

Млекопитающие перигляциальной гиперзоны конца плейстоцена и становление современной фауны грызунов гор Западной и Средней Сибири

Т. А. ДУПАЛ¹, О. В. АНДРЕНКО², В. В. ВИНОГРАДОВ³

¹ *Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: gf@eco.nsc.ru*

² *Красноярский государственный медицинский университет
660022, Красноярск, ул. Партизана Железняка, 1*

³ *Красноярский государственный педагогический университет
660049, Красноярск, ул. А. Лебедевой, 89
E-mail: vlad-vin@yandex.ru*

АННОТАЦИЯ

Проанализирована ископаемая и современная фауна мелких млекопитающих конца плейстоцена – современности юга Западной и Средней Сибири. Показано, что в сартане типичный гипербореинный комплекс млекопитающих был распространен до среднего Енисея. На Северо-Западном Алтае в конце плейстоцена существовал гипербореинный комплекс млекопитающих южного типа, который имел свои региональные особенности. Потепление климата и увеличение влажности в голоцене привели к исчезновению перигляциального ландшафта и сокращению тундростепных местообитаний. Расширение лесного пояса привело к деградации гипербореинного комплекса млекопитающих. Во второй половине голоцена происходило формирование лесного и лесостепного комплексов мелких млекопитающих.

Ключевые слова: поздний плейстоцен, голоцен, фауна, грызуны, горы, Западная и Средняя Сибирь.

Недавние исследования покровных оледенений позднего неоплейстоцена подтвердили вывод о том, что обширные низменности Западной и Средней Сибири во время последнего ледникового максимума были заняты перигляциальными ландшафтами, а значительные территории Арктического бассейна – свободны от ледниковых щитов [1–3].

В горах Алтае-Саянской области оледенение носило горно-долинный характер. Мощными центрами оледенения были высокогорные хребты Шапшальский, Чулышманский,

Катунский, Северо- и Южно-Чуйские Альпы, Сайлюгем. Из центров оледенения, приуроченных к высоким вершинам, ледники спускались, сливаясь в долинах и котловинах, формируя мощные ледоемы и долинные ледники. Установлено, что крупными ледоемами были межгорные Тархатинская и Джулукульская котловины, ледник покрывал большую часть плоскогорья Укок. На Северо-Западном Алтае были развиты небольшие (до 8–10 км) долинные ледники [4]. Как правило, позднечетвертичные оледенения Алтая имели одни и те же центры формирования

и распространения. Сарганское оледенение отличалось меньшими масштабами развития ледникового покрова, чем предыдущие. Но в связи с резким увеличением континентальности климата и недостаточностью осадков древесная растительность Алтая претерпела наибольшую деградацию.

Потепление климата в голоцене способствовало изменению ландшафтно-климатических условий и вызвало структурные перестройки биоты Евразии. Примером освоения новых биогеоценозов может служить перестройка природно-климатических зон и связанная с ней перестройка фауны. Часть фауны млекопитающих вымерла в голоцене, часть стала обитателями степей, часть – тундры [5]. В голоцене произошло становление современных экосистем, сформировались современные подвиды, изменились ареалы животных и растений, появились домашние животные и культурные растения, в целом неизмеримо усилился антропогенный фактор [6].

Играя значительную роль почти в любом биоценозе, мелкие млекопитающие чутко реагируют на изменения биотических и абиотических факторов [7]. Используя их в качестве модельных объектов, можно реконструировать экологическую обстановку прошедших периодов и, что особенно важно, проследить экологические и микроэволюционные процессы в настоящем и экстраполировать их на будущее.

Накопленный палеонтологический материал по млекопитающим Европы конца плейстоцена и голоцена позволил создать единую базу данных и провести их совместный анализ с целью определения основных трендов и темпов перестройки экосистем под влиянием климатических изменений [8]. База данных по северной части Азии пока не создана, но идет накопление палеонтологического материала по позднему плейстоцену и голоцену. Известны находки млекопитающих в Западной и Средней Сибири, Пред- и Забайкалье, в Приморском крае и на севере Восточной Сибири. В пещерных отложениях позднего неоплейстоцена и голоцена накопилось значительное количество определяемых остатков мелких млекопитающих, выделенные слои и горизонты имеют более или менее точные датировки, что дает возможность исследовать

изменения экосистем в небольших временных интервалах [9–11].

Цель работы – провести сравнительный анализ фауны мелких млекопитающих сарганского времени, голоцена и современности Северо-Западного Алтая и Восточного Саяна, выявить виды-индикаторы природной среды, показать структурные перестройки в локальных фаунах грызунов за последние 15 тыс. лет. Высказывается гипотеза, что типичный гипербореинный комплекс млекопитающих был распространен в долине Среднего Енисея (Восточный Саян), где проходила его южная граница. В горах Северо-Западного Алтая был распространен южный вариант гипербореинного комплекса. Преобразования состава фауны и структуры населения грызунов носят эволюционный характер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран на юге Западной и Средней Сибири. Фоссильные остатки мелких млекопитающих извлечены из позднеплейсто- и голоценовых отложений пещер Каминной, Страшной (Северо-Западный Алтай), Еленева и Тугаринова (Восточный Саян). Пещера Еленева расположена на левом берегу Енисея в 20 км выше по течению от Красноярска в приустьевой части р. Караульной (рис. 1). Енисей в районе пещеры субширотно прорезает отроги Восточного Саяна с низкорельефом (высота до 800 м над ур. м.) и таежными ландшафтами. Пещера расположена в скальном обрыве Карауленского быка, вход в пещеру – на высоте 17 м от уровня р. Енисей. Она представляет собой небольшую полость галерейного типа длиной около 19 м, шириной 2–4 и высотой 7–8 м. Выделенные с 1-го по 21-й слои имеют радиоуглеродные датировки [12]. Пещера Тугаринова расположена в 100 м от Енисея в боковом, слабо обводненном логу на высоте 37 м от уровня главной реки, в среднегорном районе Средней Сибири, на стыке с юга степной зоны, с севера и северо-востока – южно-таежной и лесостепной подзон.

