211	0,0643	0,0457	0,0046	-0,0016	0,1415	-0,0124	0,0222	-0,0772	0,1530	0,1140
Студеная-1, 0-20	0,0661	0,0441	0,0489	-0,0147	-0,0229	0,0160	-0,0096	0,0443	-0,0167	-0,0017	-0,0044	0,1728	0,1007
Студеная-5, 80-100	0,0966	0,0732	0,0809	-0,0066	-0,0147	0,0126	-0,0068	0,0149	-0,0249	-0,0099	-0,0157	0,1461	0,0692
Уньинская	0,1764	0,1514	0,1222	0,0001	-0,0045	0,0016	0,0275	0,1135	-0,0137	0,0476	-0,0196	0,1515	0,0955
Чулей	0,1428	0,1061	0,0885	-0,0036	-0,0344	-0,0242	-0,0343	0,0393	-0,0664	-0,0051	-0,1632	-0,0823	-0,1398
Шапкина-1	0,0664	0,0327	0,0287	-0,0351	-0,0337	0,0102	-0,0234	0,0069	-0,0513	-0,0034	-0,0094	0,1585	0,0691
Шапкина-3	0,2063	0,1535	0,1349	0,0870	0,0802	0,0494	0,0401	0,1706	0,0396	0,0796	-0,0227	0,2043	0,1598
Шапкина-4	0,2679	0,2284	0,1917	0,1589	0,1116	0,1055	0,0986	0,1777	0,1010	0,1495	-0,0470	0,0663	0,0451

Продолжение Таблицы 2

Гавриловка	Кипиево-2, верх	Лая-2	Лая-3	Лая-4	Нижний Двойник	Рябово	Серчейю-1	Серчейю-3	Серчейю-4	Серчейю-5	Серчейю-6	Студеная-1, 0-20	Студеная-5, 80-100
0,0000													
0,2295	0,0000												
0,2670	-0,0010	0,0000											
-0,0208	0,1127	0,1389	0,0000										
-0,0107	0,0978	0,1219	-0,1270	0,0000									
0,2046	-0,0415	-0,0441	0,0785	0,0677	0,0000								
0,2019	-0,0099	0,0128	0,0671	0,0322	-0,0280	0,0000							
0,0316	0,0462	0,0982	-0,0909	-0,1117	0,0384	0,0391	0,0000						
0,2147	-0,0071	0,0014	0,0850	0,0473	-0,0336	-0,0012	0,0589	0,0000					
0,2124	-0,0052	0,0040	0,0870	0,0731	-0,0376	0,0037	0,0667	0,0039	0,0000				
0,2323	-0,0314	-0,0044	0,1060	0,0886	-0,0513	-0,0008	0,0451	0,0063	-0,0034	0,0000			
0,1938	-0,0698	-0,0368	0,0734	0,0821	-0,0868	-0,0186	0,0144	-0,0172	-0,0301	-0,0655	0,0000		
0,2162	0,0605	0,0476	0,1185	0,0595	0,0311	0,0404	0,0942	0,0428	0,0698	0,0483	0,0519	0,0000	
0,1907	0,0419	0,0099	0,0526	-0,0015	-0,0036	0,0180	0,0233	0,0107	0,0372	0,0257	0,0207	-0,0190	0,0000
0,1881	0,0250	0,0305	0,0685	0,0454	-0,0148	0,0072	0,0306	0,0123	0,0400	0,0487	0,0142	0,0445	0,0275
-0,0012	-0,0765	-0,0430	-0,0978	-0,1300	-0,1205	-0,0697	-0,1099	-0,0621	-0,0790	-0,0633	-0,1435	-0,0104	-0,0506
0,1937	0,0436	0,0212	0,0670	0,0009	-0,0228	0,0219	0,0104	0,0189	0,0580	0,0139	0,0293	0,0030	-0,0338
0,2307	-0,0027	0,0210	0,1303	0,1260	-0,0375	0,0227	0,0654	0,0440	0,0214	-0,0016	-0,0491	0,0942	0,0764
0,0985	0,0173	0,0770	0,0131	0,0363	-0,0002	0,0417	-0,0412	0,0696	0,0189	0,0237	-0,0403	0,1563	0,1194

Продолжение Таблицы 2

Уньинская	Чулей	Шапкина-1	Шапкина-3	Шапкина-4
0,0000				
-0,0572	0,0000			
0,0098	-0,0382	0,0000		
0,0386	-0,0630	0,0482	0,0000	
0,0610	-0,1208	0,1046	-0,0133	0,0000

Приложение. Таблица 3 − Матрица дистанций между местонахождениями, вычисленная по средней мере дивергенции (mean measure of divergence - MMD) по морфотипам m1 *M. gregalis* (см. Главы 4 и 6)

