

УДК 569.742.4(470.53/.54)“626/627”

АРЕАЛЫ ВИДОВ РОДА *MARTES* (CARNIVORA, MUSTELIDAE) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ В ПОЗДНЕМ НЕОПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

© 2014 г. В. В. Гасилин¹, П. А. Косинцев¹, Д. И. Ражев², Т. В. Фадеева³

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия
e-mail: GasilinV@yandex.ru, kra@ipae.uran.ru

²Институт проблем освоения Севера СО РАН, Тюмень 625026, Россия
e-mail: rajevd0@gmail.com

³Горный институт УрО РАН, Пермь 614007, Россия
e-mail: fadeeva.tatyana@mail.ru

Поступила в редакцию 10.01.2013 г.

Проведено определение видовой принадлежности нижних челюстей представителей рода *Martes* из поздненеоплейстоценовых и голоценовых местонахождений Среднего Урала методом дискриминантного анализа. Установлено, что в позднем неоплейстоцене на Среднем Урале обитал соболь. До конца 18 века его ареал занимал всю территорию. С начала 19 в. ареал начал сокращаться к северу и северо-востоку. За 150 лет юго-западная граница сместилась на 3° и к середине 20 в. заняла современное положение. Куница появилась на Среднем Урале в голоцене не позднее 8000 лет назад и обитает на всей территории до настоящего времени.

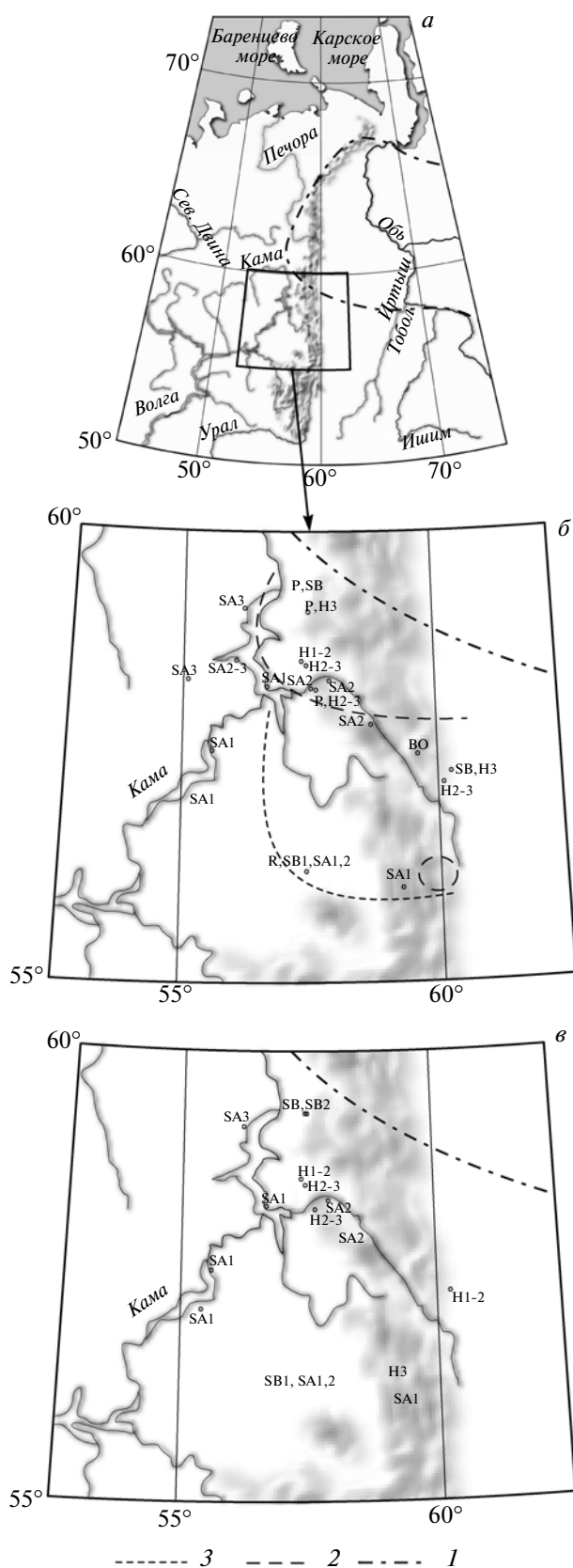
Ключевые слова: *M. zibellina*, *M. martes*, нижняя челюсть, видовая диагностика, ареал, Средний Урал, неоплейстоцен, голоцен.

DOI: 10.7868/S0044513414020056

На Среднем Урале в настоящее время обитают два вида рода *Martes* — лесная куница (*Martes martes* L. 1758) и соболь (*M. zibellina* L. 1758) (Марвин, 1969). На всей территории обитает *M. martes*, а в северо-восточной части региона проходит южная граница ареала *M. zibellina* (рисунок, а). Таким образом, на севере Среднего Урала ареалы этих видов перекрываются. В связи с этим возникает проблема, сформулированная Павлиным (1963, с. 75): “кто, соболь или лесная куница, впервые заселил Урал, и как считать современную западную границу ареала соболя: является ли она первичной или, наоборот, вторичной?”. Обоснованного решения эта проблема не имела до настоящего времени. Связано это с тем, что решена она может быть по результатам анализа изменения восстановленных по ископаемым остаткам границ ареалов, а достоверное видовое определение костных остатков до последнего времени было невозможно. Методики определения *M. zibellina* и *M. martes* разработаны только для черепов и полых костей (Новиков, 1956). В ископаемом материале преобладают остатки посткраниального скелета и нижние челюсти, методика видовой определения которых или не разработана, или определение проблематично (Паавер, 1965; Гасилин, Косинцев, 2013). Остатки представителей

