УДК 574.4
Вековая динамика биогеоценозов. Чтения памяти академика В.Н.Сукачева. Х. - М.: Наука, 1992. 88 с. ISBN 5-02-005673-1.

В статьях сборника рассмотрены вопросы исторической экологии и палеогеографии, разработку которых в нашей стране начал В.Н.Сукачев. Сведены современные материалы по истории биогеоценозов, эволюции взаимоотношений различных компонентов биогеоценотического покрова, голоценовой динамики границ Центральной лесостепи. Приведены новые материалы по экологии мамонта. Рассмотрены современные методы изучения питания вымерших хронопопуляций млекопитающих.

Для экологов и палеогеографов.

Ответственный редактор член-корр. АН СССР И.А.Шилов.
Рецензенты Л.М.Носова, Л.П.Рысин.

В $\frac{1903040000-268}{042(02)-92}$ 351-92, II полугодие

ISBN 5-02-005673-I

© Коллектив авторов, 1992
© Российская академия наук, 1992

УДК 574.4:551.79:591.53

Проблемы исторической экологии млекопитающих Северной Евразии

Н.Г.СМИРНОВ

Введение

Историческую экологию принято отличать от палеоэкологии по объекту исследования: первая имеет дело с вымершими видами и исчезнувшими экосистемами, вторая – с голоценовыми этапами развития современных видов и экосистем (Динесман, 1984). В этой работе используется несколько иное понимание исторической экологии, при котором главной отличительной особенностью этих близких разделов экологии становится не хронология объектов, а биологический масштаб преобразования развивающихся систем.

Например, внутривидовые изменения экологических свойств – предмет исследований исторической экологии, а эволюция таксонов более высокого ранга – палеоэкологии. Сукцессионные изменения экосистем без смены коренных сообществ изучает историческая экология, а преобразования большего масштаба – палеоэкология. С одной стороны, справедливо принято считать, что палеонтологическими методами невозможно исследовать механизмы и движущие силы эволюции, с другой стороны, только палеонтологический материал дает возможность исследовать динамику экосистем и преобразования таксонов на больших промежутках времени. Введение понятия о масштабе и применение его к изучению палеонтрологического материала помогает хотя бы частично снять это противоречие (Смирнов и др., 1990). Оценка масштаба изучаемого процесса дает возможность, применяя принцип актуализма, сопоставлять характеристики процессов одного масштаба, происходивших у разных видов или в разных условиях. Ведь в одних и тех же временных интервалах у разных видов могли происходить изменения разного масштаба. Аналогичная ситуация возможна и для объектов экосистемного уровня организации.

Материал

Для рассмотрения поставленных в этой работе вопросов привлечен как литературный, так и ранее не публиковавшийся материал по голоценовым и позднеплейстоценовым мелким млекопитающим. Эта группа животных, включающая грызунов, насекомоядных и пищух, имеет ряд особенностей, которые делают ее удобной для решения многих задач исторической экологии (Громов, 1983). Главная из них заключается в том, что нередко можно собрать достаточное количество остатков для характеристики не только состава, но и структуры фаун позднего кайнозоя. Основной материал, обработанный автором, собран на Урале и прилегающих к нему территориях. Он характеризует фауны нескольких типов: современные тундровые, позднеголоценовые лесные, позднеголоценовые лесостепные и степные, дисгармоничные фауны позднего валдая, дисгармоничные фауны первой половины позднего плейстоцена.

Датирование материала проведено с помощью радиоуглеродного метода или на основе стратиграфического положения костеностных слоев в разрезе.

Каждый из этих типов фаун был представлен разным количеством материала, но важно подчеркнуть, что все эти сборы представляют собой либо свежий, либо древний погадочный материал, большая часть которого собрана при раскопках пещерных отложений. Во всех этих фаунах было определено несколько десятков тысяч зубов мелких млекопитающих. В данной статье приведены фаунистические списки не по всем изученным местонахождениям, так как многие из них опубликованы ранее (Смирнов и др., 1986, 1990), а лишь по тем, которые использованы для количественной оценки состава и структуры фаун (табл. I и 2). В этих таблицах приведены доли видов в фаунах, рассчитанные на основе корригированного количества зубов животных. Корригирование проведено для того, чтобы можно было сравнивать частоты видов, имеющих разное количество зубов в черепе. Процедура корригирования заключалась в следующем. Первичными являлись данные о количестве всех имевшихся в коллекции щечных зубов каждого вида. У большинства видов такая диагностика не вызывает затруднений. Исключение составляют полевки рода Microtus, у большинства видов которого надежной видовой диагностике поддаются только первые нижние зубы, а у темной полевки - второй верхний зуб. Это заставило остальные зубы серых полевок относить к тому или иному виду пропорционально доле этих надежно диагностируемых зубов. После подсчета количества зубов каждого вида эта величина делилась на число щечных зубов у одной особи этого вида на одной половине черепа. Например, в коллекции оказалось 600 зубов пеструшки и 600 зубов суслика, у одной особи пеструшки на одной половине черепа 6 зубов, у одной особи суслика - 9, значит, корригированное количество зубов у первого вида равно 100, а у второго - 66,7.

Кроме фаунистических данных, в работе использованы результаты палинологических анализов, проведенных Г.В.Быковой и Н.К.Пановой, которым автор выражает благодарность за сотрудничество.

Плейстоценовые дисгармоничные фауны как объект изучения исторической экологии

Ныне на громадных пространствах Северной Евразии представлены биоты тундр, лесотундр, таежных и неморальных лесов, лесостепей и степей. Каждая из них имеет сложную историю, исследование которой и является основным предметом исторической экологии. Известно, что современный облик эти биоты начали приобретать около 10 тыс. лет назад, на рубеже плейстоцена и голоцена. Однако большинство видов, образующих голоценовые экосистемы, имеет значительно более раннее происхождение, поэтому при рассмотрении вопросов исторической экологии этих видов приходится привлекать материал по плейстоценовым этапам их развития. Именно на рубеже позднего плейстоцена и голоцена произошли самые существенные изменения условий существования большинства видов, образующих современные фауны Северной Евразии. В отличие от современных зональных фаун в позднем плейстоцене на большей части интересующих нас территорий существовали фауны, в состав которых входили виды, обитающие ныне в разных природных зонах. Они имеют различные названия - "смешанные", "тундростепные", "мамонтовые", "дисгармоничные".

Феномен дисгармоничных фаун с момента его описания вызывает большой интерес и разноречивые толкования (Вангенгейм, 1977; Semken, 1984; Шер, 1990). Практически все варианты объяснений происхождения таких фаун основаны на реальных наблюдениях и верно истолковывают его, однако применимость данного объяснения к другим случаям нуждается в специальном обсуждении.

Так, в ряде местонахождений совместное нахождение остатков ныне аллопатрических видов - результат просто механического смешения остатков в процессе переотложения. Такие случаи обычно легко распознаются при тщательных тафономических наблюдениях. Сложнее, но вполне возможно распознать и местонахождения, в которых смешанность ископаемой фауны есть результат длительного отложения костных остатков на одну поверхность при малом поступлении вмещающей породы. Если при таких условиях в период образования местонахождения происходили существенные климатические изменения и связанные с ними смены фаун, то раскопки такого местонахождения дадут картину дисгармоничной фауны, которой на самом деле не существовало. Такие местонахождения часто образуются в сухих частях пещер, где накопление рыхлых отложений приостановилось, но имеются благоприятные условия для сохранности костных остатков.