Из отложений двух пещер собрано и определено более 30 тыс. нижних и верхних щечных зубов, из которых более 90 % опреде-

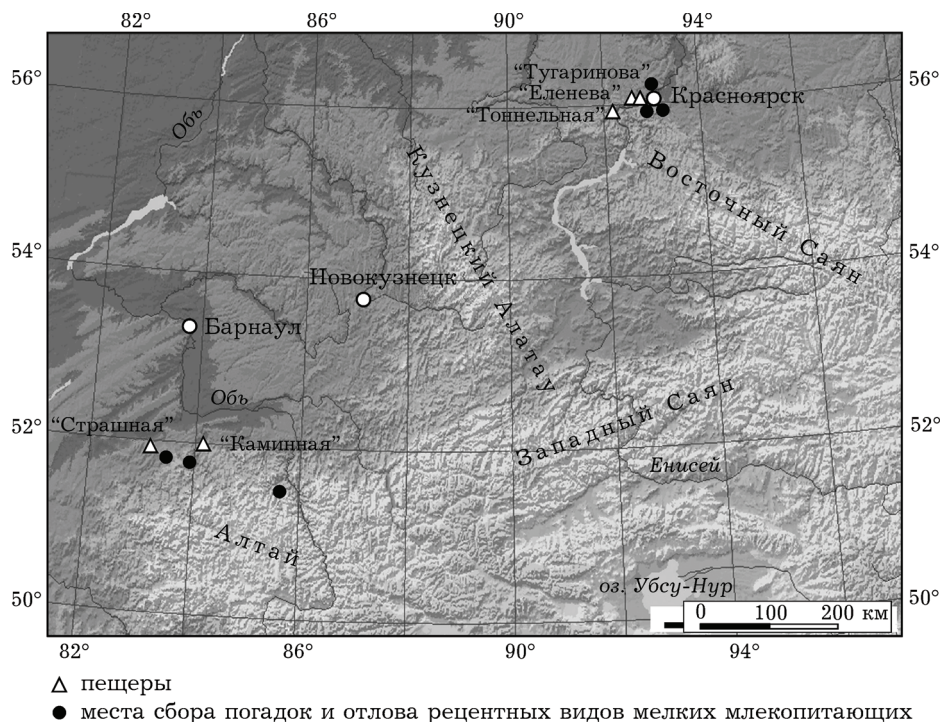


Рис. 1. Карта-схема находок ископаемых остатков мелких млекопитающих и участков сбора рецентного материала на юге Западной и Средней Сибири

лены до вида по первому нижнему (M_1) и третьему верхнему (M^3) коренным зубам. Рисунок жевательной поверхности этих коренных зубов у полевок является диагностическим [13, 14]. Для сравнительного анализа использовали материалы по современной фауне мелких млекопитающих – погадки хищных птиц и отловы животных. Погадки ушастой совы взяты из гнезда, расположенного в районе пос. Емельяново (20 км на северо-запад от Красноярска), в типичной березовой лесостепи [15], погадки филина – из брошенного гнезда, расположенного в 7 км ниже по течению от пещеры Еленева, в скальном обрыве над террасой Енисея. Растительность вокруг гнезда представлена сосняками с остепненными участками на склонах. Кроме того, остеологический материал взят из занятого гнезда филина в гроте по р. Базаиха, в 17 км от пещеры на юго-восток [16]. Здесь долина реки имеет ширину около 1 км, окружена сосновыми разнотравными лесами и вторичными березняками. На склонах – степные участки, внизу – высокотравные луга, тальниковые заросли. Определено до вида 2652 нижних и верхних челюстей и отдельных коренных зубов. Кроме того, в те-

чение нескольких лет проводили отлов грызунов в 50-метровые канавки с 5 цилиндрами на подтаежном участке, в 14 км от пещеры на юго-восток (высота 450 м над ур. м.), в смешанном сосново-березовом лесу с елово-пихтовым подростом, развитым травянистым покровом, в пихтовой и кедрово-пихтовой тайге и коренных сосняках с крупнотравными полянами (примерно в 20–30 км от пещеры). На пяти обследованных участках отловлено 1645 особей.

Пещера Каминная (Северо-Западный Алтай) расположена на левом берегу р. Каракол (приток р. Ануй) на высоте около 1100 м над ур. м., недалеко от пос. Черный Ануй (Усть-Канский район, Республика Алтай). Подробное описание обнажения предвходовой части пещеры и возраст слоев опубликованы ранее [17–19]. Пещера Страшная расположена на левом берегу р. Иня Тигирекского хребта, на высоте менее 900 м над ур. м. (Чарышский район, Алтайский край). Определено около 12 тыс. верхних и нижних щечных зубов, из которых более 85 % определены до вида. Доля грызунов в остатках превышает 95 %, поэтому в анализе использованы только они.

При изучении структуры палеосообществ мелких млекопитающих выделяли следующие численные характеристики: очень многочисленные виды (более 30 %), многочисленные (10–29,9 %), обычные (1–9,9 %), редкие (0,2–0,9 %), очень редкие (менее 0,2 %) [20, 21]. Основным показателем изменений структуры фауны – это доля вида (в процентах) и доминирующие группировки в локальных фаунах, предоставляющие возможность проследить изменение структуры фауны на определенных этапах геологического времени. Очевидно, что подобные изменения происходили вследствие реакции экосистем на глобальные климатические изменения.

Термин ископаемая локальная фауна трактуется по Э. А. Вангенгейм [22] как “фаунистическая группировка, известная лишь из одного местонахождения и представляющая собой одну из стадий развития фаунистического комплекса”. Для оценки различий между ископаемыми и современными сообществами мелких млекопитающих использован индекс сходства Животовского [23]. Для анализа изменчивости структуры ископаемых и современных фаунистических группировок доли видов в выборках обработаны методом многомерного шкалирования, где в качестве меры расстояний использован непараметрический коэффициент гамма-корреляции (Statistica 6.0). Направление и полярность первой оси (из двух рассматриваемых) изменили так, что расположение центроидов ископаемых выборок согласуется с абсолютным возрастом слоев от минимального до максимального значения. Видовые и родовые названия грызунов и их систематическая последовательность приведены по И. Я. Павлинову и др. [24].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ ископаемой фауны грызунов Среднего Енисея. Отложения пещеры Еленева имеют радиоуглеродные датировки с 1-го по 21-й слой и из нижней части разреза. Возраст указанных слоев соответствует голоценовому времени, т. е. от 10 000 лет до современности. Возраст нижней части разреза соответствует интервалу от 13 600 до 10 050 лет [12]. Относительный возраст нижележащих

слоев основан на данных палино- и палеотериологии и соответствует сартанскому времени.