рода *Martes* найдены во многих местонахождениях позднего неоплейстоцена и голоцена Среднего Урала. Часть исследователей определяла их до уровня рода — *Martes* sp. (Верещагин, 1982; Косинцев, 1986; 1988; 1995; 2003; Варов, Косинцев, 1996; Kosintsev, 1996; 2007; Косинцев, Воробьев, 2000; Косинцев и др., 2000; Косинцев, Орлова (Мамяченкова), 2002; Петров, 2003; Улитко, 2003; 2005; 2006; 2012; Петров, Косинцев, 2005; Ражев и др., 2005; Фадеева, Смирнов, 2008; Изварин, Улитко, 2009). Многие исследователи определяли ископаемые остатки до вида, основываясь на субъективных оценках. При этом в ископаемом материале определялись как *M. martes*, так и *M. zibellina* (Кузьмина, 1975; 1982; 2005; Сериков, Кузьмина, 1985; Косинцев, 1988; 1995; Варов, Косинцев, 1996; Кузьмина, Саблин, Цыганова, 1999; Петров, 2003; Петров, Косинцев, 2005; Улитко, Широков, 2006; Фадеева, Смирнов, 2008; Косинцев, Пластеева, 2009). Поэтому использовать эти определения для объективной реконструкции истории видов рода *Martes* на Среднем Урале не представлялось возможным. Разработана специальная методика видовой диагностики отдельных нижних челюстей (Гасилин, Косинцев, 2013), позволяющая решить сформулированную выше проблему.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА



Под Средним Уралом в настоящей работе понимается не только часть горной системы от $59^{\circ}15'$ до $55^{\circ}54'$ с.ш. (Борисевич, 1971), но и области Приуралья и Зауралья. Остатки представителей рода *Martes* на Среднем Урале найдены в трех тафономических типах местонахождений: в зоогенных отложениях карстовых полостей, в зоогенно-антропогенных отложениях карстовых полостей, в культурных слоях древних поселений людей. В этих местонахождениях найдено более 4000 костных остатков рода *Martes*. Подавляющее большинство их является костями посткраниального скелета. Из краниального скелета наиболее многочисленны нижние челюсти. Черепа более редки. Большая часть ископаемых костей представлена фрагментами.

Наилучшими объектами для дифференциации видов рода *Martes*, как и других млекопитающих, являются черепа. Известно, что у *M. zibellina* более удлиненная, чем у *M. martes* мозговая капсула, барабанные камеры сильнее вытянуты в продольном направлении, так что расстояние между ними в области сонных не превышает половины длины камеры от ее переднего конца до заднего края бокового затылочного отростка, сосцевидные отростки у *M. zibellina* не выступают наружу за край слуховых отверстий (Новиков, 1956), а передний край небной вырезки имеет выраженный выступ в отличие от *M. martes* (Павлинин, 1963). Диагностический вес имеет форма наружного края r3: у *M. martes* она вогнутая, у *M. zibellina* — нет (Павлинин, 1963). Но, как правило, этих признаков недостаточно для определения видовой принадлежности фрагментов черепов, в виде которых обычно представлен ископаемый материал. Хорошо отличаются также и половые кости (os penis) видов (Новиков, 1956), однако их крайне редко находят в ископаемом состоянии. От краниального скелета обычно остаются нижние челюсти. Это довольно прочные кости, кроме того, парные образования, поэтому сохраняются лучше и находятся чаще, чем черепа. В данной работе для определения видового состава субфосильных остатков рода *Martes* использованы нижние челюсти. Ранее уже предпринимались попыт-

Рисунок. Местонахождения верхнего неоплейстоцена и голоцена с остатками нижних челюстей представителей рода *Martes* и изменение восстановленной западной границы ареала *M. zibellina* в историческое время на Среднем Урале: а — район исследования; б — местонахождения остатков *M. zibellina*; в — местонахождения остатков *M. martes*; 1 — современная граница ареала *M. zibellina*; 2 — граница ареала *M. zibellina* в 19 в.; 3 — граница ареала *M. zibellina* в конце 18 в.; Р — поздний неоплейстоцен; Н1-2 — ранний-средний голоцен; Н2-3 — средний-поздний голоцен; Н3 — поздний голоцен (субатлантический период 3). общепринятые сокращения периодов голоцена см. в тексте.

ки определения их видовой принадлежности. Для идентификации нижних челюстей *M. zibellina*, *M. martes* и *M. foina* использовали графический метод (Паавер, 1965), а для различения нижних челюстей *M. martes* и *M. foina* С. Герасимовым (Герасимов, 1983; Gerasimov, 1985) применялся дискриминантный анализ.

Всего в местонахождениях Среднего Урала найдено 436 нижних челюстей представителей рода *Martes*. Из них в работе использован 321 экз. Остальные не включены в анализ из-за сильной фрагментации.

Для датирования местонахождений использованы разные методы. Часть местонахождений датирована радиоуглеродным методом. Все древние поселения людей и зоогенно-антропогенные отложения карстовых полостей датированы археологическими методами по найденным в них культурным остаткам. Ряд местонахождений в зоогенных отложениях карстовых полостей датирован на основании данных о литологии и стратиграфии отложений. В результате все местонахождения распределены по хронологическим группам. Сформировано 13 таких групп (табл. 1): поздний неоплейстоцен – 128000–10300 лет назад; борельский период (BO) – 9300–8000 лет назад; ранний-средний голоцен – 10300–2600 лет назад; атлантический период (AT) – 8000–4600 лет назад; суббореальный период 1 (SB 1) – 4600–4100 лет назад; суббореальный период 2 (SB 2) – 4100–3200 лет назад; суббореальный период 1-3 (SB) – 4600–2600 лет назад; средний-поздний голоцен – 8000–2600 лет назад; суббореальный период 3–субатлантический период 1 (SB 3–SA 1) – 3100–2600 лет назад; субатлантический период 1 (SA 1) – 2600–1800 лет назад; субатлантический период 2 (SA 2) – 1800–800 лет назад; субатлантический период 3 (SA 3) – 800–300 лет назад; поздний голоцен – 2600–300 лет назад. Данные о распространении соболя и куницы на Среднем Урале за последние 300 лет взяты из письменных источников (Сабанеев, 1874; 1988 а; 1988 б; Кириков, 1966; Марвин, 1969). Эти последние столетия отнесены к историческому периоду. Ранее показано, что письменные источники, в том числе книги о собранном ясаке, могут быть использованы для изучения истории фауны и относительной численности промысловых видов в историческое время (Кириков, 1963).