Другие объяснения природы дисгармоничных фаун привлекаются в тех случаях, когда есть уверенность в синхронности накопления остатков всех видов, входящих в фауну. Следует остановиться на трех вариантах таких объяснений. Первый вариант исходит из реконструкции такого ландшафта, в котором существовала мозаика биотопов, населенных видами в соответствии с той приуроченностью, которая известна по современным биотам. При этом сочетание тундровых, лесных и степных видов на близкой территории

Таблица I

Частоты видов в голоценовых фаунах (корректированное количество зубов, %%)

Виды	Номер локальной фауны ***											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Ochotona pusilla	–	–	–	–	0,8	0,7	–	–	0,7	–	–	–
Sciurus vulgaris	–	–	0,05	–	–	–	0,1	0,2	–	–	–	–
Pteromys volans	–	2,2	0,1	–	–	–	0,8	0,4	–	–	–	–
Tamias sibiricus	0,7	–	–	–	–	–	0,1	0,2	–	–	–	–
Allactaga jaculus	–	–	–	–	2,9	0,2	–	–	0,7	–	–	–
Citellus major	–	–	–	–	1,8	2,1	–	–	0,6	–	–	–
Sicista cf.betulina	0,7	4,0	5,2	4,2	0,4	0,7	–	–	5,1	–	–	–
Eliomys quercinus	0,6	1,0	0,03	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Apodemus agrarius	2,3	2,9	0,05	0,2	0,4	0,2	–	0,5	1,0	–	–	–
Ap.sylvaticus	3,5	2,9	2,3	1,1	–	–	9.8	6,2	6,8	–	–	–
Micromys minutus	–	–	0,07	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cricetus cricetus	7,1	8,9	21,4	16,5	1,9	3,2	7,7	13,7	2,1	–	–	–
Cricetulus migratorius	–	–	–	0,2	–	–	–	–	–	–	–	–
Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus	12,5	12,2	18,6	27,0	0,1	0,3	9,3	2,5	1,0	2,5	–	–
Cl.rufocanus	0,4	2,7	0,6	2,1	–	–	0,6	1,0	–	–	–	–
Lagurus lagurus	–	–	–	–	–	0,1	–	–	–	–	–	–
Dicrostonyx torquatus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	32,7	16,0	62,0
Lemmus sibiricus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	53,1	77,0	36,0
Arv.terrestris	6,1	16,6	13,1	8,9	16,3	4,2	21,3	27,2	8,1	–	–	–
Microtus gregalis	–	–	1,9	1,2	62,4	77,7	1,3	–	33,6	10,8	7,0	2,0
M.oeconomus	1,1	7,1	3,8	2,9	0,4	1,0	0,8	0,5	2,7	0,8	–	–
M.agrestis	10,5	15,6	10,0	10,8	0,6	0,4	4,0	2,8	3,8	–	–	–
M.arvalis	53,7	23,9	21,0	23,0	0,7	1,9	43,3	44,7	23,8	–	–	–
Ellobius talpinus	–	–	–	–	11,4	7,3	–	–	–	–	–	–
Myopus schisticolor	–	–	–	–	–	–	0,1	–	10,0	–	–	–
Всего щечных зубов	956	866	2408	762	3216	2054	1279	1704	1450	2774	1856	2094
Показатель видового разнообразия (d)	3,16	2,68	2,84	3,31	2,07	2,24	2,39	1,93	2,38	0,65	0,36	0,34
Показатель выровненности долей видов (e)	0,71	0,89	0,74	0,72	0,48	0,37	0,62	0,60	0,75	0,66	0,62	0,68

*** Номера локальных голоценовых фаун. Зона смешанно-широколиственных лесов Южного Урала:
1 - Навес Сим I, слой I; 2 - Навес Сим II, слой I; 3 - Навес Сим III, слой 2б; 4 - Навес Сим III, слой 2а. Степи Зауралья: 5 - грот Каменка, глубина 5-15 см; 6 - грот Каменка, глубина 15-20 см. Лесостепь Среднего Урала; 7 - грот Сухореченский, горизонт 3-5. Смешанные леса Среднего Урала; 8 - грот Сухореченский, горизонт 1-2. Лесостепь Зауралья; 9 - грот Сухарыш, глубина 2-5; Сборы современных погадок, Средний Ямал; 10, 11, 12.

Таблица 2

Частоты видов в позднеплейстоценовых фаунах
(коррегированное количество зубов, %)

Виды	Номер локальной фауны***							
	I	2	3	4	5	6	7	8
Ochotona cf.pusilla	2,0	0,5	-	0,3	1,8	2,0	1,5	2,4
Sciurus vulgaris	-	-	-	0,4	-	-	-	-
Citellus cf.major	0,4	0,5	-	0,04	0,9	1,5	0,3	1,0
Allactaga jaculus	-	-	-	-	-	0,06	-	0,1
Allactaga pygmaeus	-	-	-	-	-	0,03	-	-
Sicista cf.betulina	0,04	-	-	-	-	-	-	-
Apodemus sylvaticus	1,1	0,5	-	0,3	-	-	-	0,1
Apodemus flavicollis	0,1	0,2	-	0,08	-	-	-	-
Cricetus cricatus	0,03	0,2	-	0,3	-	-	-	-
Cricetulus migratorius	2,3	0,2	-	-	3,3	1,8	2,9	6,3
Allocricetulus eversmanni	0,6	-	-	-	0,2	0,5	0,18	2,3
Clethrionomys rufocanus	0,4	0,9	-	0,08	0,7	0,7	1,1,	0,5
Cl.ex gr.glareolus-rutilus	2,6	1,9	-	8,3	1,3	0,8	2,1	3,4
Lagurus lagurus	4,3	0,5	-	-	9,1	5,6	21,1	14,4
Eolagurus luteus	-	-	-	-	-	0,3	-	0,1
Dicrostonyx guilielmi	2,5	0,9	35,4	0,08	6,5	2,8	14,5	0,5
Lemmus cf.sibiricus	11,3	0,8	30,2	7,3	0,2	0,2	0,7	3,2
Myopus schisticolor	0,3	-	-	-	-	-	-	-
Arvicola terrestris	2,0	3,4	-	3,5	0,3	1,5	-	0,4
Microtus gregalis	45,3	43,2	32,3	17,8	59,0	66,8	40,8	47,2
Microtus oeconomus	14,6	38,5	-	46,1	16,0	14,2	12,6	17,6
Microtus agrestis	9,6	4,8	-	3,1	-	1,2	-	-
Microtus arvalis	0,8	3,0	-	12,4	0,7	0,2	2,2	1,9
Microtus middendorffii	-	-	2,1	-	-	-	-	-
Всего щечных зубов	3993	1433	780	1719	747	1859	1754	1975
Показатель видового разнообразия (d)	2,63	2,60	0,62	2,53	2,50	2,96	1,95	2,60
Показатель выровненности видов (e)	0,63	0,52	0,85	0,61	0,54	0,45	0,70	0,61

*** Номера локальных фаун. Первая половина позднего плейстоцена:
I - Серпиевская фауна (Игнатиевская пещера, раскоп У, слой 9, Южный Урал); 2 - Аратская фауна (Игнатиевская пещера, раскоп У, средняя часть слоя 8); 3 - аллювиальное местонахождение "430-й километр от устья Оби (Север Западной Сибири, возраст по радиоуглероду 24 тыс.лет); 4 - Саргаинская фауна (грот Бобылек, слой 4, Средний Урал). Главная стадия позднего валдая; 5 - грот Прижим II, горизонт 5 (Южный Урал, возраст по радиоуглероду 16 тыс.лет); 6 - Игнатиевская фауна (Игнатиевская пещера, раскоп II, верх слоя 2, возраст по радиоуглероду 14 тыс.лет); 7 - Саранинская фауна (грот Бобылек, слой 2а, Средний Урал, возраст по радиоуглероду 14 тыс.лет); 8 - Идрисовская пещера, слой 6 (Южный Урал).