Фауна мелких млекопитающих пещеры Еленева представлена 7 родами грызунов – *Clethrionomys*, *Alticola*, *Lagurus*, *Dicrostonyx*, *Myopus*, *Arvicola*, *Microtus*. Во второй половине позднего неоплейстоцена очень многочисленными видами в фауне были узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.) и полевка-экономка (*M. oeconomus* Pall.) (41 и 33 % соответственно). В группу обычных видов вошли красная (12,8 %), красно-серая (7 %), скальные полевки (3,2 %). Редки степная пеструшка (1,5 %), полевки из группы “*middendorffii-hyperboreus*”, лесной и копытный лемминг (табл. 1). В хронологическом интервале 12,9–11,2 тыс. лет в фауне увеличиваются доли красных и красно-серых полевок (14,4 и 8,5 %), доли узкочерепной полевки и экономки остаются высокими (43,1 и 28 %). Согласно литературным данным, остатки леммингов рода *Dicrostonyx* из местонахождений моложе 13–14 тыс. лет, скорее всего, относятся к виду *Dicrostonyx torquatus* [25]. В группу редких вошли водяная, темная полевки, а также полевки из группы “*middendorffii-hyperboreus*”. Увеличилась доля лесного лемминга. В «еленовской» фауне до конца плейстоцена многочисленны узкочерепная полевка и полевка-экономка. Вместе с копытным леммингом и степной пеструшкой они составляют основу типичного гипербореинского комплекса млекопитающих [5].

Первая половина голоцена (9400–5300 лет) характеризуется исчезновением из фауны полевок из группы “*middendorffii-hyperboreus*”, снижением доли узкочерепной и резким увеличением – красно-серой полевки (рис. 2). В группу многочисленных видов вошли красная, красно-серая, узкочерепная полевки и полевка-экономка (15,3, 27,0, 27,4, 21,2 % соответственно). Очень редки степная пеструшка и копытный лемминг, которые уже не встречаются в слое 11в, датированном 5690 лет [12]. Преобладание в фауне лесных полевок, исчезновение копытного лемминга и степной пеструшки указывают на то, что деградация гипербореинского комплекса произошла на рубеже голоценового оптимума. Термин “гипербореинный”

Видовой состав полеvoчьих, радиоуглеродные датировки слоев (1–22) и количество первых нижнекоренных зубов из отложений пещеры Еленева

Таксон	Период (лет назад)			
	1050 ± 30 –	5135 ± 130–	9560 ± 175 –	~ 12000–
	4930 ± 55	9256 ± 135	~12000	13655 ± 90
<i>Clethrionomys rutilus</i> Pall. – красная полевка	157	1214	2357	253
<i>Clethrionomys rufocanus</i> Sundev. – красно-серая полевка	421	2141	1392	8
<i>Alticola</i> Blanf. – скальные полевки	17	260	431	222
<i>Lagurus lagurus</i> Pall. – степная пеструшка	–	8	–	316
<i>Dicrostonyx</i> Gloger – копытные лемминги	–	5	–	57
<i>Myopus schisticolor</i> Lilljeb – лесной лемминг	9	78	338	26
<i>Arvicola terrestris</i> L. – водяная полевка	44	156	64	–
<i>Microtus gregalis</i> Pall. – узкочерепная полевка	148	2174	7053	1564
<i>Microtus oeconomus</i> Pall. – полевка-экономка	187	1721	4585	1473
<i>Microtus agrestis</i> L. – темная полевка	67	171	36	–
<i>M. middendorffii-hyperboreus</i>	–	–	100	27
Всего моляров	1050	7928	16356	3946

предложен Н. Г. Смирновым [5]. Это сообщества млекопитающих, населявших Северную Евразию в холодные эпохи позднего плейстоцена. Именно здесь на основе изменения видового состава и структуры фауны грызунов можно констатировать переход одного комплекса в другой. Возникла новая структура экологических связей внутри сообщества, которая сохранилась до настоящего времени. Это позволяет говорить об эволюции сообщества.

Во второй половине голоцена (5190–1050 лет) в еленевской фауне возрастает доля красно-серой полевки, которая становится очень многочисленной (40,1 %). Многочисленными видами были красная (15 %), узкочерепная (14,1 %) и экономка (17,8 %), обычными – темная и водяная полевки (4,2 и 6,4 %). Соотношение этих видов указывает на то, что в тот период сформировался лесной и лесостепной комплексы млекопитающих (см. рис. 2).

Видовой состав полеvoчьих пещер Тоннельной и Еленева сходны. Первая из них расположена в долине р. Бирюса, в 30 км от второй. Четвертый слой Тоннельной пещеры датирован по костям барана и мелких позвоночных. Возраст слоя соответствует 14,1–12,5 тыс. лет [26]. В тоннельной фауне многочисленны узкочерепная полевка и полевка-экономка, обычны – красная полев-

