



Новые данные к истории фауны мелких растительноядных млекопитающих Северного Урала в позднеледниковье и голоцене

И. В. Кряжева

Институт геологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар
Innageologi@mail.ru

Исследовалась фауна мелких млекопитающих из двух пещерных местонахождений на западном склоне Северного Урала: гротов Фигурный и Илыч (Республика Коми, Россия). В результате изучения видового состава и морфологических особенностей зубов мелких млекопитающих уточнен возраст формирования ископаемого комплекса из грота Фигурный и описаны две стадии развития микротерофауны: позднеледниковая и раннеголоценовая. Сообщества позднеледниковья на 76–82 % представлены тундровыми и тундростепными видами, на 15 % лесными и на 3–8 % интразональными. Видовые комплексы млекопитающих свидетельствуют о развитии открытых пространств, занятых лесотундровой или лесостепной растительностью с относительно невысоким снежным покровом в зимний период, а также о холодном засушливом климате в позднеледниковое время. Вследствие трансформации климата и состава растительности к раннему голоцену в сообществах мелких растительноядных млекопитающих произошла смена доминирующих видов с тундростепных на лесные (71 %). Доля тундровых и тундростепных видов оставалась еще весьма значимой (до 25 %).

Ключевые слова: *мелкие млекопитающие, степная пищуха, копытный лемминг, узкочерепная полевка, морфология моляров, поздний плейстоцен, позднеледниковье, голоцен, Северный Урал, северо-восток европейской части России.*

New data on the faunal history of small herbivorous mammals in the Northern Urals during the Lateglacial and Holocene

I. V. Kryazheva

Institute of Geology FRC Komi SC UB RAS, Syktyvkar

The fauna of small mammals from two cave localities (Figurny and Ilych grottos) in the western slope of the Northern Urals (Komi Republic, Russia) was studied. The study of taxonomic composition and dental morphology of small mammals from the Figurny grotto revealed Late Glacial and Early Holocene assemblages. Late Glacial assemblages include tundra and tundra-steppe species (76–82 %), forest (15 %) and intrazonal (3–8 %) forms. Species composition indicates open spaces occupied by forest-tundra or forest-steppe vegetation with a relatively low snow cover in winter and also a cold, dry climate in the Late Glacial period. By the Early Holocene, due to the transformation of climate and composition of vegetation, in the communities of small herbivorous mammals, there was a change in the dominant species from tundra-steppe to forest (71 %). The share of tundra and tundra-steppe species was still relatively significant (up to 25 %).

Keywords: *small mammals, steppe pika, collared lemming, narrow-headed vole, morphology of molars, Late Pleistocene, Late glacial, Holocene, Northern Urals, northeastern part of European Russia.*

Введение

На западном склоне Северного Урала, в области развития карбонатных отложений палеозоя широко развиты проявления карстовых процессов. В результате этих процессов образованы такие формы поверхностного рельефа, как провальные воронки, карстовые котловины, сухие и слепые долины, карстовые луга, пещеры, а также гроты и навесы. В карстовых полостях часто происходит накопление костных остатков позднеплейстоценовых животных. Эти естественные убежища использовались хищными млекопитающими, а костные остатки их жертв попадали в захоронения и сохранились до наших дней. Кроме того, в гроты и навесы попадали погадки хищных птиц, которые прилетали на отдых или устраивали гнезда в периоды, когда убежище не было занято хищными млеко-

питающими. Так в захоронение попадали остатки грызунов и мелких хищников. Кроме того, в крупных пещерах и гротах накопление костных остатков часто идет за счет деятельности человека, который также использовал карстовые полости. Самые известные и крупные пещеры на западном склоне Северного Урала расположены на р. Печоре (Медвежья, Туфовая, Ледяная, Студеная, Канинская) и на р. Унье (Первокаменная, Уньинская, Арка, Ледник). Результаты полувековых исследований этих пещер, проведенных геологами, палеонтологами и археологами, представлены в ряде работ (Археология..., 1997; Верещагин, Кузьмина, 1962; Гуслицер, Канивец, 1965; Гуслицер, Павлов, 1988; Кочев, 1993; Кряжева и др. 2022; Кузьмина, 1971; Павлов, 1996; Смирнов, 1996).