допускается обычно для горных районов, где возможно близкое соседство разных высотных поясов. Для достаточно четко выраженной высотной поясности необходимы существенные перепады высот, которые имеют место на относительно небольших, по сравнению с зоной распространения дисгармоничных фаун, территориях. Для равнинных и низкогорных районов в качестве условия существования дисгаромничных фаун большинством современных исследователей принимается принципиально другой тип климата, и, следовательно, другой тип биоты. Такое понимание дисгармоничных фаун требует реконструкции не просто мозаики тундровых, лесных и степных сообществ, при нем необходимо введение понятия о своеобразной биоте со специфическим распределением тепла и влаги по сезонам, специфическими растительными ассоциациями, а стало быть, и биотопами.

В современной литературе имеется большое количество работ с разным пониманием этой специфичности, но в подавляющее большинство их подразумевает или утверждает аналогичность экологических свойств современных видов животных и их плейстоценовых предков. Анализу правомерности такого утверждения применительно к мелким млекопитающим в значительной части и посвящена эта статья, так как исследование масштабов, темпов, направлений и форм исторической динамики экологических свойств видов входит в основную проблематику исторической экологии животных (Смирнов, 1988).

Исследование экогенеза видов в отрыве от вопросов истории экосистем невозможно, и второй круг проблем, обсуждаемых в этой статье, касается именно закономерностей преобразования свойств сообществ млекопитающих в плейстоценовых экосистемах, с одной стороны, и в голоценовых - с другой.

Проблемы исторической экологии сообществ

В понятие "фаунистический комплекс" разные исследователи вкладывают различный смысл. В данной работе под этим термином будет пониматься комплекс видов, характерный для определенной ландшафтной зоны, т.е. комплекс тундровый, таежный, степной и т.п. Под фауной здесь понимается комплекс видов, населяющий относительно однородную территорию в какой= либо промежуток времени и характеризующийся близким набором видов и их соотношений. Еще более мелкая (самая мелкая) единица обозначается термином "локальная фауна". Она представляет собой комплекс видов из одного слоя местонахождения.

В настоящей работе видовой состав и структура, оцениваемая с помощью показателей видового разнообразия и выровненности долей видов, исследуются при достаточном количестве материала именно применительно к таким локальным фаунам. Достаточными мы считали сборы, содержащие не менее 700 щечных зубов грызунов, основная же масса использованных в анализе локальных фаун была охарактеризована коллекциями примерно по 1500 зубов.

Исследование структуры проведено на материалах двадцати двух локальных фаун (см. табл. I,2). Это пять голоценовых локальных фаун из лесной зоны Южного и Среднего Урала, две лесостепных голоценовых локальных фауны, две голоценовых степных, три голоценовых тундровых и восемь позднеплейстоценовых локальных фаун. Среди последних одну бесспорно можно считать тундровой. Четыре являются дисгармоничными фаунами главной фазы позднего Валдая. Три из них обитали на Южном Урале и одна - на Среднем. В анализе использованы также данные по двум дисгармоничным фаунам первой половины позднего плейстоцена с Южного Урала и одной со Среднего.

На основе списков видов с указанием доли каждого вида (способ расчета которых был приведен ранее) для каждой локальной фауны были вычислены два показателя: видовое разнообразие (d) и степень выровненности долей видов (e) (Pielou, 1975).

Как известно из общей экологии, чем ближе к экстремальным условия существования, тем меньше степень выровненности долей видов в сообществе, или, иными словами, в экстремальных условиях в составе фаун количество видов-доминантов бывает невелико, а чем более благоприятными становятся условия обитания, тем меньше степень доминирования и тем более равномерно распределяются доли разных видов. В крайних теоретически представимых случаях при обнаружении равного количества особей (например, I0), в умеренных условиях все они будут принадлежать к разным видам (e = 0,999), тогда как в экстремальных - к одному виду (и тогда e стремится к нулю). Реальные ситуации размещаются между этими крайними вариантами. В этом контексте под экстремальностью понимается влияние какого-либо фактора, угнетающего существование большинства видов, но в сообществе находится один или какое-то небольшое количество видов которые оказываются адаптированными к его воздействию, что и дает им возможность резко доминировать в сообществе. Близкая, но несколько иная трактовка этого показателя заключается в том, что его можно рассматривать в качестве показателя степени близости видов по требованиям к среде. Расчет этого показателя ведется по формуле: $e = H/\ln S$, где H - индекс Шеннона, рассчитываемый как $-\sum P_i \ln P_i$ (P_i - частота i-го вида в выборке), S - количество видов.

Рассмотрим несколько примеров, в которых рассчитаны показатели выровненности долей видов для голоценовых фаун, состав и условия обитания которых хорошо известны. Из I2 голоценовых локальных фаун девять имели значения этого показателя в интервале значений от 0,6 до 0,75. В него попали и фауны тундр среднего Ямала, и лесостепей Зауралья, и широколиственных лесов Южного Урала. Таким образом, понятно, что только по абсолютной величине показателя выровненности долей видов нельзя судить об абсолютных параметрах среды. Ясно, что он скорее свидетельствует об относительном благополучии среды для данной локальной фауны по сравнению с другими, принадлежащими к тому же фаунистическому комплексу. Так,

Из двух лесостепных локальных фаун одна находится в центре Зауральской лесостепи и для нее = 0,75, другая же – на крайнем северном пределе распространения лесостепей, в окружении лесных массивов, и для нее e = 0,62. Еще меньшую величину имеет показатель степени выровненности видов у степных фаун (0,37 и 0,48), находящихся у границ с лесостепью.

Недостаточность анализа структуры фаун только по показателю выровненности долей видов становится особенно очевидной при сравнении с резко различным количеством видов. Известно, что видовое разнообразие определяется многими условиями – степенью доступности территории для заселения, пространственной неоднородностью среды, обилием ресурсов и их разнообразием, возрастом сообщества, экстремальностью среды (Pielou, 1975, Бигон и др., 1989). Показатель видового разнообразия (d) определяется на основании двух величин: количества обнаруженных видов и количества исследованных особей. При анализе костного материала невозможно точно оценить количество особей, которым принадлежали остатки, и мы сочли возможным вместо этой величины использовать во всех расчетах корригированное количество зубов. При такой замене формула для расчета приобретает следующий вид: $d = (S-1)/\ln N$, где S– количество видов, N – корригированное количество зубов.

Рассмотрим состав и структуру позднеплейстоценовых дисгармоничных фаун грызунов, используя показатели видового разнообразия и степени выровненности долей видов. Кроме того, будем пользоваться следующими градациями степени обилия (относительной численности каждого вида в составе фауны): очень многочисленные – более 30%, многочисленные – 10–29%, обычные – 1–9%, редкие – 0,2–0,9%, очень редкие – менее 0,2%. Проанализируем сначала относительно синхронные фауны, существовавшие от 24 до 12 тыс. лет назад, т.е. характеризующие главную стадию позднего Валдая. Это время наиболее суровых климатических условий имело свою природную зональность, которую нельзя не учитывать при анализе материала (Маркова, 1987, Барышников, Маркова, 1990).