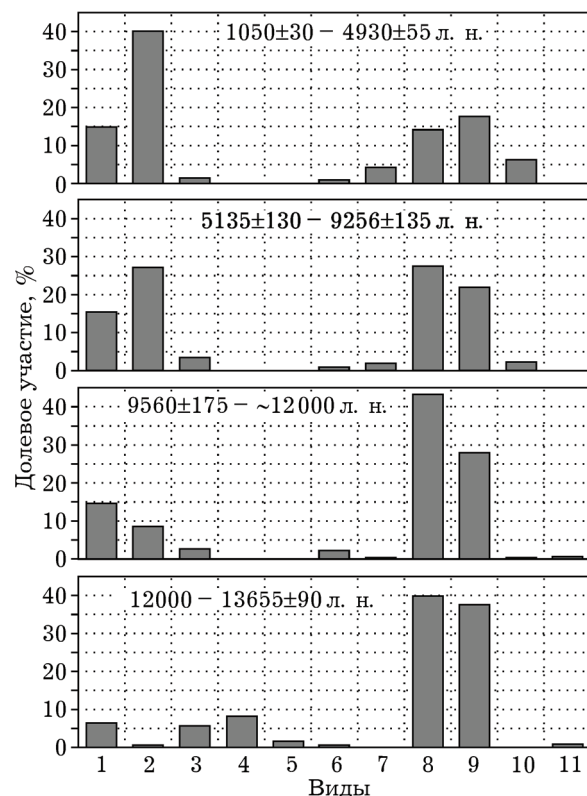


Рис. 2. Соотношение щечных зубов полеvoчьих (подсем. Arvicolinae) в отложениях пещеры Еленева, %, виды: 1 – *Clethrionomys rutilus*, 2 – *C. rufocanus*, 3 – *Alticola* sp., 4 – *Lagurus lagurus*, 5 – *Dicrostonyx* sp., 6 – *Myopus schisticolor*, 7 – *Arvicola terrestris*, 8 – *Microtus gregalis*, 9 – *M. oeconomus*, 10 – *M. agrestis*, 11 – *M. middendorffii-hyperboreus*

ка, *M. middendorffii-hyperboreus*, копытный лемминг и *Lemmus – Myopus*, редка – красно-серая полевка. Из крупных млекопитающих в ней определены лось, аргали, сибирский горный козел [26]. По структуре сартанская фауна грызунов пещер Тоннельной и Еленева сходны.

В голоценовой фауне пещеры Тугаринова очень многочисленна красно-серая полевка (доля 43,8 %), многочисленны красная (12,6 %), темная (16 %) полевки и полевка-экономка (12,4 %), редки степная пеструшка, скальная, узкочерепная, водяная полевки и *M. middendorffii-hyperboreus* [27].

Данные по ископаемой фауне млекопитающих из обнажений р. Чулым (Чулымско-Енисейская впадина) дополняют представления о перигляциальном комплексе позднего плейстоцена и его границах. Фауна состоит из характерных представителей: мамонта, шерстистого носорога, кабалоидной лошади, копытного и обыкновенного леммингов, узкочерепной полевки, длиннохвостого суслика [28].

Таким образом, в ископаемой фауне грызунов конца плейстоцена преобладали интразональные виды. В долине Енисея доля лесных полевок не превышала 20 %. Вместе с копытным леммингом, узкочерепной полевкой, полевками из группы *M. middendorffii-hyperboreus*, степной пеструшкой они входили в гипербореальный комплекс млекопитающих. По соотношению видов можно сказать, что на данной территории существовали краевые популяции северных форм грызунов (кроме *M. gregalis*) данного комплекса и численность их была невысока. По палинологическим данным этому времени свойствен сухой и холодный климат. На открытых участках формировался своеобразный ксерофитный полынно-маревый комплекс растений с еловым и березовым редколесьем [27]. Потепление климата и смена растительности в голоцене знаменуют переход от эпохи похолодания к потеплению, но климат все же оставался холоднее, чем современный. К началу позднеатлантического времени преобладание березняков сменилось распространением сосновых лесов. Из фауны мелких млекопитающих исчезают копытный лемминг, степная пеструшка и полевки из группы “*middendorffii-hyperboreus*”, увеличивается доля крас-

ной и красно-серой полевок. Соотношение доминирующих и фоновых видов указывает на то, что во второй половине голоцена сформировался лесной и лесостепной комплексы млекопитающих. В лесном комплексе преобладали красно-серая и красная полевки, а в лесостепном – узкочерепная и полевка-экономка (см. рис. 2).

Современная фауна грызунов долины среднего Енисея. Отловы мелких млекопитающих в горной тайге Восточного Саяна показали, что видовой состав полевковых представлен девятью видами: тремя видами лесных полевок, четырьмя видами серых, водяной полевкой и лесным леммингом (табл. 2). Наиболее многочисленна красная полевка, менее – полевки красно-серая, экономка и лесная мышовка. В погадках ушастой совы, собранных в лесостепи, очень многочисленна узкочерепная полевка (78 %) [29]. В погадках филина, собранных в сосняках и вторичных березняках с остепненными участками и разнотравными лугами по долинам рек, доминирует водяная полевка. Доля остатков последней в погадках достигает 94,4 %, в то время как доля полевок узкочерепной и экономки, обыкновенного хомяка – от 10 до 15,7 % (табл. 3). Доли красной, темной и красно-серой полевок в погадках филина составляют 1,8, 3,5 и 8,2 % соответственно. Видимо, относительно большие доли водяной полевки и обыкновенного хомяка в погадках филина связаны с тем, что птицы предпочитали добывать на открытых участках более крупных зверьков и происходило это в годы их высокой численности [25].

Таким образом, в современных сообществах грызунов Восточного Саяна (средний Енисей) в кедрово-пихтовой тайге доминирует красная полевка и в меньшей степени – полевки красно-серая и экономка; на увлажненных участках лесостепного пояса доминирует водяная полевка, на остепненных – узкочерепная, а полевка-экономка – содоминант. В темнохвойной тайге доминируют красно-серая и красная полевки, восточно-азиатская мышь, полевка-экономка и темная полевка. Эти виды встречаются во всех типах местообитаний [30]. В сообществе мелких млекопитающих подтаежно-лесостепных лесов с развитым травянистым покровом преобладают полевки – экономка и темная.

