

ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СЕВЕРО-ВОСТОКА ПЕРМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ: ПОЗДНИЙ ПЛЕЙСТОЦЕН – СОВРЕМЕННОСТЬ *

Т.В. Фадеева, Горный институт УрО РАН

Для цитирования:

Фадеева Т.В. Видовой состав и структура фауны млекопитающих северо-востока Пермского Предуралья: поздний плейстоцен – современность // Вестник Пермского федерального исследовательского центра. – 2022. – № 2. – С. 64–77. <https://doi.org/10.7242/2658-705X/2022.2.7>

Исследованы видовые составы и структуры фауны различных периодов позднего плейстоцена и голоцена с локальной природной территории северо-востока Пермского Предуралья (ООПТ «Махневские пещеры»). Зоогенные отложения пещер Махневская ледяная, Махневская-2 и Большая Махневская образованы в относительно «теплые» периоды микулинского межледниковья, брянского мегастадиала и суббореала. На данной территории в разные геологические периоды установлено обитание 61 таксона млекопитающих, из которых общими являются только 7 видов (*Sorex minutus*, *Sorex araneus*, *Craseomys rufocanus*, *Myodes glareolus*, *Myodes rutilus*, *Alexandromys oecomys*, *Microtus agrestis*). Исходя из составов и структур фауны млекопитающих исследованных временных периодов установлено, что в начале позднего плейстоцена и в среднем голоцене на территории, окружающей пещеры, преобладали широколиственные и хвойные леса, соответственно, а в середине позднего плейстоцена доминировали открытые пространства с тундростепной растительностью.

Ключевые слова: млекопитающие, пещеры, поздний плейстоцен, голоцен, современность, Пермское Предуралье.

Четвертичный период характеризуется многочисленными климатическими циклами, которые в значительной степени повлияли на географическое распространение групп позвоночных (Sommer, Nadachowski, 2006). Мелкие растительноядные млекопитающие тесно связаны с определенными ландшафтными и биотопическими особенностями их местообитаний и являются очень чувствительными

индикаторами экологических и климатических изменений в окрестностях местонахождений ископаемой фауны (Maul, Markova, 2007; Sommer, 2020). Анализ распространения видов млекопитающих в позднем плейстоцене и голоцене позволяет оценить пространственно-временную динамику их ареалов в ответ на определенные события в истории климата и ландшафта (Sommer, 2020).

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Пермского края, проект № 19-44-590001.

Урал, как территория, разделяющая Европу и Азию, относится к ключевым регионам для корреляции палеогеографических событий четвертичного периода Северной Евразии (Громов, 1957). Палеоэкологические исследования на территориях различных широтных участках западного и восточного склонов Уральских гор позволяют реконструировать природные условия позднего плейстоцена и голоцена. Видовой состав и структура мелких млекопитающих отражают ландшафтную специфику определенной территории и служат маркерами ее экологического состояния. Мониторинг этой группы млекопитающих на особо охраняемых территориях позволяет отслеживать эффекты природных и антропогенных воздействий разной длительности и интенсивности на ландшафтные комплексы.

В западной предгорной части Урала (северо-восток Пермского края, Россия) расположена уникальная территория, включающая скальный массив «Махневские пещеры» (левый склон долины р. Гаревая (правого притока р. Чайва), в 25 км на северо-восток от поселка Яйва и в 1,2 км на юго-восток от нежилой

дер. Махнево) (рис. 1). Комплексный природный резерват «Махневские пещеры» образован указом № 3 губернатора Пермской области от 12.01.2000. Общая площадь резервата 18,7 га (Потапова и др., 2006). В составе комплекса 8 карстовых гротов и пещер. Большая часть окружающей территории пещерного комплекса в настоящее время представлена вторичным смешанным лесом с *Picea obovata* и *Betula pendula*, который сформировался в результате развития сукцессионных процессов на месте уничтоженных вырубкой в первой половине XX века коренных темнохвойных лесов.

Цель исследований отложений пещер данного комплекса – получение данных по фауногенезу млекопитающих на локальной территории в различные периоды позднего плейстоцена, голоцена и современности. В задачи настоящей работы входят расширение источниковой базы за счет обнаружения хронологически новых ископаемых локальных фаун и ревизии ранее изученных, выявление современного видового состава млекопитающих на территории комплексного природного резервата, оценка связи динамики отдель-



Рис. 1. Территория ООПТ «Махневские пещеры» ($59^{\circ}27' \text{с.ш.}$ $57^{\circ}41' \text{в.д.}$). МЛ – пещера Махневская ледяная; М-2 – пещера Махневская-2; БМ – пещера Большая Махневская. 1–6 линии отловов мелких млекопитающих (2019–2021 г.г.)

ных видов, групп видов локальной териофауны позднего плейстоцена и голоцена с данными палеоклиматических и палеогеографических исследований.

Материалы и методы

Исследованы отложения (включающие костные и прочие останки позвоночных животных) трех пещер комплекса (Махневская ледяная, Махневская-2 и Большая Махневская) и проведены отловы мелких млекопитающих на 6 участках этой локальной территории (см. рис. 1).

Отложения исследованных пещер вскрывались условными горизонтами мощностью от 2 до 10 см, порода промывалась на ситах (0,7–10,0 мм). Из полученного концентрата выбирался костный материал и дополнительно очищался с помощью ультразвуковой ванны «GB-10 LB». Материалы исследованы с помощью оптических (бинокляр МБС-10, стереомикроскоп Leica MZ16) и электронно-зондовых (сканирующий электронный микроскоп VEGA 3 LMN с системой рентгеновского энергодисперсионного микроанализа Oxford Instruments INCA Energy 250/X-max 20) методов в лаборатории ГМПИ Горного института УрО РАН.