Самая южная из рассматриваемых нами фаун происходит из отложений Игнатиевской пещеры на Южном Урале(54^{0} с.ш.; см. табл. 2, фауна 6). Для этой фауны характерно сочетание большого видового разнообразия с очень малыми значениями выровненности долей видов (рис. 1). Здесь резко доминирует один вид – узкочерепная полевка. В категории многочисленных оказался также один вид – полевка-экономка. Среди обычных видов – степная пеструшка, копытный лемминг, серый хомячок, степная пищуха. Восемь видов попали в категорию редких: водяная полевка, большой суслик, хомячок Эверсманна, красно-серая полевка, сибирский лемминг, обыкновенная и темная полевки. Пять видов отнесено к категории очень редких: обыкновенный хомяк, степная мышовка, желтая пеструшка и два вида тушканчиков.

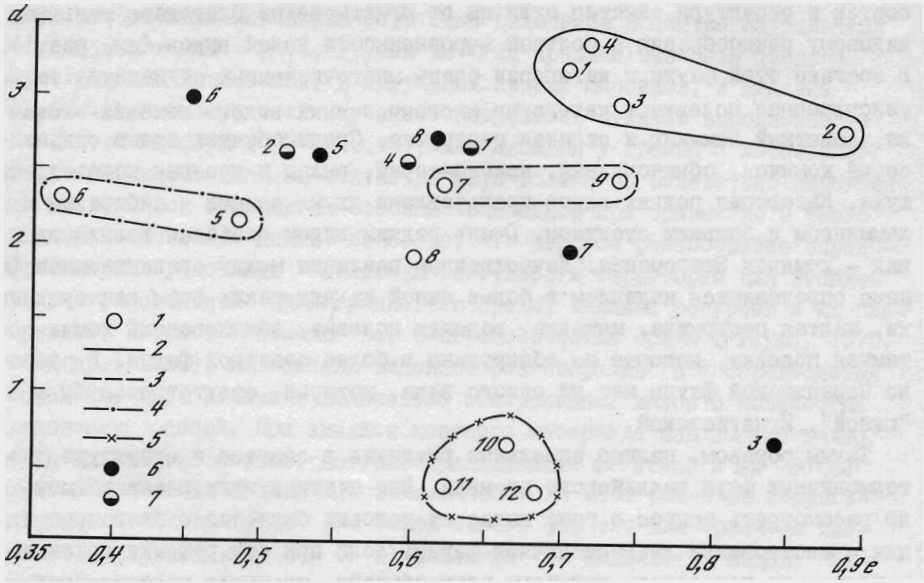
Синхронная этой фауне, но обитавшая на 200 км севернее, на Среднем Урале, фауна из слоя 2а грота Бобылек (см. табл.2, фауна 7; далее мы будем называть ее Саранинской) имеет также дисгармоничный облик. Ее

состав и структура заметно отличны от Игнатиевской благодаря меньшему видовому разнообразию и большей выровненности долей видов (см. рис.I). В составе этой фауны к категории очень многочисленных относится та же узкочерепная полевка, в категории многочисленных видов - полевка-экономка, копытный лемминг и степная пеструшка. Среди обычных видов оказались серый хомячок, обыкновенная, красно-серая, рыжая и красная полевки, пищуха. Категория редких видов представлена двумя видами - сибирским леммингом и большим сусликом, Очень редким видом оказался только один вид - хомячок Эверсманна. Качественные различия между сравниваемыми фаунами определяются наличием в более южной из них таких форм как тушканчики, желтая пеструшка, мышовка, водяная полевка, обыкновенный хомяк, темная полевка, которые не обнаружены в более северной фауне. В составе Саранинской фауны нет ни одного вида, который отсутствовал бы в "южной", Игнатиевской.

Таким образом, налицо зональные различия в составе и структуре дисгармоничных фаун валдайского времени. При анализе этих различий можно рассмотреть вопрос о том, какие из условий были более благоприятны для существования дисгармоничной фауны. Если при его решении ориентироваться на показатель видового разнообразия, то такие условия были в районе распространения ее южного варианта. Если же за основу такой оценки принять показатель выровненности долей видов, то более благоприятными следует признать условия, существовавшие в более северных районах. Для его дальнейшего обсуждения полезно рассмотреть происхождение этих фаун.

Как в Игнатиевской пещере, так и в гроте Бобылек, в нижележащих слоях обнаружены более древние фауны, точный возраст которых пока не установлен. Судя по положению в разрезе, фаунистическим данным и особенностям морфологии входящих в них видов, эти фауны существовали скорее всего в первой половине позднего плейстоцена, после Микулинского межледниковья. Для удобства дальнейшего изложения материала будем далее называть фауну из Игнатиевской пещеры Серпиевской (см. табл. 2, фауна I), а фауну из грота Бобылек Саргаинской (см. табл. 2, фауна 4). Обе они являются дисгармоничными из-за сочетания видов, потомки которых обитают ныне в разных природных зонах.

В составе Серпиевской фауны в группе очень многочисленных оказалась только узкочерепная полевка. В категории многочисленных - полевка-экономка, а среди обычных отмечены темная, обыкновенная, водяная и красная полевки, степная пеструшка, сибирский и копытный лемминги, пищуха, близкая к степной. Категория редких видов представлена шестью видами: серым хомячком, лесной мышью, большим сусликом, мышовкой, хомячком Эверсманна, лесным леммингом. К группе очень редких видов относятся желтогорлая мышь и обыкновенный хомяк, красно-серая и рыжая полевки. Показатель видового разнообразия Серпиевской фауны несколько меньше, чем у Игнатиевской фауны, а показатель выровненности долей видов - больше (см. рис.I). Различия в составе этих



Р и с. I. Видовое разнообразие (d) и выравненность долей видов (e) в голоценовых и позднеплейстоценовых фаунах. Номера точек соответствуют номерам локальных фаун в табл. I и 2

I – голоценовые фауны, расположенные в: 2 – зоне лесов Южного Урала, 3 – в зоне лесостепей; 4 – в зоне степей, 5 – в зоне тундр; 6 – фауны главной фазы позднего валдая, 7 – фауны первой половины позднего плейстоцена

фаун определены тем, что в Серпиевской фауне присутствовали два вида мышей и лесной лемминг, **исчезнувшие в Игнатиевской, зато в последней** появились два вида тушканчиков и желтая пеструшка. Все эти появившиеся виды ныне обитают в степях и полупустынях, а исчезнувшие – главным образом в лесной зоне. Палинологические данные, полученные в результате исследования пород, вмещавших остатки соответствующих фаун, говорят о распространении в период обитания Серпиевской фауны лугово-степной растительности с небольшой примесью древесной (включая широколиственные породы) **и о полном исчезновении древесной** растительности во время существования Игнатиевской фауны. Для пыльцевых спектров этого времени характерны единичные зерна пыльцы кустарниковых берез и ив, а среди пыльцы травянистых растений более половины составляла пыльца астровых (в том числе полыней).