Т а б л и ц а 2

Видовой состав и соотношение видов грызунов, отловленных в горных лесах Восточного Саяна, %

Таксон	Подтайга	Тайга		Количество особей по видам
	Сосняки с березой осоково-разнотравные	Кедрово-пихтовая зелено-мошная	Сосняки вейниково-зеленомошные	
<i>Siicista betulnai</i> Pall. – лесная мышовка	39	2,6	14,8	104
<i>Apodemus agrarius</i> Pall. – полевая мышь	2,5	0	1,1	5
<i>Ap. peninsulae</i> Pall. – восточно-азиатская мышь	7,3	1,5	1,5	30
<i>Micromys minutus</i> Pall. – мышь-малютка	4,8	0,1	0,7	8
<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreb. – рыжая полевка	1,2	0,7	1,1	14
<i>C. rutilus</i> Pall. – красная полевка	13,4	68,7	11,5	928
<i>C. rufocanus</i> Sundev. – красно-серая полевка	4,8	14,4	20,7	246
<i>Myopus schisticolor</i> Lilljeb – лесной лемминг	1,2	0,2	0,7	7
<i>Microtus oeconomus</i> Pall. – полевка-экономка	7,3	8,5	38,1	219
<i>M. agrestis</i> L. – темная полевка	11	3,2	8,5	73
<i>M. arvalis</i> Pall. – обыкновенная полевка	7,3	0,1	1,1	11
Общее количество особей	82	1293	270	1645

В анализ временной изменчивости сообществ грызунов включены разнородные данные (отловы современных животных, погадки птиц, ископаемые остатки). Для того чтобы оценить сходство или различие между ископаемыми и современными сообществами полевочных, их выборки обработаны с помощью многомерного статистического анализа. Такой анализ позволяет выделить группировки видов, которые отражают сходство варьирования численности видов в исторической динамике экосистемы в широком хронологическом диапазоне [31]. Кроме того, в рамках

любого алгоритма многомерного анализа упорядоченная изменчивость может быть воспроизведена через относительно небольшой набор попарно некоррелирующих виртуальных переменных [8]. Анализ данных включал несколько этапов. Вначале ископаемые остатки полевочных пещеры Еленева разбили на 4 выборки. Первая и вторая выборки включают остатки из отложений, возраст которых соответствует $1050 \pm 30 - 4930 \pm 55$ лет и $5135 \pm 130 - 9256 \pm 135$ лет. Третья и четвертая выборки имеют возраст $9560 \pm 175 - 12\,000$ и $12\,000 - 13\,655 \pm 90$ лет соответ-

Т а б л и ц а 3

Видовой состав и соотношение остатков грызунов в погадках хищных птиц [15, 16], %

Таксон	Погадки ушастой совы	Погадки филина		Всего по видам
	Луга, перелески, покосы	Сосняки с остепненными участками	Луга, окруженные сосняками	
Лесная мышовка	1,7	6,1	0	111
Полевая мышь	1,7	0	0	5
Восточно-азиатская мышь	0	2,4	0	43
Мышь-малютка	8,7	0	0	26
Обыкновенный хомяк	0	10	2,5	189
Красная полевка	0,3	1,8	0,6	37
Красно-серая полевка	0,6	8,2	0	145
Водяная полевка	0,6	39,3	94,4	1271
Узкочерепная полевка	78	15,7	1,4	514
Полевка-экономка	4,7	12,6	0,6	237
Темная полевка	1,7	3,5	0	68
Обыкновенная полевка	1,7	0	0,2	6
Общее количество остатков	296	1738	618	2652

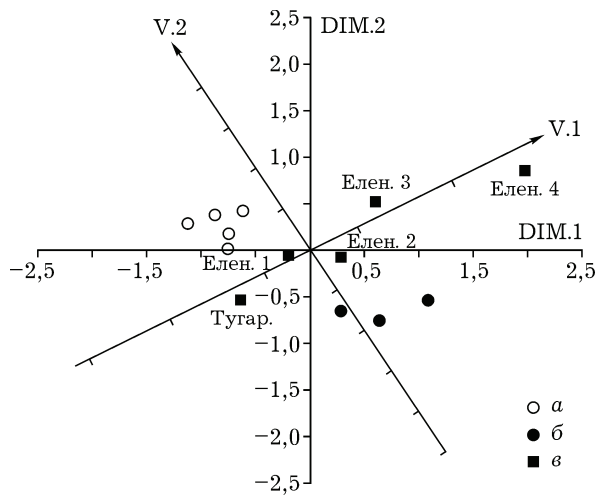


Рис. 3. Результаты многомерного шкалирования данных по ископаемым и современным группировкам полеvoчьих (средний Енисей): а – отловы животных; б – погадки хищных птиц; в – ископаемые остатки из пещер Еленева и Тугаринова

Первая и вторая группы соответствуют голоцену, а третья и четвертая – позднему неоплейстоцену. Субфоссильные остатки из пещеры Тугаринова соответствуют голоцену. Далее разделили современные выборки: 3 выборки – погадки хищных птиц и 5 выборок – отловы в канавки. Все расчеты произведены по относительным значениям: доля каждого вида в сообществе грызунов. Обработка проведена методом многомерного шкалирования. Направление и полярность первой оси изменили так, что центры ископаемых выборок согласуются с абсолютным возрастом слоев пещеры Еленева от минимального до максимального значения.

Вдоль вектора V1 четыре выборки из отложений пещеры Еленева расположились в хронологическом порядке (рис. 3, в). Выборка Елен. 4 является самой древней, возраст отложений больше 13 тыс. лет. Выборки Елен. 1 и Тугар. имеют наименьший возраст слоев (вторая половина голоцена). Достоверные коэффициенты корреляции с первым вектором показывают полевки красная, красно-серая, узкочерепная, темная, из группы “*middendorffii-hyperboreus*”, а также копытный лемминг (табл. 4). При этом красная, красно-серая, темная полевки отрицательно коррелируют с данной осью. Такое взаимоотношение видов указывает на то, что от позднего неоплейстоцена до середины голоцена в сообществе полеvoчьих доля лесных видов увеличивалась, а тундровых уменьшалась. Поэтому первый вектор связан с хронологической изменчивостью локальной фауны под влиянием увеличения облесенности и смене перигляциальных ландшафтов на лесостепные.