Для видового определения ископаемых черепов и нижних челюстей млекопитающих использовались эталонные коллекции Института экологии растений и животных УрО РАН и Горного института УрО РАН. Идентификация нижних челюстей землеройковых (Soricidae) проводилась по методикам (Zaitsev, 1998; Fadeeva, 2016). Видовая принадлежность лесных мышей (род *Apodemus* (*Sylvaemus*)) определялась с использованием коэффициентов классификационных функций по соответствующей методике (Лашкова, Дзевеин, 2002). Видовую принадлежность изолированных зубов лесных полевок (рода *Craseomys*, *Myodes*) устанавливали на основании размерных характеристик второго верхнего моляра (M2) (Бородин и др., 2005; Бородин, 2009). Видовая идентификация зубов ископаемых леммингов (*Lemmini gen.*) была проведена на основе размерных и морфологических

особенностей третьих верхних коренных зубов (Смирнов и др., 1997; Пономарев и др., 2011; Ponomarev et al., 2015).

Для изучения видового состава и относительной численности современных мелких млекопитающих (грызунов и насекомоядных) использовали методики отлова конусами и давилками (Юргенсон, 1934; Кучерук и др., 1963; Наумов, 1955). Давилки выставляли в линии по 50 штук с интервалом 5 м. В качестве приманки применяли хлеб и морковь, смоченные недезодорированным подсолнечным маслом. В качестве конусов использовали пластиковые банки (5 и 10 литров), наполненные водой до половины объема (5 банок на канавку длиной 50 метров).

Геологический возраст отложений определялся на основании радиоуглеродных датировок (табл. 1) и биостратиграфических данных.

Исследованные зоогенные отложения пещер образованы в микулинское межледниковье (морская изотопная стадия (МИС) 5e: границы 115–130 тысяч лет назад), в финальной стадии брянского межледниковья (МИС 3: 24–60 тыс. л. н.), в суббореальном периоде голоцена (МИС 1: до 11 тыс. л. н.) (границы МИС по Aitken, Stones, 1997; Wright, 2013).

Тафономия пещерных отложений

По классификации (Ридуш, 2013) исследованные отложения пещер относятся к различным тафономическим подтипам. Отложения коридора пещеры Махневская-2 (рис. 2), который связан узкой наклонной щелью с внутренним гротом, отнесены к зоогенному подтипу (карниворогенной фации). Вероятно, внутренний грот в конце коридора использовался в качестве логова хищными млекопитающими (песцом, обыкновенной лисицей, бурым медведем), немногочисленные кости которых также найдены в отложениях коридора. Основную массу костных останков в этих отложениях составляют изолированные зубы и фрагментированные трубчатые кости мелких млекопитающих.

Результаты датирования отложений Махневских пещер

Местонахождение	Глубина слоя (см), квадрат	Номер датировки*	Радиоуглеродная датировка ¹⁴ C age, BP (лет)	Материал	Источник
Пещера Большая Махневская	1,40-1,47	IEMEA-1385	3 628 ± 86	Кости мелких млекопитающих	Фадеева, Смирнов, 2008
Пещера Махневская -2	20-30, В	IEMEA-1377	11 146 ± 282	Кости мелких млекопитающих	Фадеева, Смирнов, 2008
	40-50, В	GIN-14242	24 760 ± 200	Кости мелких млекопитающих	Fadeeva et al., in press
	50-70, В	IEMEA-1376	24 811 ± 426	Кости мелких млекопитающих	Фадеева, Смирнов, 2008
	20-24, С	IGAN-9035	34 545±170	Пяточная кость зайца	Fadeeva et al., in press
	54-59, С	IGAN-9038	11 950±40	Древесный уголь	Fadeeva et al., in press
Пещера Махневская ледяная	Смешанные отложения	IEMAE-1390	6121 ± 127	Кости мелких млекопитающих	Фадеева, Смирнов, 2008
		IEMAE-1391	30 901 ± 675	Кости мелких млекопитающих	Фадеева, Смирнов, 2008
		AA-90664	> 27 500	Зуб дикобраза	Fadeeva et al., 2020
		GrA-35461	41 800 (+600, -500)	Зуб дикобраза	Фадеева, Смирнов, 2008

Примечание: IGAN – ЦКП «Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии» Института географии Российской Академии Наук;
 GIN – лаборатория геохимии изотопов и геохронологии Геологического института РАН;
 IEMEA – лаборатория исторической экологии Института проблем экологии и эволюции РАН;
 AA – лаборатория университета Аризоны, США;
 GrA – лаборатория Гронингенского университета, Нидерланды.

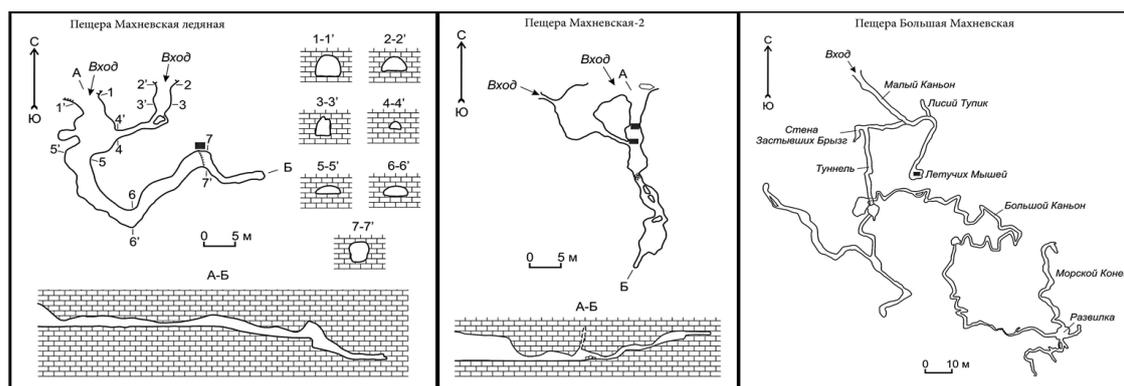


Рис. 2. Схемы пещер ООПТ «Махневские пещеры» (по данным В.М. Шумкова и др. (1960 г.) и данным Березниковской городской спелеосекции (БГСС) (1975, 1979 гг.).
 «■» отмечены места взятия пещерного грунта для исследований.

ших. Кости птиц, рептилий, амфибий и рыб немногочисленны. Сильная степень раздробленности костного материала и присутствие яиц *Trichurus* sp. в отложениях указывают на экстре-

ментное происхождение материала. Концентрация останков очень высокая – из отложений раскопов коридора (глубина до 1 метра) определено более 100 000 зубов мелких млекопитающих.