Для идентификации субфоссильных экземпляров измерены примерно равные выборки правых и левых нижних челюстей (от разных особей) рецентных *M. zibellina* Северного Урала ($n = 91$, самок 41, самцов 50) и *M. martes* Восточной Европы ($n = 52$, самок 25, самцов 25, пол не известен у 2) и Урала ($n = 51$, самок 26, самцов 25). В анализ включены челюсти только от взрослых особей. Все использованные ископаемые и рецентные

коллекции хранятся в ЗИН РАН, Санкт-Петербург и в Музее ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург.

С рецентных и целых субфоссильных нижних челюстей исходно снимали 21 промер (Гасилин, Косинцев, 2013). С фрагментированных субфоссильных челюстей можно было снять не все промеры. В анализ включены челюсти, на которых измерено 10 и более признаков. Исключение сделано для 4 челюстей поздненеоплейстоценового возраста, на которых измерено от 6 до 9 признаков, что связано с малочисленностью выборки этого периода. Измерения проводились электронным штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Метрические данные по рецентным нижним челюстям двух видов представляли собой обучающие группы в стандартном и пошаговом (с включением) дискриминантном анализе. Во избежание влияния различия объемов обучающих выборок на результаты априорная вероятность классификации по статистическим моделям (дискриминантным функциям) двух видов задавалась равной 0.5.

Статистические модели для классификации (идентификации) целых нижних челюстей строились по полному набору признаков, а для классификации поврежденных челюстей – после предварительного отбора признаков, которые можно на них измерить. Пошаговый дискриминантный анализ выполнен в отношении наборов признаков с целью их редукции и дальнейшей классификации экземпляров по соответствующим статистическим моделям. Построено 40 таких моделей. Классификация субфоссильных экземпляров по ним предварялась поэтапной проверкой валидности моделей. На первом этапе отбирались те, верность идентификации в которых для обоих видов оценивалась не ниже 85%. На втором этапе проводили пробную идентификацию, для чего использовали тестовые выборки – по 5 рецентных экземпляров нижних челюстей каждого из видов, изначально не включенных в обучающие группы. Идентифицированными в настоящей работе считались такие экземпляры, апостериорная вероятность отнесения которых к одному из видов была не ниже значения 0.85. Все экземпляры тестовых выборок идентифицированы в моделях верно.

В каждой модели классифицировались все челюсти (в том числе целые), на которых измерены признаки, включенные в данную модель. В результате целые и в разной степени поврежденные экземпляры классифицированы в разных моделях неоднократно (до 14 раз). Расчеты выполнены в пакете программ Statistica 6.

Систематическое положение представителей рода *Martes* на Среднем Урале. В настоящее время на Среднем Урале обитает куница, относимая к подвиду уральская лесная куница – *Martes (M.) martes uralensis* Kusnetzov 1941 (Аристов, Барышников, 2001). Соболя, обитающий на Среднем

Таблица 1. Результаты классификаций по дискриминантным функциям нижних челюстей представителей рода *Martes* из верхнечетвертичных местонахождений Среднего Урала

Период	Местонахождение	Координаты		Результат идентификации			Признаков в модели
		с.ш.	в.д.	z	m	mz	
Поздний голоцен	Бажуково III грот	56°32'	59°16'	0	1	0	17
	Бобылек грот	56°23'	57°37'	0	0	2	21
	Большой Глухой грот	58°16'	57°59'	17	2	3	10–21
	Кизеловская (Медвежья) пещера	59°03'	57°36'	2	0	0	12–15
	Першинская I пещера	57°27'	61°27'	2	0	0	10–16
	Усьвинская пещера	58°41'	57°37'	7	1	1	16–21
SA 3	Родановское городище	59°84'	56°19'	1	1	0	14–20
	Рождественское городище	58°30'	55°13'	3	1	1	15–21
SA 2-3	Анюшкар (Кыласово) городище	58°53'	56°07'	1	1	1	21
SA 2	Бобылек грот	56°23'	57°37'	5	9	4	10–21
	Бычки (Туристов) пещера	57°40'	58°54'	32	8	11	10–21
	Саламатовское городище	58°30'	57°75'	6	13	3	10–21
	Телячий Брод селище	58°20'	57°47'	1	0	1	18–21
SA 1	Алтен-Тау городище	57°51'	55°54'	2	1	1	19–21
	Бобылек грот	56°23'	57°37'	14	4	4	10–21
	Гремячанское святилище	57°10'	55°36'	12	2	4	10–21
	Конецгорское городище	58°14'	56°29'	15	7	6	19–21
	Половинное I селище	57°56'	55°57'	1	0	0	16
	Серный Ключ городище	56°02'	59°34'	2	1	0	19–21
SB 3-SA 1	Заурчим селище	57°57'	56°01'	0	0	1	21
Средний-поздний голоцен	Большой Глухой грот	58°16'	57°59'	16	5	5	12–21
	Геологов I пещера	58°46'	57°44'	2	0	1	11–21
	Геологов III пещера	58°46'	57°43'	2	0	0	10–16
	Котел пещера	58°01'	58°10'	3	0	0	21
	Рбристая пещера	58°46'	57°44'	0	1	0	10–16
SB (1-3)	Большая Махневская пещера	59°27'	57°41'	2	1	0	10–17
SB 2	Большая Махневская пещера	59°27'	57°41'	1	1	0	14–21
SB 1	Бобылек грот	56°23'	57°37'	7	5	0	11–21
AT	Першинская I пещера	57°27'	61°27'	2	1	0	17–19
Ранний-средний голоцен	Бобылек грот	56°23'	57°37'	0	1	0	21
	Верхнегубахинский грот	58°53'	57°38'	1	0	0	10–16
	Лобвинская пещера	59°28'	60°04'	0	0	1	20
	Мариинская пещера	58°53'	57°37'	12	4	4	18–21
	Шигирский торфяник	57°22'	60°10'	1	0	0	10–16
BO	Береговая II стоянка	57°49'	59°57'	1	0	0	21
Поздний неоплейстоцен	Бобылек грот	56°23'	57°37'	0	0	1	13
	Большой Глухой грот	58°16'	57°59'	3	0	0	6–9
	Долгого Камня III пещера	59°31'	57°41'	2	0	0	10–16
	Кизеловская (Вишер) пещера	59°05'	57°40'	3	0	0	8–21
	Тайн пещера	59°25'	57°46'	8	0	0	11–21