По второй оси (V2) современные выборки разделились на две группы: в первую вошли данные по отловленным животным (а), во вторую – по погадкам хищных птиц (б). Значения коэффициентов корреляции со вторым вектором показывают, что в ловчие канавки больше попадают такие виды, как красная, темная полевки и лесной лемминг, а в питании хищных птиц больше встречаются водяная и узкочерепная полевки (отрицательная корреляция). Второй вектор разделил современные выборки животных по методу сбора материала, при этом большей объе-

Т а б л и ц а 4
Коэффициенты корреляции таксонов с исходными (DIM 1 и 2) и повернутыми (V1 и 2) осями многомерного шкалирования

Таксон	DIM1	DIM2	V1	V2
<i>Clethrionomys rutilus</i>	-0,81	0,45	-0,58	0,87
<i>C. rufocanus</i>	-0,47	-0,09	-0,47	0,34
<i>Alticola</i> sp.	0,48	0,30	0,52	-0,26
<i>Lagurus lagurus</i>	0,38	0,13	0,31	-0,44
<i>Dicrostonyx</i> sp.	0,65	0,39	0,83	-0,48
<i>Myopus schisticolor</i>	-0,42	0,63	-0,19	0,80
<i>Arvicola terrestris</i>	0,48	-0,78	0,26	-0,72
<i>Microtus gregalis</i>	0,75	-0,26	0,75	-0,63
<i>M., oeconomus</i>	0,29	0,41	0,45	0,02
<i>M. agrestis</i>	-0,68	-0,10	-0,83	0,45
<i>M. middendorffii - hyperboreus</i>	0,50	0,56	0,44	-0,19

П р и м е ч а н и е. Полужирным выделены достоверные коэффициенты корреляции $P < 0,05$.

тивностью отличается отлов зверьков канавками, в то время как в погадках прослеживается избирательность к более крупным животным или колониальным видам.

Таким образом, изменения структуры локальных фаун грызунов пещер Еленева и Тугаринова конца плейстоцена и голоцена носят направленный характер. Видимо, смена гипербореяного комплекса мелких млекопитающих на лесостепной и таежный произошла в середине голоцена, около 6 тыс. л. н. В современной фауне Восточного Саяна не встречены копытный лемминг, степная пеструшка, полевки из группы “*middendorffii-hyperboreus*”. Современный ареал полевок Миддендорфа не выходит за пределы тундры и лесотундры от полярного Урала до Колымской низменности, а северосибирская полевка (*Microtus hyperboreus*) обитает в предгорных и горных районах Северо-Востока Якутии, от низовья Енисея до верховьев Индигирки и Колымы [32]. Граница ареала копытного лемминга сместилась далеко на север в зону тундры, а современное распространение степной пеструшки связано с минусинскими и абаканскими степями.

Позднеплейстоценовая фауна грызунов Северо-Западного Алтая. Возраст отложений Каминной пещеры соответствует второй половине сартанского оледенения и началу голоцена. Абсолютные датировки слоев показывают временной интервал 15–8 тыс. лет [18]. Каминная фауна включает 14 родов грызунов – *Tamias*, *Spermophilus*, *Marmota*, *Sicista*, *Apodemus*, *Cricetulus*, *Ellobius*, *Myospalax*, *Clethrionomys*, *Alticola*, *Lagurus*, *Lemmus-Myopus*, *Arvicola*, *Microtus*. В дальнейшем анализе использованы данные только по полевым. На протяжении более 7 тыс. лет многочисленными видами в каминной фауне были скальные полевки (*Alticola strelzowi* и *A. macrotis*, 10–15 %), степная пеструшка (19–40 %) и узкочерепная полевка (28–49 %), обычна полевка-экономка (3–8 %). Остальные виды грызунов – редки или очень редки [19]. По соотношению фоновых видов в каминной фауне можно сказать, что она близка к южному варианту гипербореяного комплекса, выделенного для Южного Урала [5]. Отличие в том, что в каминной фауне отсутствуют сибирский и копытный лемминги, а многочисленны плоскочерепная и большеухая полев-

ки – специализированные горные виды, не встречающиеся в горах Южного Урала.

Возраст отложений Страшной пещеры датируется от 31,5 до 25 тыс. лет [33] и соответствует каргинскому межледниковью. Фауна включает 14 родов грызунов: *Spermophilus*, *Marmota*, *Sicista*, *Apodemus*, *Cricetulus*, *Cricetus*, *Ellobius*, *Myospalax*, *Clethrionomys*, *Alticola*, *Lagurus*, *Eolagurus*, *Arvicola*, *Microtus*. Доминируют два вида полевок – узкочерепная (43,5 %) и плоскочерепная (*Alticola strelzowi*, 13,4 %), обычны – степная и желтая пеструшки (*L. lagurus* и *E. luteus*), полевка-экономка и лесные полевки. Остальные виды мелких млекопитающих входят в категорию редких или очень редких [34].

В доминирующую группировку грызунов Северо-Западного Алтая входят плоско- и узкочерепная полевки и степная пеструшка, следовательно, в долинах рек Ануй и Чарыш преобладали открытые ландшафты с выходами скал и каменистых россыпей, с преимущественно полынными и злаково-разнотравными растительными ассоциациями.

Современная фауна грызунов Северо-Западного Алтая. По данным отловов, в лесостепном поясе многочисленны мышовки (*Sicista betulina* и *S. napaeva*, 24–28 %), красная полевка (6–14 %) и экономка (16–21 %). Менее многочисленны два вида мышей (*Apodemus peninsulae* и *A. agrarius*), цокор (*Myospalax myospalax*), красно-серая, узкочерепная, темная и обыкновенная полевки. В погадках филина наибольшую долю в остатках составляют обыкновенный хомяк, цокор и водяная полевка, невелика доля плоско- и узкочерепной, обыкновенной и лесных полевок, мышей и мышовок. По сравнению с ископаемой фауной долины р. Ануй видовой состав современной фауны сократился до 15 видов – исчезли степная и желтая пеструшки, хомячки, тушканчики и слепушонка [19, 35, 36].