Таким образом, на Южном Урале в позднем плейстоцене дисгаргармоничные фауны изменились, при одновременном исчезновении лесных биотопов. Этот процесс, безусловно, был вызван уменьшением количества осадков. При этом видовое разнообразие фаун несколько выросло, что могло бы свидетельствовать об улучшении условий обитания, но очень сущерее об обратном. Несмотря на исчезновение лесных местообитаний и свя-

занных с ними видов наблюдается некоторое увеличение видового разнообразия – за счет появления видов, характерных для аридных условий. Уменьшение показателя выровненности – следствие того, что подавляющее количество видов оказалось в экстремальных условиях, и лишь для узкочерепной полевки они были благоприятны.

В Саргаинской фауне очень многочисленной была только полевка-экономка, а в категории многочисленных видов оказались узкочерепная и обыкновенная полевки. Рыжая, красная, темная и водяная полевки и сибирский лемминг вошли в группу обычных видов. Редкими были белка, лесная мышь, обыкновенный хомяк и степная пищуха. Категория очень редких образована желтогорлой мышью, красно-серой полевкой, большим сусликом и копытным леммингом. Характерным является существенно большая доля остатков насекомоядных в Саргаинской фауне по сравнению с более поздней Саранинской (эти величины составляют соответственно 5,4 и 0,9%). Для Саранинской фауны показатель видового разнообразия был большим, чем для ее преемника. В то же время степень выровненности долей видов оказалась меньшей.

Эти изменения в составе и структуре фауны происходили на фоне заметных преобразований растительности, прослеженных палинологическим методом. В пыльцевых спектрах отложений, содержавших как Саргаинскую, так и Саранинскую фауны, доля пыльцы древесных пород была незначительна (соответственно 1,6 и 4,3%). Однако во время обитания более древней Саргаинской фауны среди древесных пород встречались дуб, липа, береза, сосна, лиственница, пихта, а среди травянистых преобладало разнотравье (в первую очередь сложноцветные, в том числе полыни), при ничтожном количестве мхов и папоротников (1%). В отложениях главной фазы валдая (во время существования Саранинской фауны) среди пыльцы древесных растений встречены только единичные зерна пыльцы пихты, ели и лиственницы, пыльца травянистых составляла всего 38%, а 58% приходилось на долю спор (почти исключительно папоротников).

Таким образом, на Среднем Урале, как и на Южном, при переходе к главной фазе позднего валдая исчезли широколиственные породы деревьев, но древесная растительность, хоть и была в угнетенном состоянии, все же, в отличие от Южного Урала, сохранялась.

Таким образом, в первой половине позднего плейстоцена на Южном и Среднем Урале структура дисгармоничных фаун была сходной, а при переходе к главной фазе валдая и видовое разнообразие, и выравненность долей видов в них оказались очень существенные различия. Они возникли за счет того, что видовое разнообразие на Южном Урале выросло, а на Среднем – уменьшилось, при этом распределение долей видов стало более равномерным на Среднем Урале и крайне неравномерным на Южном. Это может быть результатом того, что на Среднем Урале для большего количества видов дисгармоничной фауны условия стали более благоприятными.

Аналогичное по содержанию, но несколько отличное по процедуре сравнение видового разнообразия и выровненности долей видов проведено для плейстоценовых и голоценовых фаун Польши А.Надаховским (Nadachowski, I 1989). На этих материалах отмечено лишь понижение видового разнообразия в более холодные периоды.

К сожалению, мы не располагаем материалом для подобного анализа количественных показателей структуры современной фауны на Среднем Урале, но они имеются для ряда других районов (см. рис.I). Сочетание высоких значений видового разнообразия с относительно выровненными долями видов характерно для позднеголоценовых лесных фаун Южного Урала. Очень близка к ним по сочетанию этих показателей структуры позднеголоценовая фауна центральной части лесостепного Зауралья. Крайне малые значения видового разнообразия, при средней выровненности долей видов, имеют современные тундровые фауны Среднего Ямала. Специфическое положение занимают позднеголоценовые фауны, обнаруженные на границе степей и лесостепей Зауралья, у которых крайне слабая выровненность долей видов сочетается со средним видовом богатством. Все рассмотренные дисгармоничные фауны имеют такое сочетание показателей структуры, которого нет ни у одной из упомянутых голоценовых фаун. При этом, как уже отмечалось при их характеристике, разные хронологические и зональные варианты дисгармоничных фаун сильно отличаются по соотношению видового разнообразия и степени выровненности долей видов. Наиболее близки по соотношению показателей структуры фаун из всех рассмотренных дисгармоничных плейстоценовых и голоценовых оказались фауны первой половины позднего плейстоцена с Южного Урала и позднеголоценовая фауна со Среднего Урала, обитавшая в лесо-луговых ландшафтах. Наиболее специфичную структуру имели фауны главной фазы позднего валдая, для которых была характерна и самая большая специфичность качественного состава.

Проблема исторической динамики экологических свойств видов

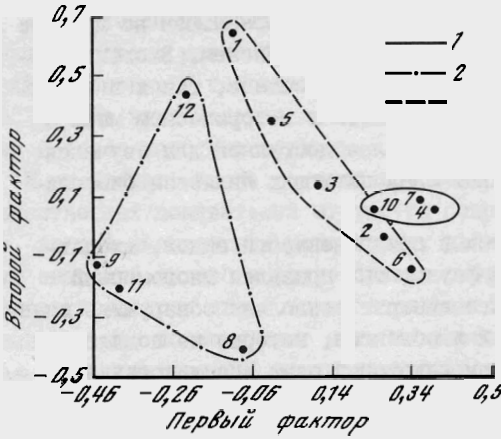
Поскольку в позднем плейстоцене и в голоцене состав и структура сообществ млекопитающих подвергались серьезным изменениям в связи с изменениями биоты и климата, необходимо допустить возможность изменения и экологических свойств входивших в состав этих сообществ видов. Известно, что на рубеже плейстоцена и голоцена вымерла целая серия видов крупных млекопитающих. Это вымирание многие исследователи связывают с тем, что при быстрой и кардинальной перестройке биоты мамонты и некоторые другие виды не сумели с необходимой скоростью приобрести экологические свойства, необходимые для освоения изменившейся среды (Верещагин, Барышников, 1980). Для мелких млекопитающих массовое вымирание на рубеже плейстоцена и голоцена не характерно. Следовательно, можно предположить, что либо среди мелких млекопитающих не было форм, имевших глубокую адаптацию к специфической биоте плейстоцена, либо у них, в противоположность вымершим крупным млекопитающим, произошло достаточно быстрое изменение экологических свойств, приведшее к успешному освоению новой среды.

Явление изменения экологических свойств живых организмов во времени мы, вслед за Л.Ш.Давиташвили (1947), называем экогенезом. Экогенез может проходить как в актуальном и историческом масштабе, так и в эволюционном. Остановимся на рассмотрении экогенеза в историческом масштабе, на примере мелких млекопитающих. Наиболее доступной для изучения экологической характеристикой мелких млекопитающих является биотопическая приуроченность.

С целью сопоставления биотопической приуроченности видов, входивших в голоценовые и плейстоценовые фауны, был проведен многомерный статистический анализ этих фаун. Его аппарат позволяет обнаружить именно такие свойства изучаемых явлений и объектов, которые не поддаются непосредственному измерению. Имеется некоторый опыт использования этого аппарата для изучения плейстоценовых фаун (Popov, Gerasimov, 1988). В качестве исходных данных в этом анализе используются только частоты видов в изучаемых фаунах.