Примечание. z – *Martes zibellina*, m – *M. martes*, mz – вид не установлен.

Урале, относится к подвиду уральский соболь — *Martes (M.) zibellina zibellina* L. 1758 (Аристов, Барышников, 2001). По ископаемым материалам из Кизеловской (Медвежьей) пещеры описан ископаемый подвид соболя — *Martes (M.) zibellina vereshchagini* Kuzmina 2005 (Кузьмина, 2005). Автор описания датировала изученные ископаемые костные остатки и, соответственно, описанный подвид поздним неоплейстоценом (Кузьмина, 2005). Наше изучение с помощью органолептического метода (Верещагин, 1979) голотипа и паратипов, по которым описан этот подвид, показало, что эти костные остатки датируются поздним голоценом. Таким образом, ископаемый подвид *Martes (M.) zibellina vereshchagini* Kuzmina 2005 следует датировать поздним голоценом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из 321 экз. целых и фрагментированных (число признаков $n > 9$) субфоссильных нижних челюстей не удалось идентифицировать 57 экз., которые составили проблемную группу *M. zibellina*-*M. martes*. Для остальных 264 включенных в анализ нижних челюстей видовая принадлежность установлена (табл. 1).

Поздний неоплейстоцен. Остатки рода *Martes* найдены в 12 местонахождениях позднего неоплейстоцена (Кузьмина, 1975; Кузьмина и др., 1999; Косинцев, Воробьев, 2000; Косинцев и др., 2000; Улитко, 2003; 2005; 2012; Ражев и др., 2005; Улитко, Широков, 2006; Kosintsev, 2007; Фадеева, Смирнов, 2008). Хронологически эти местонахождения характеризуют весь поздний неоплейстоцен от 128 000 до 10 300 лет назад. Просмотрены материалы из всех этих местонаждений. В большинстве из них остатки сильно фрагментированы и не пригодны для видовой диагностики. Для анализа оказалось возможным использовать 17 в разной степени фрагментированных челюстей из 5 местонаждений (табл. 1). До вида диагностировано 16 экз., и все они отнесены к соболу. Эти нижние челюсти происходят из местонаждений разного возраста. Наиболее древний возраст имеют челюсти из местонаждений в пещере Тайн и в гроте Большой Глухой. Для отложений в пещере Тайн получены радиоуглеродные даты: 39190 ± 360 , ОхА-16961; 39580 ± 360 , ОхА-16965; 39630 ± 360 , ОхА-16962; 40340 ± 370 , ОхА-16963; 47600 ± 900 , ОхА-16958 лет назад (Pacher, Stuart, 2009) и запредельная дата — более 49 600 лет. Для отложений в гроте Большой Глухой получены радиоуглеродные даты: 33900, ЛЕ-4201 и 38200 ± 900 , ГИН-8404 лет назад (Свеженцев, Щербакова, 1997) и запредельная дата — более 64 400 лет (Барышников, 2007). На основе радиоуглеродных дат и сопутствующей фауны млекопитающих (Кузьмина и др., 1999) отложения в обоих местонахождениях могут быть датированы первой по-

ловиной невянского интерстадиала позднего неоплейстоцена (каргинского, средневалдайского интерстадиала, первая половина морской изотопной стадии 3), т. е. 60 000–33 000 лет назад (Mangerud, 1989; Арасланов, 1992). Отложения в пещерах Кизеловская (Виашер) и Долгого Камня III не имеют радиоуглеродных дат. Их возраст определен по сопутствующей фауне млекопитающих (Фадеева, Смирнов, 2008; Фадеева и др., 2010). Отложения в пещере Кизеловская (Виашер) имеют широкую дату — весь поздний неоплейстоцен, т. е. 128 000–10 300 лет назад. Отложения в пещере Долгого Камня III могут быть датированы более точно — невянским интерстадиалом позднего неоплейстоцена (каргинским, средневалдайским интерстадиалами, морской изотопной стадией 3), т. е. 60 000–24 000 лет назад.

Анализ нижних челюстей из позднееоплейстоценовых местонаждений Среднего Урала показал, что все они принадлежат соболу. Это позволяет сделать вывод о том, что в позднем неоплейстоцене на Среднем Урале обитал только соболь.