Современная фауна грызунов Тигирекского хребта Западного Алтая представлена 13 таксонами. Во всех типах ландшафта доминируют лесные полевки (красная и красно-серая), алтайская мышовка (*Sicista napaeva*) и полевка-экономка, субдоминанты – темная полевка и восточно-азиатская мышь (*Apodemus peninsulae*), остальные виды обычны или редки [37]. При оценке сходства ископаемой и современной фауны Северо-Западного Ал-

Соотношение остатков полеvoчьих в локальных фаунах Северо-Западного Алтая и среднего Енисея сартанского ледниковья, %

Таксон	Пещеры		
	Каминная	Еленева	Тоннельная [25]
<i>Clethrionomys rutilus</i>	0,1	12,8	4,2
<i>C. rufocanus</i>	0,3	6,9	0,4
<i>Alticola strelzowi</i>	3,5	–	–
<i>A. macrotis</i>	1,3	–	–
<i>A. sp.</i>	9,1	3,2	2,2
<i>Lagurus lagurus</i>	30,3	1,5	3,7
<i>Dicrostonyx sp.</i>	–	0,3	4,6
<i>Lemmus – Myopus</i>	0,1	1,8	7,8
<i>Arvicola terrestris</i>	0,1	0,4	–
<i>Microtus gregalis</i>	44,3	42,4	36,7
<i>M. oeconomus</i>	4,5	29,8	20,3
<i>M. agrestis</i>	–	0,2	1,3
<i>M. arvalis</i>	0,3	–	2,6
<i>M. middendorffii-hyperboreus</i>	–	0,7	9,1
Всего остатков	6932	20300	6296

тая по критерию Животовского показано, что они достоверно различаются ($r = 0,38$).

При сравнении сартанской фауны грызунов пещер Еленева, Тоннельной и Каминной выявлено, что в каминной фауне преобладают узкочерепная полевка, степная пеструшка и скальные полевки двух видов (табл. 5). В фауне пещеры Еленева многочисленны полевки узкочерепная, красная и экономка, а в тоннельной – полевки из группы “*middendorffii-hyperboreus*”, а также узкочерепная и экономка. По видовому составу ископаемые фауны среднего Енисея сходны. Доли степной пеструшки, копытного лемминга и полевок из группы “*middendorffii-hyperboreus*” не превышали 1,5, 0,6 и 7 % соответственно. Скальные полевки из отложений среднего Енисея, скорее всего, входят в группу *argen-tatus*, и доля их не превышала 3 %. В каминной фауне отсутствуют копытный лемминг и полевки из группы “*middendorffii-hyperboreus*”, но всегда присутствуют лесной лемминг, лесные полевки, доля которых в фауне очень низка [19]. Следовательно, в горах Северо-Западного Алтая преобладали перигляциальные степи с выходами скал и с небольшими участками леса по долинам рек, в то время как в горах и предгорьях Восточного Саяна

была распространена лесостепь с небольшими участками сухой холодной степи, с преобладанием пойменных лугов и лесов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе анализа ископаемой фауны грызунов среднего Енисея конца неоплейстоцена выделен гипербореинный комплекс млекопитающих. Во второй половине голоцена (голоценовый оптимум, временной интервал 5–6 тыс. л. н.) происходит деградация гипербореинного комплекса. Именно здесь можно констатировать эволюционный рубеж перехода этого комплекса в лесной и лесостепной. Из фауны исчезают копытный лемминг, степная пеструшка, полевки из группы “*middendorffii-hyperboreus*” и значительно увеличивается доля красно-серой и красной полевок. В современной фауне лесного пояса доминируют красная, красно-серая полевки, полевка-экономка и восточно-азиатская мышь, на остепненных участках – узкочерепная полевка, а на увлажненных поймах лесостепи – водяная полевка.

На Северо-Западном Алтае в конце плейстоцена существовал гипербореинный комплекс млекопитающих южного типа, который имел

свои региональные особенности. В нем отсутствовал копытный лемминг, а доминирующая группировка представлена узко- и плоскочрепной полевками и степной пеструшкой. Потепление климата и увеличение влажности в голоцене привели к исчезновению перигляциального ландшафта и сокращению тундро-степных местообитаний. В голоцене формировалась фауна переходного типа, в которой менялось соотношение степных и таежных видов. Современная фауна мелких млекопитающих среднегорной части Северо-Западного Алтая относится к лесостепному или таежному комплексу млекопитающих.

Работа поддержана программой Президиума СО РАН № 63 “Эволюционно-экологический анализ морфологического и таксономического разнообразия позвоночных животных Сибири и Урала: популяционный и ценотический аспекты” и грантом РФФИ № 11-04-00141.