Менее известные и не крупные проявления карста расположены на р. Илыч в нижнепермских рифоген-

Для цитирования: Кряжева И. В. Новые данные к истории фауны мелких растительноядных млекопитающих Северного Урала в позднеледниковье и голоцене // Вестник геонаук. 2023. 3(339). С. 11–22. DOI: 10.19110/geov.2023.3.2

For citation: Kryazheva I. V. New data on the faunal history of small herbivorous mammals in the Northern Urals during the Lateglacial and Holocene. Vestnik of Geosciences, 2023, 3(339), pp. 11–22, doi: 10.19110/geov.2023.3.2

ных отложениях, слагающих скелетный холм Мича Ластва. Это пещеры Ажурная и Аньюская и грот Фигурный, первые сведения о которых были получены в результате экспедиций 1962–1963 гг. Б. И. Гуслицера и В. И. Канивца (Гуслицер, Канивец, 1965). В немногочисленных работах предшественников приводится описание 10 видов млекопитающих: *Lepus* sp., *Alopex lagopus* L., *Vulpes vulpes* L., *Ursus* sp., *Mammuthus*, *Equus ferus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rungifer tarandus*, *Bison* sp., *Ovibos moschatus*. По видовому составу и сохранности костей, схожих с остатками из буроугольного Медвежьей пещеры, авторы датируют их (в широком смысле) поздним плейстоценом (Гуслицер, Канивец, 1965; Кузьмина, 1971).

В результате изучения карстовых образований скелетного холма Мича Ластва на р. Илыч в 2019 г. был получен остеологический материал по фауне мелких растительноядных млекопитающих из грота Фигурный и нового местонахождения Илыч (рис. 1). Мелкие млекопитающие до сих пор являются одним из основных источников сведений для реконструкции природной среды прошлого, это связано с их приспособленностью к конкретным природным зонам и биотопам, а также с высокими скоростями эволюции моляров некоторых видов грызунов (копытный лемминг, узкочерепная полевка, водяная полевка).

Новые материалы по фауне мелких растительноядных млекопитающих позволяют дополнить и уточ-

нить представления о ходе развития природной среды Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене.

Объекты и методы исследования

Грот Фигурный расположен в предгорьях западного склона Северного Урала на левом берегу р. Илыч, в 3 км выше устья р. Ыджид Анью ($62^{\circ}29.832'$ с.ш., $58^{\circ}18.574'$ в.д. 220 м н.у.м.), на высоте 48 м над урезом реки. Его длина более 9 м, ширина входа — 4 м, высота входной части более 5 м. Внутренняя полость представляет собой узкий извилистый лаз, уходящий в глубь коренного склона с понижением. Дальний конец частично закрыт обломками породы, за которыми полость переходит в небольшую щель, заполненную льдом (рис. 2). Грот включает полутораметровую однородную толщу коричневых глинистых отложений с небольшим содержанием мелких обломков известняка. В привходовой части грота находятся два хорошо сохранившихся шурфа предшественников, из которых извлечены раздробленные и целые кости млекопитающих позднего плейстоцена (Гуслицер, Канивец, 1965; Кузьмина, 1971). В 2019 году была расчищена южная стенка одного из шурфов и от нее в глубь пещеры заложен шурф площадью 1 м^2 . Мощность рыхлых отложений составила 1.2 м. Из шурфа извлечено небольшое количество обломков костей и зубов крупных мле-