Голоцен. Остатки рода *Martes* в голоценовых местонахождениях весьма многочисленны, но во времени местонахождения распределены очень неравномерно (табл. 1). Ранним и средним голоценом датируется 8 местонаждений, из которых в анализе использовано 44 челюсти. Средним и поздним голоценом датируется 6 местонаждений, из которых в анализ включено 36 челюстей. Поздним голоценом датируется 17 местонаждений, из которых в анализе использовано 217 челюстей (табл. 1).

Ранним голоценом достоверно датировано одно местонахождение, в котором найдена одна челюсть соболя (табл. 1). Из 4 местонаждений раннего-среднего голоцена проанализировано 23 челюсти, среди которых определено 13 челюстей соболей и 5 челюстей куниц. Из 4 местонаждений среднего голоцена определено 13 челюстей соболя и 8 челюстей куницы. Поздний голоцен представлен 17 местонахождениями, из которых определены 123 челюсти соболя и 52 челюсти куницы (табл. 1).

Анализ полученных данных показывает, что большая часть самых ранних находок челюстей куницы происходит из местонаждений с широкой датировкой — ранний-средний голоцен, т. е. с возрастом 10 300–2600 лет назад. Наиболее ранняя находка с узкой хронологической датой происходит из отложений Першинской пещеры, которые на основании радиоуглеродной даты относятся к началу атлантического периода (табл. 1), т. е. 8000–7000 лет назад. Таким образом, на Среднем Урале куница появляется не позднее начала атлантического периода голоцена (рисунок, в). По соотношению челюстей соболя и куницы можно примерно оценить их соотношение в раз-

Таблица 2. Соотношения (%) шкурок соболя и куницы лесной в ясаке, который взимался на Среднем Урале в 17 в. (по: Кириков, 1966)

Район	Соболь	Куница лесная	<i>n</i> , экз.
Среднее и нижнее течение р. Сосьва	99.9	0.1	1607
Бассейн р. Ляля	99.9	0.1	1057
Бассейны рр. Тура и Салда	100.0	0.0	838
Бассейн р. Тагил	99.8	0.2	1068
Бассейны рр. Нейва и Мулгай	98.0	2.0	248
Верхнее и среднее течение р. Реж	81.8	18.2	661
Верхнее и среднее течение р. Чусовая	72.7	27.3	1098
Верхнее течение р. Уфа	24.0	76.0	129

ные периоды. В раннем-среднем голоцене ее остатки составляли 26%, в среднем голоцене — 38%, в позднем голоцене — 30%. Т.е. на протяжении всего голоцена численность ее была примерно в 2 раза ниже, чем соболя.

Историческое время. Наиболее ранние данные о распространении соболя и куницы на Среднем Урале в этот период представлены в материалах по сбору ясака в 17 в. (Кириков, 1966). Они показывают, что соболь и куница заселяли весь Средний Урал (табл. 2). По соотношению шкурок соболя и куницы в ясаке (табл. 2) можно оценить примерное их соотношение в промысловой выборке, которая, вероятно, отражает их численность в природе. Анализ этого соотношения показывает, что в 17 в. почти на всей территории Среднего Урала численно преобладал соболь. Только на юге региона, в верховьях р. Уфа, его численность была ниже численности куницы (табл. 2). На юго-западе Среднего Урала, в Кунгурской лесостепи, численность соболя, вероятно, была очень низкой. На это указывает тот факт, что в этом районе ясак исчисляли не в соболиных шкурках, а в куньих (Кириков, 1966). В целом, численность куницы была относительно высокой в южной половине Среднего Урала, от верховьев р. Уфа (примерно 55°30' с.ш.) до р. Реж (примерно 57° с.ш.). Севернее численность куницы резко падала, зверь составлял в добыче менее 1% (табл. 2).

В 18 в., по данным письменных источников (Кириков, 1966), ареал соболя продолжал занимать весь Средний Урал (рисунок, б). Однако численность вида сильно сократилась, и появились большие районы, где вид отсутствовал. В 1730-х гг. соболь исчез в лесах около г. Екатеринбурга и г. Невьянска. Южнее, в лесах верховьев р. Уфа, по данным П.-С. Палласа, *M. zibellina* встречался в

первой половине 1770-х гг., но был уже редким видом (Паллас, 1786; 1788). В конце 18 — первой трети 19 вв. южная граница ареала *M. zibellina* отступила к северу на 0.5°–1° (примерно до 56° 30' с.ш.), но севернее вид еще встречался во многих местах Среднего Урала (Кириков, 1966). На протяжении всего 19 в. продолжалось отступление южной границы соболя к северу и северо-востоку (рисунок, б). На западном склоне центральной и южной частей Среднего Урала вид исчез к середине 19 в. (Сабанеев, 1988 б). Во второй половине 19 в. ареал соболя стал разорванным. В южной части Среднего Урала, в верховьях р. Уфа (примерно 55°30' с.ш.), до 1870-х гг. сохранялась изолированная популяция (Сабанеев, 1988; 1988 а), а южная граница основного ареала проходила по 58° с.ш., т.е. севернее примерно на 300 км (рисунок, б). В первой половине 20 в. граница ареала соболя сместилась в северо-восточном направлении и заняла свое современное положение (примерно 59°30' с.ш.) (рисунок, б). Таким образом, сплошная южная граница его ареала переместилась с 56° на 59° с начала 19 в. до середины 20 в., т.е. на 3° примерно за 150 лет. Ареал куницы за этот период не изменился, а численность на Среднем Урале значительно увеличилась. Так, в верховьях р. Тагил, где в 17 в. доля куницы в добыче была менее 1% (табл. 2), в середине 19 в. соболь и куница добывались в равных количествах (Сабанеев, 1988). В настоящее время в районе совместного обитания на Среднем Урале численность куницы примерно в 2–3 раза выше, чем соболя (Марвин, 1969; Бакеев, Бакеев, 1973; Полузадов, 1973).