ЛИТЕРАТУРА

1. Величко А. А., Кононов Ю. М., Фаустова М. А. Геохронология, распространение и объем оледенения Земли в последний ледниковый максимум в свете новых данных // Стратиграфия, геологическая корреляция. 2000. Т. 8, № 1. С. 3–16.
2. Siegert Ch., Romanovksy N. N. The late-pleistocene “ice con plex” a phenomenon of the non-glaciated areas of Northern Eurasia // Abstracts of First ann. Workshop of the EST Scientific Programme: Quaternary Environment of the Eurasian North (QUEEN). Strasburg, Geomar, 1996. P. 122–123.
3. Nissen F., Weiel D., Ebel T. Sea-land correlation of weichselian glaciations in central Sibiria – implications from marine and lacustrine high resolution seismic profiles and sediments cores // Quaternary Environment of the Eurasian North (QUEEN) / First ann. Workshop. Strasburg, Geomar, 1996. P. 90–91.
4. Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 221 с.
5. Смирнов Н. Г. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС, 2001. С. 209–219.
6. Савинецкий А. Б., Киселева Н. К., Хасанов Б. Ф. Некоторые проблемы исторической экологии: объекты, методы, результаты интерпретации // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 10. С. 1188–1201.
7. Stuart A. J. Mammalian extinction in the Late Pleistocene of northern Eurasia and North America // Biological Review. 1991. Vol. 66. P. 453–562.
8. Маркова А. К., ван Кольфсхотен Т., Бохнке 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.). М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2008. 556 с.
9. Смирнов Н. Г. Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии // Вековая динамика биогеоценозов. М.: Наука, 1992. С. 17–35.
10. Fernandez-Jalvo Y. Small mammal taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1995. Vol. 114. P. 167–195.
11. Hadly E.A. Fidelity of terrestrial vertebrate fossils to a modern ecosystem // Ibid. 1999. Vol. 149. P. 389–409.
12. Чеха В. П., Андренко О. В., Макаров Н. П., Орлова Л. А. Природная среда позднеледниковья и голоцена Красноярского археологического района (по данным изучения пещеры Еленева) // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск, 2000. Вып. 2. С. 443–457.
13. Бородин А. В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность). Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 99 с.
14. Semken H. A. jr., Wallace S. C. Key to Arvicoline (“Microtine rodents”) and Arvicoline-like lower first molars recover from Late Wisconsinan and Holocene/ Archaeological and Paleontological Sites in Eastern North America // J. of Archaeological Sci. 2002. Vol. 29. P. 23–31.
15. Екимов Е. В., Сафонов А. А. Материалы по питанию ушастой и болотной сов в окрестностях Красноярска // Фауна и экология животных юга Средней Сибири. Красноярск, 2006. Вып. 4. С. 107–110.
16. Екимов Е. В., Сафонов А. А. Новые сведения о трофических связях филина в лесных экосистемах долины Енисея // Там же. С. 95–107.
17. Археология, геология и палеогеография плейстоцена и голоцена Горного Алтая / А. П. Деревянко, А. К. Агаджанян, Г. Ф. Барышников и др. Новосибирск, 1998. 176 с.
18. Деревянко А. П., Болиховская Н. С., Маркин С. В., Собалев В. М. Палеогеография финала плейстоцена среднегорной зоны Северо-Западного Алтая // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск, 2000. Вып. 2. С. 147–150.
19. Дупал Т. А. Перестройка сообществ мелких млекопитающих на рубеже плейстоцена и голоцена Северо-Западного Алтая // Палеонтол. журн. 2004. № 1. С. 78–84.
20. Малеева А. Г. К методике палеоэкологического анализа териофаун позднего кайнозоя // История и эволюция современной фауны грызунов СССР. М., 1983. С. 146–178.
21. Историческая экология животных гор Южного Урала / Н. Г. Смирнов, В. Н. Большаков, П. А. Косинцев и др. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 243 с.
22. Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М.: Наука, 1977. 171 с.
23. Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40, № 4. С. 587–602.

24. Павлинов И. Я., Крускоп С. В., Варшавский А. А., Борисенко А. В. Наземные звери России. Справочник-определитель. М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2002. 298 с.
25. Смирнов Н. Г. О подходах к исследованию исторической динамики животного населения мелких млекопитающих // Новейшие археозоологические исследования в России. М.: Языки славян. культуры, 2003. С. 57–80.
26. Оводов В. Д., Мартынович Н. В. Позвоночные пещер Бирусинского карстового района // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск, 2000. Вып. 2. С. 375–382.
27. Андренко О. В. Эколого-фаунистический анализ полевков долины среднего Енисея в позднем антропогене: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1998. 22 с.
28. Галкина Л. И., Потапкина А. Ф., Дупал Т. А., Николаев В. В. Позднеплейстоценовая и современная териофауна Чулымско-Енисейской впадины (Назаровская котловина) и Кузнецкого Алатау // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. Вып. 40. С. 245–255.
29. Екимов Е. В. Разнообразие трофических связей ушастой совы в зонально-экологическом градиенте среды обитания // Вестник ИрГСХА, 2010. Вып. 41. С. 21–28.
30. Виноградов В. В. Состав и структура населения мышевидных грызунов лесного пояса Саян и Кузнецкого Алатау // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 3. С. 351–359.
31. Фадеева Т. В., Смирнов Н. Г. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Голицынский, 2008. 172 с.
32. Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.
33. Орлова Л. А., Кузьмин Я. В., Волкова В. С., Зольников И. Д. Мамонт (*Mammuthus primigenius* Blum.) и древний человек в Сибири: сопряженный анализ ареалов популяций на основе радиоуглеродных данных // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. Новосибирск, 2000. Вып. 2. С. 383–412.
34. Дупал Т. А. Возможные причины вымирания желтой пеструшки на большей части плейстоценового ареала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. № 4. С. 63–69.
35. Дупал Т. А. Структурные перестройки сообществ грызунов в процессе динамики климата конца плейстоцена – современности // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ. Новосибирск-Москва: Тов-во научн. изданий КМК, 2010. Вып. 46. С. 93–106.
36. Агаджанян А. К. Млекопитающие позднего плейстоцена Северо-Западного Алтая в условиях активности древнего человека // Новейшие археозоологические исследования в России. М.: Языки славян. культуры, 2003. С. 81–115.
37. Литвинов Ю. Н., Пожидаева Л. В. Сравнительная характеристика сообществ мышевидных грызунов Северо-Западного Алтая и лесного пояса Алтайских гор // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 6. С. 754–759.

Mammals of the Periglacial Hyperzone of the End of Pleistocene and the Formation of the Modern Rodent Fauna of the Mountains of West and Middle Siberia

T. A. DUPAL¹, O. V. ANDRENKO², V. V. VINOGRADOV³

¹ *Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: gf@eco.nsc.ru*

² *Krasnoyarsk State Medical University
660022, Krasnoyarsk, Partizan Zheleznyak str., 1*

³ *Krasnoyarsk State Pedagogical University
660049, Krasnoyarsk, A. Lebedeva str., 89
E-mail: vlad-vin@yandex.ru*

Fossil and modern faunas of small mammals of the end of Pleistocene to modern time in the south of West and Middle Siberia were analyzed. It is shown that during Sartan the typical hyperborean complex of mammals was spread to the middle reach of the Yenisey. In the north-west of the Altay, the hyperborean complex of the mammals of southern type existed at the end of Pleistocene; it had its specific regional features. Warming and an increase in humidity in Holocene caused the disappearance of periglacial landscape and reduction of the area occupied by the tundra-steppe ecotopes. Expansion of the forest belt caused degradation of the hyperborean complex of mammals. In the second half of Holocene, the formation of forest and forest-steppe complexes of small mammals occurred.

Key words: late Pleistocene, Holocene, fauna, rodents, mountains, West and Middle Siberia.