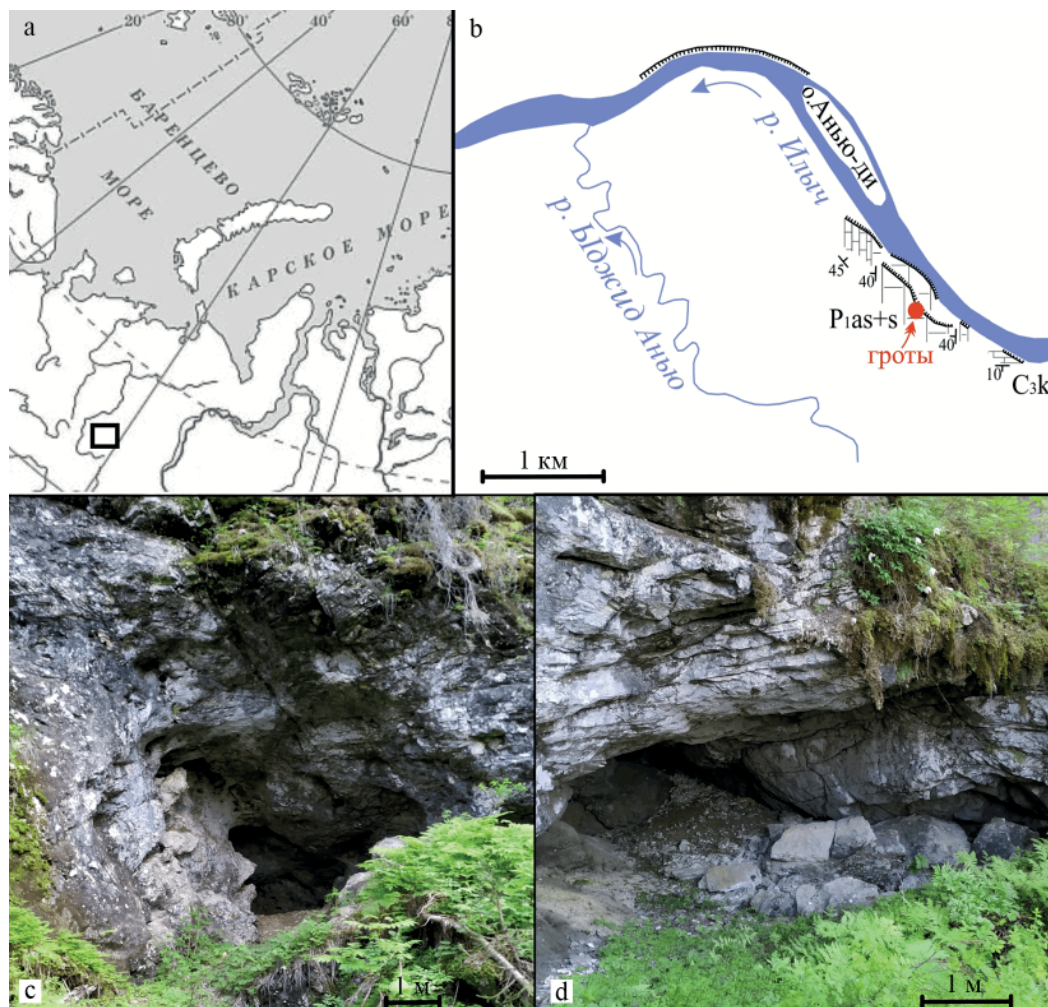


Рис. 1. Географическое положение изученных местонахождений (а, б); с — грот Фигурный, д — грот Илыч

Fig. 1. Geographic map of studied localities (a, b); c — Figurny grotto, d — Ilych grotto