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	Адзьва, соврем.		0.052	0.031	0.026	0.034	0.036	0.041	0.032	0.036	0.057	0.043	0.008	0.012
2	Пай-Хой, соврем.	0.025		0.131	0.121	0.018	0.138	0.188	0.123	0.147	0.080	0.135	0.059	0.063
3	Шапкина, соврем.	0.013	0.020			0.024	0.002	0.023	-0.007	0.004	-0.008	-0.007	-0.012	-0.050
4	Лобвинская, средн. гор.	0.013	0.020	0.008		-0.003	-0.016	0.000	-0.028	-0.007	-0.006	-0.001	0.002	-0.071
5	Кожим-1	0.033	0.041	0.028	0.028		-0.010	0.027	-0.035	0.030	0.001	-0.004	-0.020	-0.108
6	Щугер-4, слой 1	0.015	0.022	0.010	0.009	0.030		-0.008	-0.037	-0.002	0.006	-0.004	0.003	-0.079
7	Пижма-1	0.012	0.019	0.007	0.007	0.027	0.008		-0.023	0.011	0.051	0.015	0.026	-0.046
8	Соколиный, слой 2	0.025	0.032	0.020	0.020	0.040	0.022	0.019		-0.011	-0.001	-0.017	-0.018	-0.100
9	Щугер-4, слой 2	0.012	0.019	0.007	0.007	0.027	0.009	0.006	0.019		-0.018	0.002	0.006	-0.052
10	Щугер-4, слой 3	0.033	0.041	0.028	0.028	0.049	0.030	0.027	0.040	0.027		-0.014	-0.023	-0.077
11	Седью-1	0.016	0.023	0.011	0.011	0.031	0.013	0.010	0.023	0.010	0.031		-0.032	-0.069
12	Медвежья, гор. Б	0.027	0.035	0.022	0.022	0.043	0.024	0.021	0.034	0.021	0.043	0.025		-0.058
13	Куръядор	0.052	0.060	0.047	0.047	0.068	0.049	0.046	0.059	0.046	0.068	0.051	0.062	
14	Кипиево, верхн. гор.	0.052	0.060	0.047	0.047	0.068	0.049	0.046	0.059	0.046	0.068	0.051	0.062	0.087
15	Рябово	0.013	0.021	0.008	0.008	0.029	0.010	0.007	0.020	0.007	0.029	0.011	0.022	0.048
16	Серчейю-4	0.013	0.020	0.008	0.007	0.028	0.009	0.006	0.020	0.007	0.028	0.011	0.022	0.047
17	Студеная-1-2, 0-40см	0.017	0.025	0.012	0.012	0.033	0.014	0.011	0.024	0.011	0.033	0.015	0.026	0.052
18	Лобвинская, верх. гор.	0.013	0.020	0.008	0.008	0.028	0.010	0.007	0.020	0.007	0.028	0.011	0.022	0.048
19	Лобвинская, ниж гор.	0.013	0.021	0.008	0.008	0.029	0.010	0.007	0.020	0.007	0.029	0.011	0.023	0.048
20	Лая-2	0.046	0.053	0.041	0.041	0.061	0.043	0.040	0.053	0.040	0.061	0.044	0.055	0.081

Выше диагонали показаны значения средней меры дистанции (MMD), ниже диагонали − среднеквадратическое отклонение меры дистанции

Приложение. Продолжение Таблицы 3

14	15	16	17	18	19	20
-0.084	0.032	0.332	0.056	0.022	0.025	0.139
0.059	0.137	0.510	0.093	0.084	0.017	0.263
-0.045	-0.004	0.169	0.018	-0.002	0.036	0.027
-0.033	-0.009	0.172	0.012	0.004	0.031	0.024
0.006	0.003	0.219	-0.048	-0.016	-0.035	0.044
-0.029	-0.010	0.135	0.005	0.005	0.033	-0.003
-0.028	0.002	0.143	0.031	0.026	0.071	0.017
-0.034	-0.029	0.105	-0.018	-0.014	0.024	-0.039
-0.021	0.001	0.194	0.036	0.018	0.056	0.053
0.016	0.009	0.235	0.020	0.008	0.023	0.076
-0.020	-0.005	0.166	-0.009	-0.007	0.031	0.043
-0.050	-0.002	0.207	-0.015	-0.022	0.007	0.054
-0.043	-0.066	0.095	-0.081	-0.060	-0.044	-0.056
	-0.033	0.206	0.009	-0.035	-0.008	0.023
0.048		0.157	0.005	-0.006	0.038	0.014
0.047	0.008		0.184	0.203	0.296	-0.039
0.052	0.012	0.012		-0.009	0.005	0.043
0.048	0.008	0.008	0.012		0.011	0.047
0.048	0.009	0.008	0.012	0.008		0.113
0.081	0.041	0.041	0.045	0.041	0.041	