В пещере Махневская ледяная кости позвоночных животных (млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий) обнаружены в отложениях дальнего грота и прилегающей к нему части коридора. Практически все отложения грота являются смешанными в результате браконьерских раскопок. Интактные отложения обнаружены только под скальным массивом (см. рис. 2). Судя по большому количеству фрагментированных костей грызунов, амфибий и чешуи веретениц, грот использовался в качестве логова барсуком. Среди определимых костей крупных млекопитающих преобладают кости медведей. Наличие молочных зубов медвежат в этих отложениях – фактическое доказательство гибели представителей рода *Ursus* во время зимовки в пещере.

Многие кости посткраниального скелета мелких млекопитающих имеют полную сохранность, восходящая ветвь сохранена у большого количества нижних челюстей представителей грызунов, насекомоядных млекопитающих и летучих мышей, целые черепа не обнаружены. Летучие мыши использовали грот в качестве зимнего убежища, о чем свидетельствует наличие их многочисленных костей и экскрементов в отложениях.

В отложениях обнаружены кости и зубы малайского дикобраза (*Hystrix brachyura*), отмечены следы погрызов этого вида на костях крупных хищников. Учитывая относительно хорошую сохранность части костных останков мелких млекопитающих (Фадеева и др., 2011) и наличие крутого спуска из коридора в грот (около 2 метров высотой), последний являлся естественной ловушкой для представителей отрядов Rodentia и Eulipotyphla. Таким образом, в этом гроте большая часть отложений представлена их зоогенным подтипом с примесью отложений гравигенного подтипа.

К такому же смешанному типу отнесены и отложения грота Летучих мышей пещеры Большая Махневская (см. рис. 2). Там обнаружено большое количество целых костей краниального и посткраниаль-

ного скелетов представителей отрядов Rodentia, и Carnivora (Mustelidae). Учитывая относительно хорошую сохранность скелетного материала, а также расположение грота в верхнем ярусе пещеры (вход в грот возможен только через отверстие в потолке левого пещерного коридора), данный участок пещеры не использовался в качестве логова крупными хищниками. Скорее всего, мелкие млекопитающие (Rodentia, Eulipotyphla и Carnivora (Mustelidae)), попадая в скальное отверстие на поверхности, падали с большой высоты в грот.

Малое количество фрагментированных костей и отсутствие погрызов на них свидетельствует о моментальной гибели животных. Массовая гибель представителей отряда Chiroptera произошла в результате обвала потолка грота (над костеносным слоем расположены крупные известняковые плиты), вероятнее всего, в зимний период во время спячки колонии. Таким образом, генезис отложений грота пещеры в большей степени связан с гравигенным фактором.

Характеристики видового состава и структуры сообществ млекопитающих

Начало позднего плейстоцена (MIS (морская изотопная стадия) 5e). Многочисленные зубы мелких млекопитающих – насекомоядных, рукокрылых и грызунов – найдены во всех горизонтах интактных отложений пещеры Махневская ледяная (табл. 2). В составе фауны обнаружено 16 видов грызунов, 8 видов насекомоядных млекопитающих, 4 таксона летучих мышей и 1 таксон зайцеобразных (Fadееva et al., 2020). Преобладают представители лесных и серых полевков. Крупные млекопитающие представлены сравнительно небольшим количеством таксонов (грызуны – 1, зайцеобразные – 1, хищные – 4, копытные – 5). Наибольшее количество остатков среди этой размерной группы принадлежит малому пещерному медведю *Ursus savini*.

Список ископаемых и современных видов млекопитающих ООПТ «Махневские пещеры»

Species/Period	МИС 5	МИС 3	МИС 1	Современность
<i>Erinaceus</i> sp.	+	-	-	-
<i>Talpa</i> sp.	+	-	+	+
<i>Crocidura</i> sp.	+	-	-	-
<i>Sorex minutus</i> (Linnaeus, 1766)	+	+	+	+
<i>S.caecutiens</i> (Laxmann, 1788)	+	+	+	
<i>S. isodon</i> (Turov, 1924)	+	-	+	+
<i>S. tundrensis</i> (Merriam, 1900)	-	+	-	-
<i>S. araneus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+
<i>S. minutissimus</i> (Zimmermann, 1780)	+	+	+	-
<i>Neomys fodiens</i> (Pennant, 1771)	-	-	-	+
<i>Myotis mystacinus</i> (Kuhl, 1817)	-	-	+	-
<i>M. brandti</i> (Eversmann, 1845)	-	-	+	-
<i>M. daubentoni</i> (Kuhl, 1817)	-	-	+	-
<i>M. dasycneme</i> (Boie, 1825)	+	-	+	-
<i>Myotis</i> sp.	+	-	-	-
<i>Plecotus auritus</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	+	-
<i>Eptesicus nilssonii</i> (Keyserling & Blasius, 1839)	+	-	+	-
<i>Lepus timidus</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	-
<i>Lepus</i> sp.	+	-	-	-
<i>Ochotona</i> sp.	+	+	+	-
<i>Ursus savini</i> (Andrews, 1922)	+	-	-	-
<i>Ursus arctos</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	+
<i>Gulo gulo</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-
<i>Meles meles</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-
<i>Meles</i> sp.	-	+	-	-
<i>Martes zibellina</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+	-
<i>Martes martes</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	-
<i>Mustela nivalis</i> (Linnaeus, 1766)	-	+	+	-
<i>Mustela erminea</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+
<i>Vulpes lagopus</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	-
<i>Vulpes vulpes</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	-
<i>Panthera spelaea fossilis</i> (Reichenau, 1906)	+	-	-	-
<i>Sciurus vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-
<i>Spermophilus</i> sp.	-	+	-	-
<i>Hystrix brachyura</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-	-
<i>Dryomys nitedula</i> (Pallas, 1778)	+	-	-	-
<i>Sicista betulina</i> (Pallas, 1779)	+	+	-	-
<i>Cricetus cricetus</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	-	-
<i>Cricetulus migratorius</i> (Pallas, 1773)	-	+	-	-
<i>Lemmus sibiricus</i> (Kerr, 1792)	-	+	-	-
<i>Myopus schisticolor</i> (Lilljeborg, 1844)	+	-	+	-
<i>Craseomys rufocanus</i> (Sundevall, 1846)	+	+	+	+
<i>Myodes glareolus</i> (Schreber, 1780)	+	+	+	+
<i>M. rutilus</i> (Pallas, 1779)	+	+	+	+
<i>Dicrostonyx torquatus</i> (Pallas, 1778)	+	+	-	-
<i>Lagurus lagurus</i> (Pallas, 1773)	-	+	-	-
<i>Arvicola amphibius</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-
cf. <i>Terricola</i> sp.	+	-	-	-
<i>Alexandromys oeconomus</i> (Pallas, 1776)	+	+	+	+
<i>Alexandromys middendorffii</i> (Poljakov, 1881)	-	+	-	-
<i>Microtus (Stenocranius) gregalis</i> (Pallas, 1779)	+	+	-	-
<i>M. agrestis</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+
<i>M. arvalis</i> c.l.	-	+	-	+