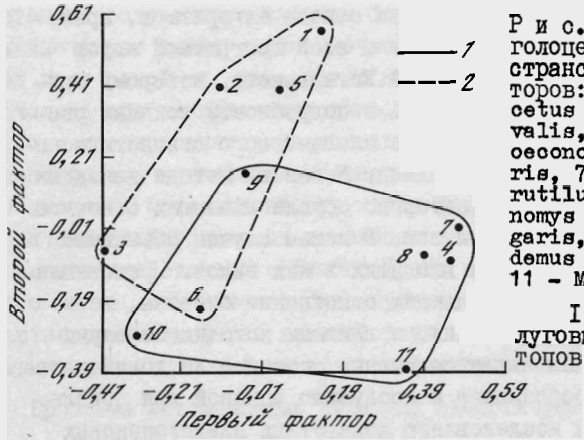
Расчеты проведены по программе "FACTO", разработанной в Институте экологии растений и животных УрО АН СССР на основе алгоритмов, приведенных в работе К.Ибела (1980). При работе с этой программой автор пользовался постоянными консультациями О.А.Жигальского, которому приносит искреннюю благодарность. Не вдаваясь в подробности техники расчетов, постараемся обосновать применимость многомерного статистического анализа для решения поставленной задачи. В основу метода заложена идея о возможности выявления неких факторов, обуславливающих основное варьирование признаков изучаемых объектов. В нашем случае объектами являются фауны, а признаками – доли входящих в них видов. Представляется очевидным, что доли видов, населяющих однотипные биотопы, варьируют пропорционально площади последних, и главным источником варьирования частот видов в фаунах является именно соотношение долей соответствующих биотопов. Это соображение и послужило основой для привлечения многомерного анализа к исследованию конкретных плейстоценовых и голоценовых фаун с целью выявить конкретные факторы, влияющие на варьирование долей видов в этих фаунах. Однако прямая интерпретация факторов в качестве биотопических характеристик является грубой. Факторы в многомерном анализе скорее можно представить как некий градиент среды, в котором виды располагаются в соответствии со своими биотопическими требованиям. Этот же аппарат позволяет оценить вклад каждого вида в формирование того или иного фактора, а также выяснить степень близости разных видов по изучаемым параметрам (требованиям к среде). Для изложения результатов будем пользоваться рисункам, на которых показано положение каждого вида в факторном пространстве.

При многомерном анализе голоценовых лесостепных фаун были использованы данные по 13 местонахождениям из лесостепных районов Зауралья и из слоев грота Сухореченского, содержащих, наряду с другими, остатки степных видов.



Р и с. 2. Положение видов позднеголоценовых лесостепных фаун в пространстве первого и второго векторов: 1 - Sicista sp., 2 - Cricetus cricetus, 3 - Microtus arvalis, 4 - Microtus agrestis, 5 - Microtus oeconomus, 6 - Arvicola terrestris, 7 - Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus, 8 - Citellus major, Ochotona pusilla, 9 - Microtus gregalis, 10 - Apodemus sylvaticus, 11 - Ellobius talpinus, 12 - Lagurus lagurus

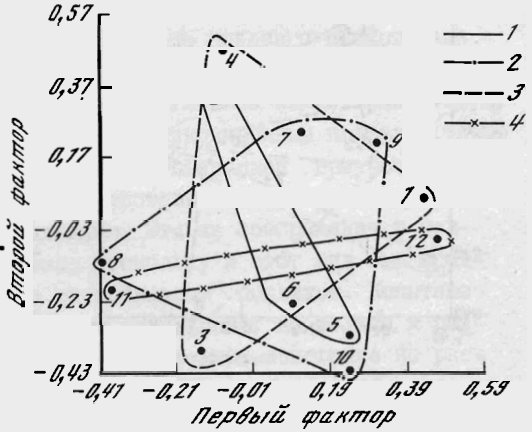
I - лесные виды, 2 - степные, 3 - виды луговых и околоводных биотопов



Р и с. 3 Положение видов позднеголоценовых лесных фаун в пространстве первого и второго векторов: 1 - Sicista sp., 2 - Cricetus cricetus, 3 - Microtus arvalis, 4 - M. agrestis, 5 - M. oeconomus, 6 - Arvicola terrestris, 7 - Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus, 8 - Clethrionomys rufocanus, 9 - Sciurus vulgaris, Pteromys volans, 10 - Apodemus sylvaticus, Ap. flavicollis, 11 - Myopus schisticolor

I - лесные виды, 2 - виды луговых и околоводных биотопов

В результате проведения многомерного анализа голоценовых лесостепных фаун были рассчитаны координаты всех видов в факторном пространстве. На рис. 2 видно, что в пространстве первых двух факторов, которые вобрали в себя 50% общей дисперсии, виды расположились в соответствии с их биотопической приуроченностью. Крайнее положение среди значений первого фактора заняли виды степных местообитаний: узкочерепная полевка и слепушонка, далее следуют степная пеструшка, большой суслик и степная пищуха. Промежуточное положение занимают виды луговых и околоводных биотопов: мышовка, полевка-экономка, обыкновенная полевка, обыкновенный хомяк, водяная полевка. Компактной группой в области высоких положительных значений первого фактора и средних значений второго расположились виды, приуроченные к лесным биотопам: рыжая полевка, лесная



Р и с. 4. Положение видов из состава фаун главной стадии позднего валдая в пространстве первого и второго векторов: 1 – Microtus arvalis, M. agrestis, 3 – M. oeconomus, 4 – Arvicola terrestris, 5 – Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus, 6 – Cl. rufocanus, 7 – Citellus cf. major, Ochotona sp., Allactaga jaculus, A. pygmaeus, 8 – Microtus gregalis, 9 – Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, 10 – Cricetulus migratorius, Allocricetulus eversmanni, 11 – Dicrostonyx guilielmi, 12 – Lemmus cf. sibiricus

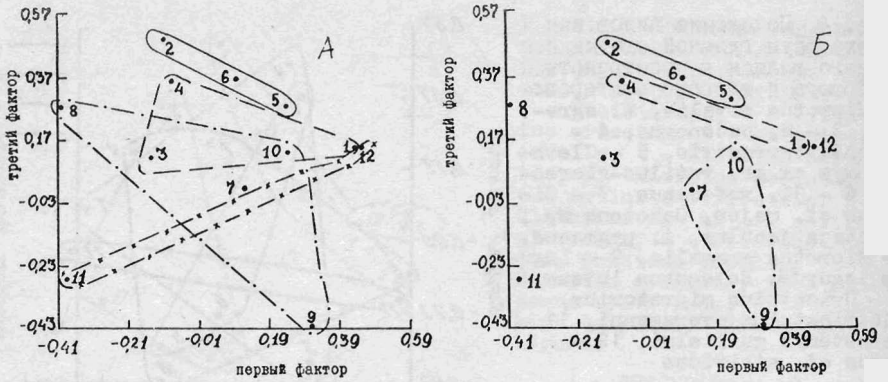
I – лесные виды, 2 – степные виды, 3 – виды луговых и околоводных биотопов, 4 – тундровые виды

мышь, темная полевка. Такое расположение видов позволяет трактовать первые два фактора как градиент увлажненности или лесистости территории. Это подтверждается и тем, что максимальный положительный вклад в образование первого фактора внесли местонахождение, расположенные в наиболее облесенных районах.