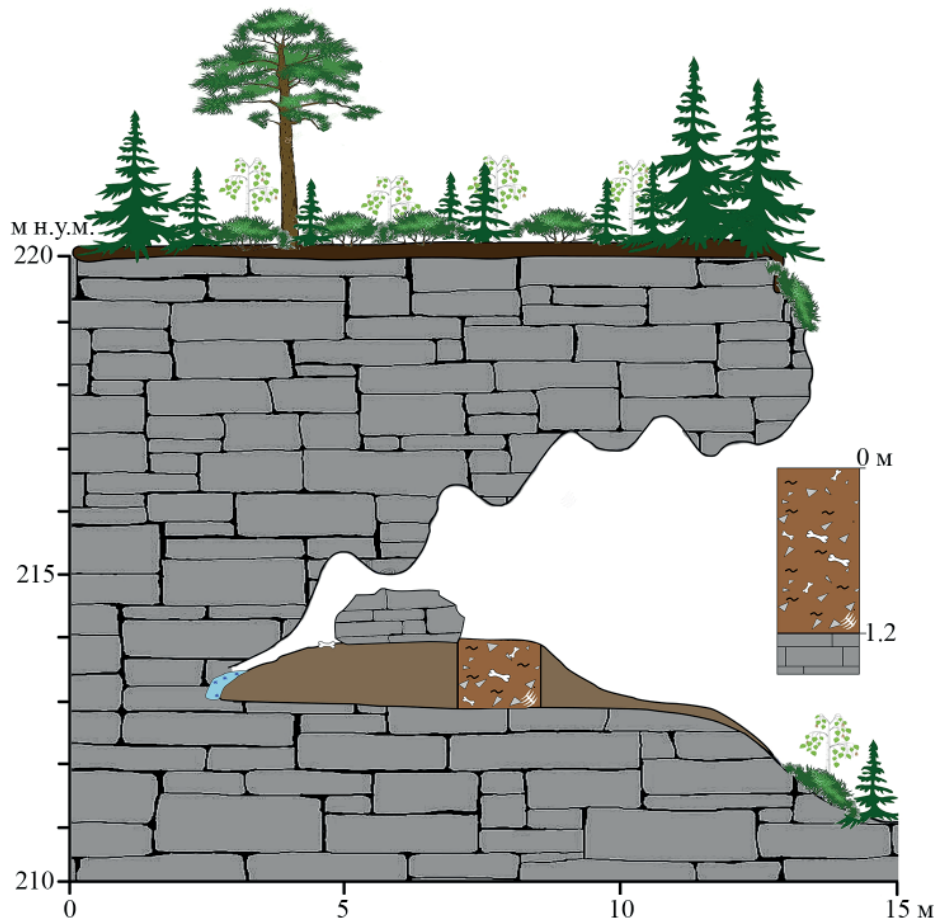


Рис. 2. Схематическое изображение грота Фигурный и разреза рыхлых отложений (м н.у.м. — метры над уровнем моря)

Fig. 2. Schematic image of the Figurny grotto and the section of clastic sediments (м н.у.м. — meters above the sea level)

копитающих и несколько тысяч костей мелких млекопитающих. Сохранность и окраска костей из нового раскопа в гроте Фигурный совпадает по описанию с характеристикой остатков из шурфов 1963 года (Кузьмина, 1971). Кости желтоватые, с серым оттенком, темнее цвета свежей кости, с небольшими черными вкраплениями на поверхности, в разломе без вкраплений.

Грот Илыч расположен в 5 м к западу от грота Фигурный ($62^{\circ}29.830'$ с.ш., $58^{\circ}18.613'$ в.д. 220 м н.у.м.). Его длина 7 м, ширина входа 7 м, высота входной части 2 м. В центре грота был заложен шурф площадью 1.5 м^2 . В разрезе рыхлых отложений грота были вскрыты три слоя разного литологического состава (рис. 3). Сверху вниз вскрываются:

слой 1 — обломки и щебень известняка без заполнителя. Мощность слоя 0.25 м;

слой 2 — светло-серый, почти белый глинистый алевролит с большим содержанием обломков и щебня известняка. Мощность слоя 0.3 м;

слой 3 — коричневый глинистый алевролит с щебнем известняка. Мощность слоя 0.4 м.

Рыхлые отложения вскрывали условными горизонтами мощностью не более 10 см. Извлечение костных остатков животных производилось при помощи ручной промывки вмещающей породы на ситах с размером ячеек 0.8 мм. Полученную смесь костей и обломков породы высушивали, из нее вручную отбирали остатки позвоночных, и дополнительно очищали с помощью ультразвуковой ванны «ПСБ-4035». Материалы исследовались с помощью биологического микроскопа «БИОЛАМ-М3» и сканирующего электронного ми-

кроскопа TESCAN VEGA3 в ЦКП «Геонаука» ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (оператор А. А. Кряжев). Всего из отложений двух гротов было извлечено 2436 щечных зубов грызунов и зайцеобразных (табл. 1).

Диагностика морфологически сходных видов полевок, таких как полевка Миддендорфа — темная полевка и сибирский лемминг — лесной лемминг, проводилась по методике Н. Г. Смирнова с соавторами (Смирнов и др., 1997). Видовую принадлежность остатков узкочерепной полевки, полевки Миддендорфа, полевки-экономки и темной полевки определяли по первому нижнему коренному зубу. Все остальные моляры группы родов *Microtus* распределяли по видам в соответствии с распределением первых нижних коренных. Видовую принадлежность лесных полевок (род *Clethrionomys*) проводили по методике А. В. Бородина с соавторами (Бородин и др., 2005). Видовую идентификацию ископаемых пищух проводили по методике А. А. Тетериной, основанной на изучении современных северных и степных пищух (Тетерина, 2001, 2003*).