Specie/Period	МИС 5	МИС 3	МИС 1	Современность
<i>Microtus malei</i> (Hinton, 1907)	–	+	–	–
<i>Micromys minutus</i> (Pallas, 1771)	–	–	–	+
<i>Apodemus (Sylvaemus) uralensis</i> (Pallas, 1811)	+	–	–	+
<i>A. (S.) sylvaticus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–
<i>A. (S.) flavicollis</i> (Melchior, 1834)	+	–	–	–
<i>Mus</i> sp.	–	+	–	–
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> (Jäger, 1839)	+	–	–	–
<i>Cervus elaphus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
<i>Alces alces</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	–	–
<i>Rangifer tarandus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	–	–
<i>Bison priscus</i> (Bojanus, 1825)	+	–	–	–
Количество идентифицированных останков	6745	109 004	7 578	523
Количество таксонов	40	34	26	15

В верхней половине интактных отложений пещеры Махневская ледяная преобладают лесные лемминги (*Myopus schisticolor*), красно-серые полевки (*Craseomys rufocanus*), равнозубые бурозубки (*Sorex isodon*) и средние бурозубки (*Sorex caecutiens*). В нижней половине отложений видовое разнообразие увеличивается, доминируют темная полевка (*Microtus agrestis*), полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus*), водяная полевка (*Arvicola amphibius*), красная полевка (*Myodes rutilus*), обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*). Немногочисленные костные остатки рыжей полевки (*Myodes glareolus*), крота (*Talpa* sp.) и малой бурозубки (*Sorex minutus*) зафиксированы практически по всей глубине вскрытых отложений, кроме самых нижних слоев.

Зубы малайского дикобраза (*Hystrix brachiura*) и трех видов мышей (род *Apodemus*) также обнаружены по всей глубине отложений, кроме верхних слоев. Зубы лесной сони (*Dryomys nitedula*), обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*), крошечной бурозубки (*Sorex minutissimus*) и ежа (*Erinaceus* sp.) редки и обнаружены в основном в нижней половине исследованных отложений.

Кости и зубы летучих мышей встречаются по всей глубине отложений, и среди них доминируют остатки северного кожанка (*Eptesicus nilssoni*), менее многочисленны остатки бурого ушана (*Plecotus auritus*), мелких видов ночниц (*Myotis* sp.). Единичные кости прудовой ночницы

(*Myotis dasycneme*) обнаружены на глубине 56–72 см. Фрагменты черепа и нижних челюстей белозубок (*Crocidura* sp.) обнаружены как в интактных (квадрат С), так и в смешанных отложениях пещеры.

Среди останков мелких млекопитающих доминируют кости лесных видов (рис. 3), что подтверждает данные палинологического анализа о преобладании лесов различного типа во время образования отложений пещеры. Данные палинологического и фаунистического анализов (отложения квадрата А) по критериям выделения отдельных биостратиграфических зон в целом совпадают (Fadeeva et al., 2020). Бедный видовой состав и низкая численность мелких млекопитающих характерна для периода, когда в окрестностях пещеры преобладали березовые леса и луговые формации. В следующем временном периоде с возросшей долей широколиственных лесов (дуб, граб, лещина) в том числе наблюдается максимальное видовое разнообразие с присутствием экзотических теплолюбивых видов млекопитающих (желтогорлая мышь, лесная соня). С возрастанием в дальнейшем роли хвойных лесов видовое разнообразие уменьшается и изменяется список преобладающих видов млекопитающих, в числе которых зафиксированы типичные обитатели елово-пихтовых зеленомошников – красно-серые полевки и лесные лемминги.

Криоксерофильные виды – копытные лемминги и узкочерепные полевки, кото-

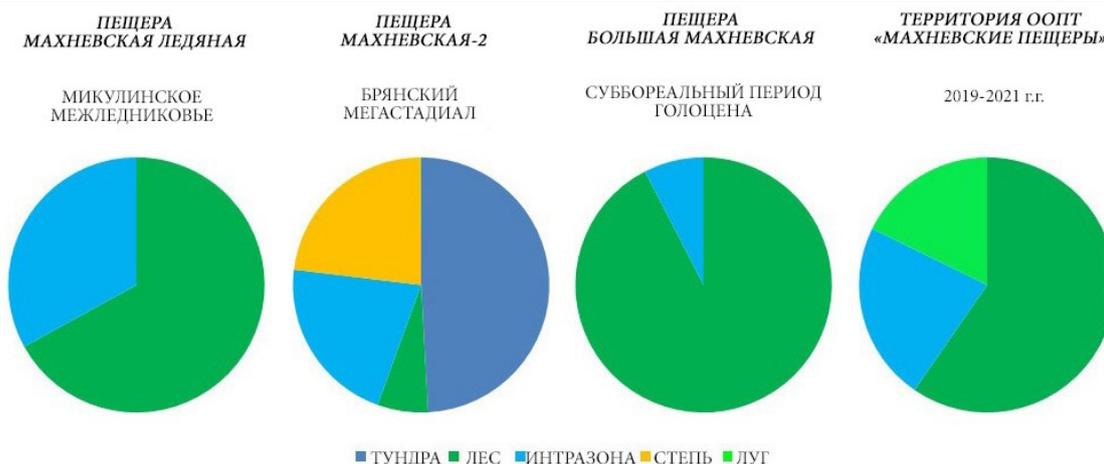


Рис. 3. Соотношения экологических группировок ископаемых и современных грызунов на исследуемой локальной территории северо-восточной части Среднего Урала. Принадлежность видов ископаемых грызунов к определенной группировке установлена в соответствии с их современными местообитаниями (Маркова, 2008). ТУНДРА – *Lemmus sibiricus*, *Dicrostonyx torquatus*, *Alexandromys middendorffii*; ЛЕС – *Myopus schisticolor*, *Craseomys rufocanus*, *Myodes glareolus*, *Myodes rutilus*, *Microtus agrestis*, *Apodemus sp.*, *Sicista betulina*, *Dryomys nitedula*; ИНТРАЗОНА – *Arvicola amphibius*, *Alexandromys oeconomus*; СТЕПЬ – *Microtus (Stenocranius) gregalis*; ЛУГ – *Microtus arvalis*