В позднем неоплейстоцене на Среднем Урале обитал соболь и не было куницы, что, по нашему мнению, связано с особенностями экологии этих видов. На протяжении почти всего позднего не-

оплейстоцена лесная растительность на Среднем Урале была распространена только по долинам рек, а на большей части территории господствовали открытые (тундростепные) и полуоткрытые (лесотундростепные) ландшафты (Гричук, 2002; Лаптева, 2007). Соболь в меньшей степени, чем куница, связан с древесной растительностью (Юргенсон, 1933; 1956) и эти ландшафты были для него более благоприятны, чем для куницы. В начале голоцена на Среднем Урале началось формирование лесной зоны (Хотинский, 1977). С этим процессом связано появление куницы на Среднем Урале. Точное время появления куницы установить сейчас не представляется возможным, так как ископаемые материалы, датируемые ранним и ранним-средним голоценом немногочисленны. Это еще больше усложняется тем фактом, что соболь и куница дают гибридов — кидусов (Портнова, 1941), появление которых наиболее вероятно при малочисленности одного из видов. В данном случае — вселяющейся куницы. Кидусы имеют признаки обоих видов, и в зависимости от набора признаков в наших моделях их остатки могут быть либо идентифицированы как один из родительских видов, либо могут остаться неидентифицированными. Самая ранняя диагностированная находка куницы датируется началом среднего голоцена, поэтому с большой вероятностью можно полагать, что куница начала вселяться на Средний Урал в раннем голоцене.

Приведенные выше данные показывают, что на протяжении большей части голоцена и начала исторического времени соболь и куница населяли весь Средний Урал. Численность соболя до конца 17 в. была значительно выше численности куницы. В начале 18 в. численность соболя стала сокращаться, а с начала 19 в. сокращается и его ареал. В то же время ареал куницы не изменялся, а численность, по крайней мере, с середины 19 в. увеличивалась. Эти изменения в населении соболя и куницы происходили на фоне существенных изменений природной среды на Среднем Урале. С начала 18 в. здесь интенсивно развивается металлургическая промышленность, для нужд которой проводились широкомасштабные вырубki лесов. В результате коренные леса практически на всей территории сменились производными лесами. Вероятно, эти изменения являлись основным фактором сокращения численности и ареала соболя. Косвенным подтверждением этого является тот факт, что первыми районами, в которых исчез соболь, были районы гг. Екатеринбург и Невьянск (Кириков, 1966) — наиболее крупные центры металлургического производства в первой половине 18 в.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение результатов идентификации нижних челюстей представителей рода *Martes* из местонахождений позднего неоплейстоцена и голоцена Среднего Урала показало, что в позднем неоплейстоцене на Среднем Урале обитал соболь. Куница появилась в регионе не позднее начала среднего голоцена, т. е. не позднее 8000—7000 лет назад. С этого времени и до современности ареал куницы здесь не изменялся и занимал всю территорию Среднего Урала. Ареал соболя занимал весь Средний Урал на протяжении позднего неоплейстоцена, голоцена и до конца 18 в. Однако уже в 18 в. начались изменения границ ареала. Эти изменения происходили в несколько этапов. На первом этапе, с первой половины 18 в., начала усиливаться пятнистость ареала. Внутри ареала появились большие участки, в которых соболь исчез. С начала 19 в. началось сокращение ареала к северу и северо-востоку. В середине 19 в. отмечена фрагментация ареала и появление изолированных популяций, далеко расположенных от основного ареала (рисунок, б). В конце 19 в.—начале 20 в. продолжалось отступление границы ареала к северо-востоку, и к середине 20 в. она заняла современное положение (рисунок, б). Одновременно происходило и изменение относительной численности соболя и куницы. В голоценовых местонахождениях остатков соболя определено вдвое больше, чем остатков куницы (табл. 1), что указывает на постоянно более высокую численность первого. Анализ данных из письменных источников показал, что в 17 в. соболь был еще многочислен на всей территории Среднего Урала, кроме самых южных районов, где доминировала куница (табл. 2). В 18 в. уже повсеместно отмечено уменьшение населения соболя (Кириков, 1966). Численность куницы в 17 в. была относительно высокой в южных районах, примерно до 57° с.ш., а далее к северу — резко падала. Изменения численности и ареала соболя происходили параллельно с увеличением масштабов вырубki коренных лесов и заменой их производными лесами. С начала 18 в. в связи с интенсивной вырубкой коренных лесов стала падать численность соболя, что привело в дальнейшем к сокращению ареала. Очевидно, что причинами сокращения ареала соболя были не только прямое истребление для получения шкурок, но и изменения среды обитания. Вместе с тем эти же факторы не оказали существенного отрицательного влияния на население куницы. Ее численность даже выросла. При этом следует отметить, что с исчезновением соболя промысловая нагрузка на популяции куницы возросла, так как она в определенной мере заменила его в структуре промысловой добычи. Рост численности может быть связан с исчезновением соболя, как конкурента, со сменой типа лесов или с обоими этими факторами. По крайней мере, сме-

на лесной растительности не оказала отрицательного влияния на население куницы. Таким образом, соболь и куница по-разному реагировали на одинаковые изменения среды обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Лаборатории териологии ЗИН РАН, С.-Петербург, и Музея Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, за помощь в работе с материалом.