*Тетерина А. А. История фаун мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРИЖ УрО РАН, 2003. 168 с.

*Teterina A. A. Istoriya faun melkih mlekopitayushchih Severnogo Urala v pozdnem plejstocene i golocene (The history of the faunas of small mammals of the Northern Urals in the late Pleistocene and Holocene) PhD dissertation (biology). Yekaterinburg, 2003, 168 pp.

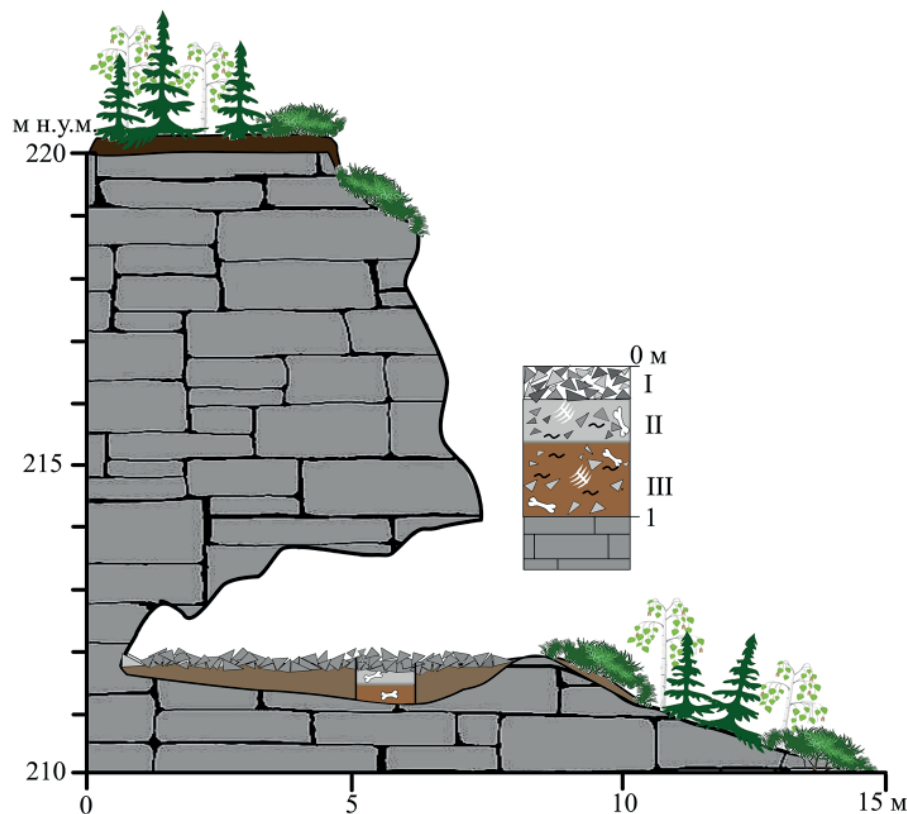


Рис. 3. Схематическое изображение грота Илыч и разреза отложений: I — щебень известняка без заполнителя, II — светло-серый глинистый алеврит, III — коричневый глинистый алеврит

Fig. 3. Schematic illustration of the Ilych grotto and the clastic sediments. I — limestone debris without matrix, II — light gray clayey aleurite, III — brown clayey aleurite

Исследования эволюционных морфологических особенностей моляров копытного лемминга проводились по методике, предложенной Н. Г. Смирновым с соавторами (1997), с небольшими изменениями (Ponomarev, Puzachenko, 2015). По строению M1 и M2 выделяли три морфотипа — *simplicior*, *henseli* и *torquatus*, а далее по соотношению этих морфотипов выборки относили к одной из стадий развития зубной системы, сменяющих друг друга по степени сложности — уменьшению доли «архаичных» (*simplicior*), возрастанию доли промежуточных (*henseli*) и «продвинутых» (*torquatus*) морфотипов. Все изученные выборки относили к одному из хроновидов: *Dicrostonyx simplicior*, *D. gulielmi* или *D. torquatus*. В пределах каждого вида были выделены по три морфы, а кроме видов различались промежуточные, переходные формы неуказанного таксономического ранга (Смирнов и др., 1997).