рые доминируют в подавляющем большинстве фаун позднего плейстоцена – раннего голоцена Среднего Урала (Смирнов, 1993; Фадеева, Смирнов, 2008), в изученной фауне крайне редки. Весьма малочисленны и останки пищи.

В ископаемой фауне представлены виды открытых ландшафтов (малый пещерный медведь, первобытный бизон), виды полуоткрытых ландшафтов (пещерный лев, барсук, носорог Мерка, благородный олень), виды закрытых ландшафтов (лось, малайский дикобраз) и полизональные виды (росомаха, северный олень). Среди копытных есть виды, связанные с древесно-кустарниковой растительностью (носорог Мерка, лось, благородный олень) и с травянистой растительностью (северный олень, зубр). Малочисленность останков не позволяет оценить соотношение этих групп крупноразмерных видов млекопитающих и особенности их распределения по горизонтам отложений.

Аналогов изученной фауны мелких млекопитающих на Урале не обнаружено. Близкими по видовому составу являются фауны из местонахождений Восточной Европы Тимошковици (Мотузко, 1985), Борисова Гора (Санько, Мотузко, 1991), Черемошник (Агаджанян и Ербаева, 1983)

и Красный Бор (Яковлев, 1996). В отложениях этих местонахождений зафиксированы останки обыкновенной белки, желтогорлой мыши, рыжей полевки, темной полевки, видов, характерных для лесных местообитаний.

Степные виды в данных отложениях представлены сравнительно небольшим количеством останков. В Западной Европе к фауне из Махневской ледяной пещеры наиболее близка фауна мелких млекопитающих из слоя 14 пещеры Бизник (Польша), отнесенная к границе между средним и поздним плейстоценом (Socha, 2014).

Палинологические данные и таксономический состав фауны млекопитающих свидетельствуют о том, что в начале позднего плейстоцена (микулинское межледниковье) в окрестностях скального массива были широко распространены леса с широколиственными породами (Fadееva et al., 2020).

Середина позднего плейстоцена (MIS 3). Рыхлые отложения левого коридора пещеры Махневская-2 имеют мощность до 1 метра. Высокая концентрация останков позвоночных животных зафиксирована по всей глубине отложений и максимальна на глубине от 20 до 74 см (см. табл. 2). Среди мелких млекопитающих

щих обнаружены представители отрядов грызунов (19 таксонов), насекомоядных (5 видов), зайцеобразных (1 таксон). Преобладают останки леммингов и узкочерепных полевок. Кости летучих мышей в отложениях коридора не обнаружены. Останки крупных млекопитающих в отложениях принадлежат 1 виду зайцеобразных, 7 таксонам хищников (среди которых преобладают представители семейства Mustelidae) и 1 виду парнокопытных.

По всей глубине вскрытых отложений пещеры среди зубов мелких млекопитающих доминируют зубы копытных леммингов (*Dicrostonyx torquatus*), узкочерепных полевок (*Microtus (Stenocranius) gregalis*), леммингов трибы Lemmini (см. рис. 3). Также многочисленны зубы интразональных видов: полевок-экономок и водяных полевок. Среди зубов лесных полевок преобладают зубы красносерых полевок. Фрагменты нижних челюстей бурозубок обнаружены по всей глубине отложений, и среди них доминируют челюсти тундряной бурозубки (*Sorex tundrensis*). Зубы полевки *Middendorpha (Alexandromys middendorffii)* и представителей рода *Ochotona* обнаружены в отложениях всех условных горизонтов.

Присутствие практически в равных долях останков копытных леммингов и леммингов трибы Lemmini в нижней части отложений пещеры является косвенным доказательством умеренно-влажного холодного климата в период образования этой части отложений. По результатам предварительных анализов большая часть исследованных третьих верхнекоренных зубов представителей трибы Lemmini из отложений пещеры Махневская-2 принадлежит сибирскому леммингу *Lemmus sibiricus*. Применяемые методики видовой дифференциации зубов трибы Lemmini (Смирнов и др., 1997; Пономарев и др., 2011; Ponomarev et al., 2015) позволяют проводить диагностику ископаемых зубов лишь в ограниченных пределах, учитывая широкий уровень межпопуляционной изменчивости представителей трибы. С помощью такого анализа установлен

факт обитания *Myopus schisticolor* в позднем плейстоцене – раннем голоцене на территории Западной Европы (Arbez et al., 2021).

Вопрос о совместном обитании *Lemmus sibiricus* и *Myopus schisticolor* в позднем плейстоцене и голоцене на территории Пермского Предуралья пока остается открытым. Подобные ископаемые позднеплейстоценовые фауны, где долевыми соотношения зубов *Lemmus sibiricus* и *Dicrostonyx torquatus* близки, обнаружены в местонахождении Жилище Сокола, Северное Зауралье (первая половина позднего плейстоцена), пещере Студеной, Северное Предуралье и гроте Расик, Пермское Предуралье (середина позднего плейстоцена) (Кочев, 1993; Фадеева и др., 2000; Тетерина, 2002).