Работа проведена при финансовой поддержке РФФИ (12-04-90730-моб_ст, 12-04-00165).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арасланов А.Х.*, 1992. Геохронологическая шкала позднего плейстоцена Русской равнины // Геохронология четвертичного периода. М.: Наука. С. 10–19.
- Аристов А.А., Барышников Г.Ф.*, 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Изд-во Зоологического института, СПб. 560 с.
- Бакеев Ю.Н., Бакеев Н.Н.*, 1973. Урал и Западная Сибирь // Соболь, куницы, харза. М.: Наука. С. 172–186.
- Барышников Г.Ф.*, 2007. Семейство медвежьи (Carnivora, Ursidae). Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. I. Вып. 5. СПб.: Наука. 541 с.
- Борисевич Д.В.*, 1971. Рельеф и геологическое строение // Урал и Приуралье. Ин-т географии АН СССР. М.: Наука. 461 с.
- Варов А.И., Косинцев П.А.*, 1996. Крупные млекопитающие Приуралья в позднем голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала: Сб. науч. трудов Екатеринбург: Екатеринбург. С. 110–117.
- Верещинин Н.К.*, 1982. Кизеловская пещера – ловушка зверей на Среднем Урале // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 111. С. 37–44. – 1979. Органолептическая характеристика костей из захоронений // Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука. С. 205–211.
- Гасилин В.В., Косинцев П.А.*, 2013. Диагностика видов подрода *Martes* str. (Carnivora, Mustelidae) по метрическим признакам нижней челюсти // Зоол. журн., 2013. Т. 92. № 2. С. 221–230.
- Герасимов С.*, 1983. Видовоспецифичные особенности и половой диморфизм в размерите на черепные признаки у *Martes martes* L. и *Martes foina* Erxl. (Mammalia, Mustelidae) от България // Acta zoologica bulgarica. V. 22. P. 9–25.
- Гричук В.П.*, 2002. Растительность позднего плейстоцена. Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130000 лет // Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен–голоцен – элементы прогноза. Атлас-монография. Вып. 2. Общая палеогеография. М.: ГЕОС. С. 64–88.
- Изварин Е.П., Улитко А.И.*, 2009. Позднеплейстоценовая фауна млекопитающих из местонахождения Дыроватые Ребра 5 (р. Чусовая) // Охрана, экопросвещение, рекреационная деятельность, изучение биоразнообразия и культурного наследия на ООПТ. Материалы науч.-практ. конф. Нижний Тагил. С. 60–63.
- Кириков С.В.*, 1963. Исторические акты как основные источники для оценки запасов и определения ареала охотничье-промысловых зверей и птиц в XVI–XVIII–начале XIX вв. // Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. М.: Изд-во АН СССР. С. 52–63. – 1966. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука. 348 с.
- Косинцев П.А.*, 1986. Особенности хозяйства восточного склона Урала в раннем железном веке // Проблемы Урало-сибирской археологии: Сб. науч. тр. Свердловск. С. 79–89. – 1988. Голоценовые остатки крупных млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Сб. науч. тр. Свердловск: УрО АН СССР. С. 32–51. – 1995. Остатки крупных млекопитающих из Лобвинской пещеры // Материалы по истории биоты Среднего Урала: Сб. науч. тр. Екатеринбург: Екатеринбург. С. 58–102. – 1996. Фауна крупных млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”. С. 84–109. – 2003. Крупные млекопитающие Урала в плейстоцене и голоцене // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во УрГУ. С. 55–72.
- Косинцев П.А., Воробьев А.А.*, 2000. Остатки крупных млекопитающих из местонахождения Виашер на Среднем Урале // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Сб. науч. трудов. Челябинск: Рифей. С. 105–122.
- Косинцев П.А., Мамяченкова М.В., Бачура О.П.*, 2000. Крупные млекопитающие из отложений пещеры “Лисья” // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Сб. науч. трудов. Челябинск: Рифей. С. 123–136.
- Косинцев П.А., Орлова (Мамяченкова) М.В.*, 2002. Крупные млекопитающие из местонахождений Лобвинская пещера и Лобва I // Фауна Урала в плейстоцене и голоцене. Сб. науч. тр. Екатеринбург: Университет. С. 136–145.
- Косинцев П.А., Пластеева Н.А.*, 2009. Крупные млекопитающие Камского Приуралья в голоцене // Бюллетень Московского Общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 114. Вып. 5. С. 36–42.
- Кузьмина И.Е.*, 1975. Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене // Бюл. Комиссии по изучению четвертич. периода АН СССР. № 43. С. 63–77. – 1982. Видовой состав и относительная численность млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 111. С. 44–48. – 2005. Соболь (*Martes zibellina* L.) в позднем плейстоцене на Среднем Урале // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Рифей. С. 11–16.
- Кузьмина И.Е., Саблин М.В., Цыганова С.А.*, 1999. Видовой состав и морфологические особенности мле-