При проведении многомерного анализа голоценовых лесных фаун были использованы данные по 12 местонахождениям на Южном и Среднем Урале, расположенным в лесных районах или на границе леса с лесостепью. Для последних в расчетах использованы данные по слоям, которые образовались в периоды максимального распространения лесной растительности и не содержали остатков степных видов. Распределение видов лесных фаун в пространстве двух первых факторов показано на рис. 3. Укажем, что в этом примере первые два фактора вобрали в себя 63% общей изменчивости. В этих фаунах, в отличие от лесостепных, нет видов с резко различной биотопической приуроченностью, что отразилось на результатах многомерного анализа. Здесь пространства, занятые разными биотопическими группировками, разделены не столь четко, однако виды луговых и околоводных биотопов занимают своеобразное положение с небольшим перекрыванием зоны расположения видов лесных местообитаний. В наибольшей степени от первых удалены лесной лемминг, рыжая и темная полевка.

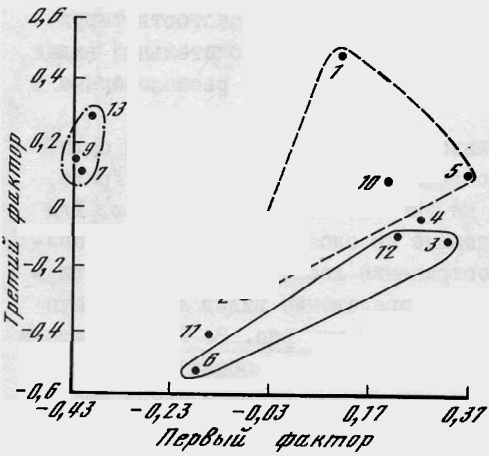
Таким образом, рассмотрение голоценовых фаун с помощью многомерного анализа дает картину распределения видов в пространстве первых двух факторов, удовлетворительно совпадающую с их биотопической приуроченностью. Это позволяет надеяться, что применение этого же аппарата анализа к плейстоценовым фаунам позволит выделить в них группы видов сходных местообитаний.

Многомерный анализ фаун позднего валдая, проведенный по 14 местонахождениям, дал весьма противоречивую картину (рис. 4). Предположив,



Р и с. 5. Положение видов из состава фаун главной стадии позднего валдая в пространстве первого и третьего факторов

Условные обозначения см. рис. 4

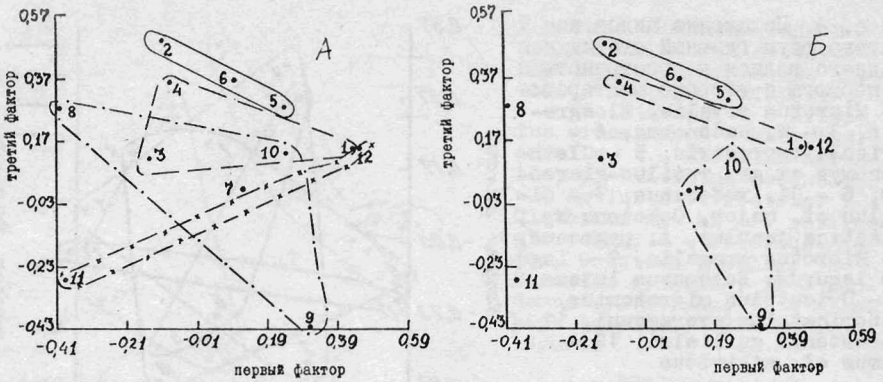


Р и с. 6. Положение видов из состава фаун первой половины позднего плейстоцена в пространстве первого и третьего факторов:

1 - Cricetus, 2 - Microtus arvalis, 3 - M. agrestis, 4 - M. oeconomus, 5 - Arvicola terrestris, 6 - Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus, 7 - Citellus major, Ochotona sp., 8 - Microtus gregalis, 9 - Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, 10 - Dicrostonys cf. guilielmi, 11 - Lemmus cf. sibiricus, 12 - Apodemus sylvaticus, A. flavicollis, 13 - Cricetulus migratorius, Allocricetulus eversmanni

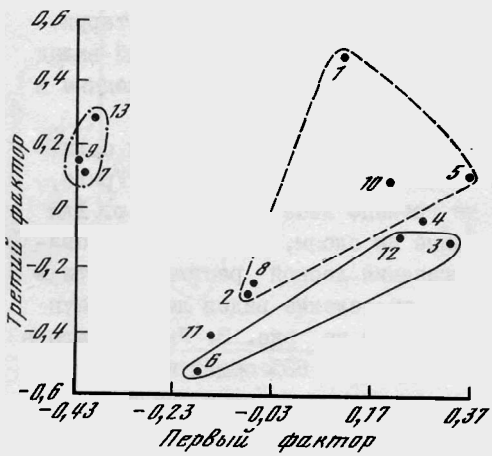
Условные обозначения см. рис. 2

что биотопическая приуроченность плейстоценовых видов не отличалась от приуроченности у их голоценовых потомков, очертим в пространстве первых двух факторов положения, занимаемые видами упомянутых биотопических групп. Можно видеть, что при этом наблюдается почти полное наложение образовавшихся фигур. Таким образом, в этих фаунах не удается обнаружить биотопические группировки, аналогичные голоценовым, по крайней мере, в пространстве первых двух факторов. Можно попытаться сделать это в пространстве других факторов. Наиболее понятная картина распределения видов наблюдается в пространстве первого и третьего факторов, (рис. 5,А). На этом рисунке, как и на предыдущем, можно заметить, что узкочерепная полевка слишком удалена от других степных видов. Это и ряд других соображений заставляет усомниться в правильности отнесе-



Р и с. 5. Положение видов из состава фаун главной стадии позднего валдая в пространстве первого и третьего факторов

Условные обозначения см. рис. 4



Р и с. 6. Положение видов из состава фаун первой половины позднего плейстоцена в пространстве первого и третьего факторов:

1 – Cricetus, 2 – Microtus arvalis, 3 – M. agrestis, 4 – M.oeconomus, 5 – Arvicola terrestris, 6 – Clethrionomys ex gr. rutilus-glareolus, 7 – Citellus major, Ochotona sp., 8 – Microtus gregalis, 9 – Lagurus lagurus, Eolagurus luteus, 10 – Dicrostonys cf. guilielmi, 11 – Lemmus cf. sibiricus, 12 – Apodemus sylvaticus, A.flavicollis, 13 – Cricetulus migratorius, Allocricetulus eversmanni

Условные обозначения см. рис. 2

что биотопическая приуроченность плейстоценовых видов не отличалась от приуроченности у их голоценовых потомков, очертим в пространстве первых двух факторов положения, занимаемые видами упомянутых биотопических групп. Можно видеть, что при этом наблюдается почти полное наложение образовавшихся фигур. Таким образом, в этих фаунах не удается обнаружить биотопические группировки, аналогичные голоценовым, по крайней мере, в пространстве первых двух факторов. Можно попытаться сделать это в пространстве других факторов. Наиболее понятная картина распределения видов наблюдается в пространстве первого и третьего факторов, (рис. 5,А). На этом рисунке, как и на предыдущем, можно заметить, что узкочерепная полевка слишком удалена от других степных видов. Это и ряд других соображений заставляет усомниться в правильности отнесе-

ния позднеплейстоценовых представителей этого вида к группе обитателей степи. Известно, что узкочерепные полевки конца позднего плейстоцена принадлежат к своеобразному подвиду, отличному от всех голоценовых (особенно степных) по ряду морфологических черт, главная из которых – крупные размеры. Таким образом, применительно к узкочерепным полевкам, правомерность предположения об идентичности биотопической приуроченности голоценовых и плейстоценовых форм можно поставить под сомнение, поскольку они принадлежат к разным подвидам. Эти же соображения в полной мере относятся к полевке-экономке, поскольку и этот вид был представлен в позднем плейстоцене также своеобразным подвидом. Копытные лемминги голоцена и позднего плейстоцена принадлежат не только к разным подвидам, но к разным видам. Это тем более дает основание не рассматривать плейстоценового копытного лемминга как обитателя тундры. Остальные виды фауны конца позднего плейстоцена не имеют заметных морфологических отличий от своих голоценовых потомков (Смирнов и др., 1990), и у нас нет формальных причин сомневаться в идентичности их биотопической приуроченности. Исходя из этой логики, видоизменим рис. 5, А в рис. 5, Б, где упомянутые три вида исключены из соответствующих биотопических групп. В таком варианте рисунок приобретает вид, вполне сравнимый с таковым для голоценовых фаун. На нем, в отличие от предыдущего рисунка, хорошо выделяются зоны расположения видов с близкой биотопической приуроченностью. Остается непонятным лишь положение настоящих леммингов, оказавшихся рядом с обыкновенной полевкой.