Фауна мелких млекопитающих средних слоев отложений пещеры Махневская-2 более разнообразна, преобладает копытный лемминг. Среди насекомоядных млекопитающих преобладают костные остатки тундровой бурозубки. Современные представители *Sorex tundrensis* приспособлены к засушливым условиям, обычны в открытых ландшафтах, ареал распространения вида простирается до зоны тундры. Этот вид характерен для «холодных» фаун позднего плейстоцена – раннего голоцена Пермского Предуралья (Fadееva, 2016) и преобладает среди представителей рода *Sorex* в раннем голоцене Южного Урала (Zaitsev, 1998). В период образования средних слоев отложений пещера использовалась хищными млекопитающими наиболее интенсивно, о чем свидетельствует очень высокая концентрация костного материала. Вероятно, именно с этим фактором связано наибольшее разнообразие видов-жертв.

Верхние условные горизонты отложений характеризуются снижением количества зубов тундровых видов и доминированием *Microtus gregalis*. Значительное снижение доли зубов *Dicrostonyx torquatus* указывает на более мягкие климатические условия.

Фаунистическое исследование отложений пещеры Махневская-2 позволяет реконструировать палеоэкологическую обстановку заключительного этапа середины позднего плейстоцена (брянский интерстадиал). Выделено несколько последовательных этапов средовых изменений (Fadeeva et al., in press), общей характеристикой которых является умеренно-холодный климат, преобладание открытых ландшафтов и доминирование трех таксонов мелких млекопитающих (*Dicrostonyx torquatus*, *Microtus gregalis*, *Lemmini gen.*). По соотношению доминирующих видов в средней части отложений фауна мелких млекопитающих пещеры Махневская-2 близка к фауне отложений из брянского интерстадиала (слой 12) пещеры Черемухово (Северное Зауралье) (Тетерина, 2002), но видовой состав последней значительно беднее.

Средний голоцен (MIS 1). Мощность костеносного слоя отложений грота Летучих мышей пещеры Большая Махневская не установлена. Концентрация костей очень высокая, из них большую часть составляют кости краниального и посткраниального скелетов летучих мышей. Определено 6 видов насекомоядных млекопитающих, 6 видов рукокрылых, 1 таксон зайцеобразных, 10 видов грызунов, 4 вида хищных млекопитающих (см. табл. 2).

Среди рукокрылых около 90% костей принадлежат северному кожанку (*Eptesicus nilssoni*). Доля нижних челюстей обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) составляет около 40% от всех идентифицированных челюстей насекомоядных млекопитающих, также многочисленны и челюсти равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*) (около 30%). Во всем объеме исследованных отложений (49 литров) обнаружено только 2 зуба пищух (*Ochotona sp.*). Около 65% идентифицированных до вида и рода коренных зубов грызунов принадлежит лесным полевым, среди которых преобладают красно-серые полевки (*Craseomys rufocanus*) и красные полевки (*Myodes rutilus*). Хорошая сохранность нижних челюстей пред-

ставителей трибы Lemmini позволила использовать для точной видовой идентификации положение альвеолярного бугра резца (Громов, Поляков, 1977). Конец резца расположен на уровне конца альвеолы второго нижнекоренного зуба абсолютно у всех обнаруженных челюстей леммингов, что дает основание отнести все челюсти и зубы леммингов из исследованных отложений к лесным леммингам (*Myopus schisticolor*). Большая часть костей хищников принадлежит соболу (*Martes zibellina*) и лесной кунице (*M. martes*) (Гасилин и др., 2014).

Судя по обилию костных остатков лесных видов мелких млекопитающих *Myopus schisticolor*, *Craseomys rufocanus*, *Myodes rutilus*, *Sorex isodon*, *Sorex caecutiens*, *Sorex araneus* в отложениях среднего голоцена (см. рис. 3) растительность над пещерами была представлена темнохвойными породами деревьев с хорошо развитым мохово-лишайниковым ярусом.

К суббореальной фауне из отложений грота наиболее близка фауна мелких млекопитающих из условных горизонтов 8–12 отложений грота Расик, слоев 3–5 пещеры Верхнегубахинская, с глубины 1,0–1,85 м отложений пещеры Дыроватый Камень на реке Вишера (Фадеева, Смирнов, 2008) и слоя 2 грота Шайтанский на реке Чусовой (Смирнов, 1995). Все перечисленные отложения, предварительно по видовому составу, положению в разрезе или по радиоуглеродным датировкам, отнесены к среднему голоцену и характеризуются общей особенностью – относительным обилием костных остатков насекомоядных млекопитающих и лесных полевок.

Современность. Фауна млекопитающих на территории ООПТ исследована в 2019–2021 годах. Отловлено 523 экземпляра (см. табл. 2) представителей отрядов Rodentia (8 видов), Eulipotyphla (5 видов) и Carnivora (Mustelidae) (1 вид). Из крупных млекопитающих зафиксированы следы жизнедеятельности бурого медведя (*Ursus arctos*).

В настоящее время пещеры окружены вторичным смешанным лесом с большим

количеством валежника. Зафиксировано резкое доминирование (90%) рыжей полевки *Myodes glareolus*. На прилегающих территориях (пойменный смешанный лес) также преобладает этот вид грызунов; кроме того, многочисленны обыкновенная полевка *Microtus arvalis* и обыкновенная бурозубка *Sorex araneus*. В пределах луговых формаций многочисленна полевка-экономка *Alexandromys oeconomus*.

Территория ООПТ входит в состав геоботанической подзоны Пермского края «средне- и южно-таежные предгорные леса» (Атлас..., 2012). Для этой подзоны характерно самое высокое видовое разнообразие и преобладание таежных форм (Демидов, Демидова, 1990). В результате исследований фаун мелких млекопитающих в 1983–1988 г.г. на территориях подзоны зафиксировано 2 вида насекомоядных млекопитающих (обыкновенная бурозубка и равнозубая бурозубка) и 9 видов грызунов (лесная мышовка, лесная мышь, полевая мышь, красно-серая полевка, рыжая полевка, красная полевка, полевка-экономка, темная полевка, обыкновенная полевка). Список видов насекомоядных млекопитающих, отловленных на территории ООПТ, шире – это единичные экземпляры европейского крота, малой бурозубки, обыкновенной куторы. Из общего для данной подзоны списка грызунов на территории ООПТ не обнаружено лесной мышовки и полевой мыши, но отловлена мышь-малютка.