- копитающих их грота большой глухой на Среднем Урале // Охранные археологические исследования на Среднем Урале. Сб. ст. Вып. 3. Екатеринбург: Банк культурной информации. С. 4–14.
- Лаптева Е.Г.*, 2007. Развитие растительности и климата восточного склона Урала во второй половине позднего неоплейстоцена и в голоцене. Автореф. дис. ... канд. географ. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Марвин М.Я.*, 1969. Фауна наземных позвоночных животных Урала. Свердловск. Вып. 1. 156 с.
- Новиков Г.А.*, 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 294 с.
- Огнев С.И.*, 1931. Звери СССР и прилежащих стран: (звери Восточной Европы и Средней Азии). М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. 776 с.
- Паавер К.Л.*, 1965. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту. 467 с.
- Павлинин В.Н.*, 1963. Тобольский соболь: ареал, очерк морфологии, проблема межвидовой гибридизации. Свердловск. 112 с.
- Паллас П.С.*, 1786. Путешествие по разным местам Российского государства. СПб.: Императорская Академия Наук, Ч.2, Кн. 2. 571 с. – 1788. Путешествие по разным местам Российского государства. СПб.: Императорская Академия Наук, Ч. 3, полов. 2. 624 с.
- Петров А.Н.*, 2003. Остатки крупных млекопитающих из местонахождения Серный Ключ // Проблемы глобальной и региональной экологии. Материалы конф. молодых ученых, 31 марта – 4 апреля 2003 г. Екатеринбург: Академкнига. С. 183–184.
- Петров А.Н., Косинцев П.А.*, 2005. Фауна млекопитающих из пещеры “Туристов” (Средний Урал) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Рифей. С. 169–189.
- Полузадов Н.Б.*, 1973. Урал и прилегающая часть Западной Сибири // Соболь, куница, харза. М.: Наука. С. 52–59.
- Портнова Н.Т.*, 1941. Размножение кидуса // Кролиководство и звероводство. № 6. С. 22–23.
- Ражев Д.И., Косинцев П.А., Улитко А.И.*, 2005. Фауна крупных млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из грота Бобылек (Средний Урал) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Сб. науч. трудов. Челябинск: Рифей. С. 190–211.
- Сабанеев Л.П.*, 1874. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М.: Изд-во Московского Общества испытателей природы. 206 с.
- Сабанеев Л.П.*, 1988. Зверинный промысел в Уральских горах // Охотничьи звери. М.: Физкультура и спорт. С. 377–422. – 1988а. Соболь и соболиный промысел // Охотничьи звери. М.: Физкультура и спорт. С. 294–351.
- Свежнецов Ю.С., Щербакова Т.И.*, 1997. Радиоуглеродные даты палеолитических памятников Урала // Пещерный палеолит Урала. Уфа: Принт. С. 97–99.
- Серигов Ю.Б., Кузьмина И.Е.*, 1985. Мезолитическая кокшарово-юрьинская стоянка в среднем Зауралье // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 131. С. 89–92.
- Улитко А.И.*, 2003. Локальные фауны крупных млекопитающих из отложений пещеры Дыроватый Камень на реке Серга (Средний Урал) // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во УрГУ. С. 185–192. – 2005. Крупные млекопитающие позднего неоплейстоцена из грота Шайтанский на реке Чусовая (Средний Урал) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Челябинск: Рифей. С. 232–237. – 2006. Голоценовые млекопитающие из карстовых полостей Среднего Урала // Динамика современных экосистем в голоцене. Материалы Рос. науч. конф., 2–3 февр. М. С. 243–247. – 2012. Таксономическое разнообразие крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена в бассейне реки Чусовая (Средний Урал) // Биодиверситология: проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. Сб. науч. ст. IV Международной науч.-практ. конф. Чебоксары: типография “Новое время”. С. 86–88.
- Улитко А.И., Широков В.Н.*, 2006. Открытие палеолитического памятника в пещере Дыроватый Камень на реке Серге (Средний Урал) // Пятые Берсовские чтения. Сб. науч. ст. Екатеринбург: Квадрат. С. 54–57.
- Фадеева Т.В., Косинцев П.А., Ридуш Б.Т.*, 2010. Позднеплейстоценовое местонахождение фауны в Кизеловской (Вишерской) пещере: палеонтологические аспекты // Пещеры. Сб. науч. трудов. Пермь. С. 96–110.
- Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г.*, 2008. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Гощицкий. 172 с.
- Хотинский Н.А.*, 1977. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука. 198 с.
- Юргенсон П.Б.*, 1933. Об особенностях ареалов куниц (род *Martes*) // Бюл. Московского Общества испытателей природы. Отделение биологии. Т. 42. № 1. С. 62–77. – 1956. Очерки по сравнительному изучению соболя и куниц // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М.: Изд-во министерства сельского хозяйства СССР. С. 33–71.
- Gerasimov S.*, 1985. Species and sex determination of *Martes martes* and *Martes foina* by use of systems of craniometrical indices developed by stepwise discriminant analysis // Mammalia. V. 49. № 2. P. 235–248.
- Kosintsev P.A.*, 1996. Late pleistocene megamammals of the Urals // Acta zoologica cracoviensia. V. 39. № 1. P. 245–250. – 2007. Late Pleistocene large mammal faunas from the Urals // Quaternary International, V. 160. № 1. P. 112–120.
- Mangerud J.*, 1989. Correlation of the Eemian and the Weichselian with deep Sea Oxygen Isotope Stratigraphy // Quaternary International. V. 3/4. P. 1–4.
- Pacher M., Stuart A.J.*, 2009. Extinction chronology and paleobiology of the cave bear // Boreas. V. 38. № 2. P. 189–206.

RANGES OF *MARTES* SPECIES (CARNIVORA, MUSTELIDAE) IN THE MIDDLE URALS IN THE LATE PLEISTOCENE AND HOLOCENE

V. V. Gasilin¹, P. A. Kosintsev¹, D. I. Rajev², T. V. Fadeeva³

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia
e-mail: GasilinV@yandex.ru, kra@ipae.uran.ru*

²*Institute for Problems of Development of the North, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Tyumen 625026, Russia
e-mail: rajevd0@gmail.com,*

³*Mining Institute, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Perm 614007, Russia
e-mail: fadeeva.tatyana@mail.ru*

The species identification of *Martes* mandibles from sites of the Middle Urals of the Late Pleistocene and Holocene ages was carried out using the discriminant analysis. The sable was found to inhabit the Middle Urals during the Late Pleistocene. Until the end of the eighteenth century, its range covered all this territory, but from the beginning of the nineteenth century, it started reducing towards the north and northeast. During 150 years, the southwestern boundary of the sable range has shifted by 3° and by the middle of the twentieth century, it has taken the current situation. The pine marten has appeared in the Middle Urals in the Holocene not later than 8000 years ago, and it inhabits this territory up to the present.