Рассмотрим результаты многомерного анализа дисгармоничных фаун первой половины позднего плейстоцена. Для его проведения было использовано 14 местонахождений. Не давая им здесь подробной характеристики, отметим, что они существовали в обстановке более умеренного климата, чем фауны конца плейстоцена, а копытный лемминг, узкочерепная полевка и полевка-экономка еще сильнее отличались от голоценовых. Последнее обстоятельство дает нам право не относить упомянутые виды ни к одной из голоценовых биотопических групп. В этом варианте распределение видов в пространстве первого и третьего факторов выглядит вполне объяснимо (рис. 6). Очень компактной группой расположились в области минимальных величин первого фактора степные виды, а лесные, луговые и околоводные заняли противоположную часть графика, не перекрываясь друг с другом. Как и в случае с фаунами конца позднего плейстоцена, неясным остается положение настоящих леммингов.

Подводя итоги многомерному анализу всех исследованных фаун, можно сделать несколько заключительных замечаний.

В голоценовых фаунах с хорошо известной биотопической характеристикой видов и подвидов их группировка в пространстве первых двух факторов происходит без заметных противоречий с этой характеристикой. Это дало нам право предположить, что и плейстоценовые фауны при многомерном анализе должны распределиться на биотопические группы, – что и произошло, но лишь после того, как для ряда видов было введено пред-

положение о специфике их биотопической приуроченности в плейстоцене по сравнению с голоценом. Обращает на себя внимание неодинаковое по отношению к другим видам положение в факторном пространстве узкочерепной полевки, копытного лемминга и полевки-экономки в дисгармоничных фаунах конца позднего плейстоцена, по сравнению с фаунами первой половины позднего плейстоцена. В первых все эти три вида, особенно копытные лемминги и узкочереные полевки, занимают специфическое, обособленное пространство (см. рис. 4,5), что, возможно, свидетельствует о каких-то особых местообитаниях, которые они занимали в отличие от лесных, луговых и степных видов. В фаунах первой половины позднего плейстоцена, судя по рис. 6, такого не наблюдалось. Там эти виды занимают положение в факторном пространстве, близкое к луговым видам. Все это, на наш взгляд, ясно свидетельствует о том, что вопрос о постоянстве или изменяемости во времени биотопических характеристик на видовом или внутривидовом уровнях для грызунов не может решаться в общем виде. Так же, как среди современных видов есть группы в разной степени эврибионтные, так и при рассмотрении временной динамики экологических свойств необходимо дифференцировать группы видов, в разной степени "задетых" процессами экогенеза.

Исходя из имеющегося сейчас материала, можно с полной определенностью утверждать, что из всех исследованных в этой работе форм в позднем кайнозое в наибольшей степени изменились экологические характеристики копытного лемминга, узкочерепной полевки и полевки-экономки. Для видов рода Dicrostonyx эти изменения происходили в эволюционном масштабе, а для узкочерепных полевок и экономок - в историческом. В каких масштабах и формах происходил процесс экогенеза у других видов, должны показать дальнейшие исследования.

Заключение

В этой работе затронуты далеко не все проблемы исторической экологии млекопитающих, среди которых необходимо отметить, в частности, географическую специфику временной динамики состава и структуры сообществ, включая вопрос об аллохронности перехода от дисгармоничного состояния фаун к зональному. За рамками статьи осталась и такая проблема, как соотношение процессов экогенеза и динамики морфологических признаков в разных группах млекопитающих. Их решение, как и решение многих других, вовсе не упомянутых проблем, в разной степени подготовлено состоянием изученности истории экосистем и образующих их видов. С особой остротой проблема нехватки фактического материала ощущается для северных и восточных регионов нашей страны. Однако в не меньшей степени прогресс в исследованиях по исторической экологии сдерживается слишком буквальным пониманием принципа актуализма при работе с палеонтологическим материалом из плейстоцена и голоцена (Смирнов, 1988; Шер, 1990). Преодоление этого препятствия началось, и если оно будет успешно продолжено, то можно надеяться на существенный прогресс в решении многих проблем исторической экологии.

Литература

Барышников Г.Ф., Маркова А.К. Зоогеография и палеоэкология териофауны внетропической части северного полушария в эпоху максимального развития последнего оледенения // Хроностратиграфия палеолита северной, центральной и восточной Азии и Америки (Доклады Международного Симпозиума). Новосибирск, 1990. С. 51-54.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т.2. 477 с.

Вангенгейм Э.А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М.: Наука, 1977. 170 с.

Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Палеоэкология поздней мамонтовой фауны в арктической зоне Евразии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 2. С. 5-19.

Громов И.М. Введение // История и эволюция современной фауны грызунов (неоген-современность). М.: Наука, 1983. С. 3-8.

Давиташвили Л.Ш. Экогения типов, классов и других подразделений органического мира // Сообщ. АН ГССР. 1947. Т.8, № 5. С.313-319.

Динесман Л.Г. Палеонтологические методы изучения истории современных биогеоценозов // Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. М., 1984. С. 4-13.

Ибела К. Факторный анализ. М.: Статистика, 1980. 398 с.

Маркова А.К. Териофауна позднего валдая // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет (Атлас-монография). М.: Наука, 1982. С. 109-113.

Смирнов Н.Г. Ареалогический метод в изучении плейстоценовых млекопитающих Западной Сибири // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1988. С. 5-20.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск, 1990. 218 с.

Шер А.В. Актуализм и дисконформизм в изучении экологии плейстоценовых млекопитающих // Журн. общ. биологии, 1990. Т. 51, № 2. С. 163-177.

Nadachowski A. Origin and history of the present rodent fauna in Poland based on fossil evidence // Acta Theriologica. 1989. Vol. 34, N 2. P. 37-53.

Pielou E.C. Ecological Diversity. New York; London: Wiley Interscience. 1975. 175 p.

Popov V., Gerasimov S. Multivariate analysis of small mammals fossil assemblages: two examples from Middle and Upper Pleistocene cave profiles in North Bulgaria // Ecologia. 1988. N 21. P. 34-46.

Semken H.A. Paleoecology of a late Wisconsinan Holocene micromammal sequence in Peccary cave, Northwestern Arkansas // Contributions in Quaternary Vertebrate Paleontology: A Volume in Memorial to John E. Guilday. Pittsburgh, 1984. P. 405-431. (Carnegie Museum of Natural History Special Publication; N 8).