Заключение

В результате биостратиграфического исследования рыхлых отложений трех пещер, расположенных на территории ООПТ «Махневские пещеры» (северо-восток западной предгорной части Среднего Урала), выявлен таксономический состав млекопитающих 6 отрядов (61 таксон) трех временных периодов позднего плейстоцена и голоцена.

Преобладание лесных видов грызунов (в числе которых обнаружены теплолюбивые дикобраз, лесная соя, желтогорлая мышь), наличие большого количества насекомоядных млекопитающих (в т.ч.

ежа и белозубки), присутствие в палиноспектрах экзотических для данного района таксонов (дуб, лещина, граб) позволяют надежно датировать вмещающие отложения пещеры Махневская ледяная периодом микулинского межледниковья (MIS 5e). В настоящее время – это самое северное в мире местонахождение этого времени, содержащее многочисленные останки позвоночных животных и богатые споропыльцевые комплексы.

Исследование отложений пещеры Махневская-2 позволяет реконструировать палеоэкологическую обстановку заключительного этапа середины позднего плейстоцена (брянский интерстадиал). Выделено три последовательных этапа средовых изменений, общей характеристикой которых является умеренно-холодный климат, преобладание открытых ландшафтов и доминирование трех таксонов мелких млекопитающих (копытного лемминга, сибирского лемминга и узкочерепной полевки).

Типично таежные виды грызунов (красно-серая полевка, красная полевка, лесной лемминг) преобладают в суббореальных отложениях пещеры Большая Махневская. Для данных отложений также характерно обилие и разнообразный видовой состав костных останков насекомоядных млекопитающих. Такой видовой состав мелких млекопитающих (в особенности наличие стенобионтного лесного лемминга, специализирующегося на питании зелеными и печеночными мхами) указывает на преобладание в окрестностях пещеры в среднем голоцене хвойных лесов с обильным моховым покровом.

Современная фауна мелких млекопитающих исследуемой локальной территории характеризуется резким доминированием рыжей полевки среди грызунов и обыкновенной бурозубки – среди насекомоядных млекопитающих. Возможно, ядро современной фауны составляют виды, которые приспособились более 100 лет назад к мозаичному ландшафту исследуемой территории, образование которого связано с интенсивным антропогенным влиянием (вырубка лесов) в прошлом.

Библиографический список

1. Агаджанян А.К., Ербаева М.А. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР (К XI конгрессу ИНКВА, М.: 1982). – М.: Наука, 1983. – 188 с.
2. Атлас Пермского края / Под общ. ред. А.М. Тартаковского. – Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2012. – 124 с.
3. Бородин А.В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен–современность). – Екатеринбург: УрО РАН, 2009. – 100 с.
4. Бородин А.В., Коурова Т.П., Маркова Е.А. Размерные характеристики щечных зубов лесных полевок *Clethrionomys (Craseomys) rufocanus*, *Cl. (Clethrionomys) glareolus*, *Cl. (Cl.) rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) и их использование для видовой идентификации // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84. – С. 236–244.
5. Гасилин В.В., Косинцев П.А., Ражев Д.И., Фадеева Т.В. Ареалы видов рода *Martes* (Carnivora, Mustelidae) на Среднем Урале в позднем неоплейстоцене и голоцене // Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93. – № 4. – С. 585–594.
6. Громов И.М. Некоторые итоги и перспективы изучения ископаемых четвертичных грызунов СССР // Труды Зоологического института АН СССР. – 1957. – Т. 22. – С. 90–99.
7. Демидов В.В., Демидова М.И. Современное состояние фауны мелких млекопитающих Пермской области. – Пермь, 1990. – 35 с.
8. Кочев В.А. Плейстоценовые грызуны северо-востока Европейской части России и их стратиграфическое значение. – СПб.: Наука, 1993. – 112 с.
9. Кучерук В.В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 159–183.
10. Лашкова Е.И., Дзевежин И.И. Одонтометрическая изменчивость и идентификация видов лесных мышей, *Sylviaemus* (Muridae, Rodentia), фауны Украины // Vestnik zoologii. – 2002. – Vol. 36. – P. 25–33.
11. Маркова А.К. Индикаторные виды и экологические группы млекопитающих // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 т.л.н.н.). – М.: КМК, 2008. – С. 29–39.
12. Мотузко А.Н. Грызуны антропогена Белоруссии и сопредельных территорий // Проблемы плейстоцена. – Минск: Наука и техника, 1985. – С. 173–188.
13. Наумов Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – М.: Наука, 1955. – С. 179–202.
14. Пономарев Д.В., Исайчев К.И., Бикбаева Г.В., Кряжева И.В. Материалы к родовой диагностике леммингов *Lemmus* и *Myopus* // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. – 2011. – № 11. – С. 6–7.
15. Потапова Н.А., Назырова Р.И., Забелина Н.М., Исаева-Петрова Л.С., Коротков В.Н., Очагов Д.М. Сводный список особо охраняемых природных территорий Российской Федерации (справочник). Ч. II. – М.: ВНИИ природы, – 2006. – 364 с.
16. Ридуш Б.Т. Тафономия пещерных местонахождений ископаемых позвоночных // Спелеология и спелестология: Сб. материалов IV междунар. науч. заочной конф. – Набережные Челны: НИСПТР, 2013. – С. 55–59.
17. Санько А.Ф., Мотузко А.Н. Моллюски и млекопитающие из известковых туфов Борисовой Горы на Западной Двине // Доклады АН БССР. – 1991. – Т. 35. – № 11. – С. 1004–1008.
18. Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. – Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1993. – 62 с. 19.
19. Смирнов Н.Г. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала // Материалы по истории современной биоты Среднего Урала. – 1995. – Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург». – С. 24–57.
20. Смирнов Н.Г., Головачев И.Б., Бачура О.П., Кузнецова И.А., Чепраков М.И. Сложные случаи определения зубов грызунов из отложений позднего плейстоцена и голоцена тундровых районов Северной Евразии // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. – 1997. – Челябинск: Рифей. – С. 60–90.
21. Тетерина А.А. Ископаемые фауны мелких млекопитающих из местонахождений Северного Урала // Фауна Урала в плейстоцене и голоцене. – Екатеринбург: Университет, 2002. – С. 111–135.
22. Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г., Косинцев П.А., Коурова Т.П., Кузьмина Е.А. Мелкие млекопитающие многослойного местонахождения костных остатков в гроте Расик (Пермское Прикамье) // Биосфера и человечество: Материалы конференции молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского (24–28 апреля 2000 г.). – Екатеринбург: «Екатеринбург», 2000. – С. 289–294.
23. Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. – Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2008. – 172 с.
24. Фадеева Т.В., Косинцев П.А., Кадебская О.И., Максимова Е.Г. Результаты исследований зоогенных отложений пещеры Махневская ледяная (Пермский край) // Пещеры.

- Естественнонаучный институт Пермского государственного национального исследовательского университета, Горный институт Уральского отделения РАН, Институт карстоведения и спелеологии Русского географического общества. – Пермь. – 2011. – С. 71–99.
25. Юргенсон П.Б. К методике бонитировки угодий для пушных зверей из семейства Mustellidae // Зоологический журнал. – 1934. – Т. XIII. – Вып. 2. – С. 625–631.
 26. Яковлев А.Г. Мелкие млекопитающие плейстоцена и голоцена Башкирского Предуралья и западного склона Южного Урала / Автореф. дис... канд. биол. наук. – Екатеринбург, ИЭРиЖ УрО РАН, 1996. – 16 с.
 27. Aitken M.J., Stokes S. *Climatostratigraphy // Chronometric Dating in Archaeology. Advances in Archaeological and Museum Science 2* Plenum Press, New York, London, 1997. – P. 1–30.
 28. Arbez L., Royer A., Schreve D., Laffont R., David S., Montuire S. The missing *Myopus*: plugging the gaps in Late Pleistocene small mammal identification in western Europe with geometric morphometrics // *Journal of Quaternary Science*. – 2021. – Vol.36. – № 2. – P. 224–238.
 29. Fadeeva T. Insectivorous mammals (Lipotyphla, Soricidae) of the Perm Pre-Ural in the Late Pleistocene and Holocene time // *Quaternary International*. – 2016. – Vol. 420. – P. 156–170.
 30. Fadeeva T., Kosintsev P., Lapteva E., Kisagulov A., Kadebskaya O. Makhnevskaya Ledyanaya Cave (Middle Urals, Russia): Biostratigraphical Reconstruction // *Quaternary International*. – 2020. – Vol. 546. – P. 135–151.
 31. Fadeeva T., Kosintsev P., Lapteva E., Chaikovskiy I., Chirkova E. Environmental changes in the Middle Urals during Briansk interstadial: Makhnevskaya-2 cave (MIS 3, Russia) // *Quaternary International*. – 2022. In press.
 32. Maul L., Markova A. Similarity and regional differences in Quaternary arvicolid evolution in Central and Eastern Europe // *Quaternary International*. – 2007. – Vol. 160. – P. 81–99.
 33. Ponomarev D., Puzachenko A., Isaychev K. Morphotypic variability of masticatory surface pattern of molars in the recent and Pleistocene *Lemmus* and *Myopus* (Rodentia, Cricetidae) of Europe and Western Siberia // *Acta Zoologica*. – 2015. – Vol. 96. – P. 14–29.
 34. Socha P. Rodent palaeofaunas from Biśnik cave (Krakow – Częstochowa Upland, Poland): palaeoecological, palaeoclimatic and biostratigraphic reconstruction // *Quaternary International*. – 2014. – Vol. 326–327. – P. 64–81.
 35. Sommer R.S. Late Pleistocene and Holocene History of Mammals in Europe // *Handbook of the Mammals of Europe*. – Springer Verlag. – 2020. – P. 1–16.
 36. Sommer R.S., Nadachowski A. Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records // *Mammal Review*. – 2006. – Vol. 36. – P. 251–265.
 37. Wright J.D. Global Climate Change in Marine Stable Isotope Records // *Quaternary geochronology: methods and applications*. American Geophysical Union, 2013. – P. 427–433.
 38. Zaitsev M.V. Late Anthropogene Insectivora from the South Urals with a Special Reference to Diagnostics of Red-Toothed Shrews of the Genus *Sorex* // *Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere*. – 1998. – Vol. 27. – P. 145–158.

**THE SPECIES COMPOSITION AND STRUCTURE OF MAMMAL
FAUNAS IN THE NORTHEAST OF PERM PRE-URALS:
FROM THE LATE PLEISTOCENE TO THE PRESENT TIME**

Fadeeva T.V.

Mining Institute UB RAS

For citation:

Fadeeva T.V. The species composition and structure of mammal faunas in the northeast of Perm Pre-Urals: from the late pleistocene to the present time // *Perm Federal Research Center Journal*. – 2022. – № 2. – P. 64–77. <https://doi.org/10.7242/2658-705X/2022.2.7>

The species compositions and structures of faunas of different Late Pleistocene and Holocene periods from the local natural area of the northeast of the Perm Pre-Urals (Specially Protected Nature Area (SPNA) «Mahnevskie Caves») were researched. Zoogenic deposits of the Makhnevskaya ledyanaya cave Mahnevskaya-2 cave and Bolshaya Mahnevskaya cave were formed during relatively «warm» periods of the Mikulinsky interglacial, Bryansk megastadial and Subboreal. 61 taxa of mammals lived in this area in various time periods. Only 7 species

(*Sorex minutus*, *Sorex araneus*, *Craseomys rufocanus*, *Myodes glareolus*, *Myodes rutilus*, *Alexandromys oeconomys*, *Microtus agrestis*) are common for the researched periods. Based on the compositions and structures of mammal faunas of the different time periods, it was found that in the early Late Pleistocene and Middle Holocene, the area surrounding the caves was dominated by broadleaf and coniferous forests, respectively. The open spaces with tundra-steppe vegetation dominated in the middle of the Late Pleistocene.

Keywords: mammals, caves, Late Pleistocene, Holocene, Present Time, Perm Pre-Urals.

Сведения об авторе

Фадеева Татьяна Владимировна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Горный институт УрО РАН – филиал Пермского федерального исследовательского центра УрО РАН («ГИ УрО РАН»), 614007, г. Пермь, ул. Сибирская, 78а; e-mail: fadeeva.tatyana@mail.ru

Материал поступил в редакцию 21.03.2022 г.