У узкочерепной полевки исследовали форму передней непарной петли (параконида) и общие размеры первого нижнего коренного зуба (Большаков и др., 1980; Головачев и др., 2001; Ponomarev, Puzachenko, 2017). Эволюционный уровень полевок оценивается по соотношению морфотипов, со временем увеличивается доля продвинутых сложных зубов (грегалоидно-микротидный и микротидный морфотипы) и уменьшается относительное количество архаичных простых моляров (грегалоидный морфотип).

В работе используется систематика полевок, предложенная Н. И. Абрамсон и А. А. Лисовским (2012), за исключением красной и рыжей полевок, для кото-

рых валидным названием следует считать *Clethrionomys* (Kryštufek et al., 2020).

Результаты и их обсуждение

Фаунистические данные

Микротериофауна из отложений грота Фигурный на 76.6 % состоит из тундровых и тундростепных видов: сибирского лемминга (27.8 %), узкочерепной полевки (25.2 %), копытного лемминга (18.1 %), степной пищухи (4.2 %) и полевки Миддендорфа (1.4 %), на 15 % — из лесных видов: темной (6.8 %) и рыжих (4.2 %) полевок, лесного лемминга (4 %) и на 8.5 % — из интразональных видов: полевки-экономки (7.4 %) и водяной полевки (1.1 %).

Микротериофауна из слоя 3 грота Илыч имеет аналогичный состав. Здесь 82.2 % приходится на тундровые и тундростепные виды: узкочерепную полевку (30 %), сибирского (25.3 %) и копытного (17.6 %) леммингов, степную пищуху (8.4 %) и полевку Миддендорфа (менее 1 %), 15 % — на лесные: лесного лемминга (10.5 %), темную полевку (3.5 %), рыжих полевок (менее 1 %) и 2.8 % — на интразональные: полевку-экономку (2.1 %) и водяную полевку (менее 1 %).

Микротериофауна из слоя 2 грота Илыч имеет совершенно другой состав и структуру. Здесь почти 71 % приходится на лесные виды (рыжие полевки — 49.4 %, лесной лемминг — 13.6 %, темная полевка — 7.9 %), 24.6 % — на тундровые (сибирский — 11 % и копытный — 6.9 % лемминги, узкочерепная полевка — 6.7 %) и 4.5 % — на интразональные (полевка-экономка — 4.1 % и водяная полевка — менее 1 %).



Таблица 1. Соотношение остатков (%), общее число зубов и зональная приуроченность мелких растительноядных млекопитающих из местонахождений Северного Урала (р. Илыч)

Table 1. The ratio (%), the total number of remains and biome preferences of small herbivorous mammals from the localities in the Northern Urals (Ilych River)

Местонахождение Location Слой / Layer Таксон / Taxon	Фигурный Figurny Сл. 1 0.1–1.1 м	Илыч Ilych		Природная зона Natural zone			
		Сл. 2 0.25–0.5 м	Сл. 3 0.5–1.0 м	с	т	л	и
<i>Ochotona pusilla</i> (Pallas, 1768) — пищуха Pika	4.2	–	8.4	+	–	–	–
<i>Craseomys rufocanus</i> (Sundervall, 1846) — красно-серая полевка / Red-backed vole	2.0	18.9	0.5	–	–	+	–
<i>Clethrionomys glareolus</i> (Schreber, 1780) — рыжая полевка Bank vole	1.1	15.3	0.2	–	–	+	–
<i>Clethrionomys rutilus</i> (Pallas, 1779) — красная полевка Red-backed vole	1.1	15.2	0.2	–	–	+	–
<i>Dicrostonyx gulielmi</i> (Sanford, 1870) — копытный лемминг Collared lemming	18.1	6.9	17.6	–	+	–	–
<i>Lemmus sibiricus</i> (Kerr, 1792) — сибирский лемминг Siberian lemming	27.8	11.0	25.3	–	+	–	–
<i>Myopus schisticolor</i> (Lilljeborg, 1844) — лесной лемминг Wood lemming	4.0	13.6	10.5	–	–	+	–
<i>Arvicola amphibius</i> (Linnaeus, 1758) — водяная полевка Water vole	1.1	0.5	0.7	–	–	–	+
<i>Microtus agrestis</i> (Linnaeus, 1761) — темная полевка Field vole	6.8	7.9	3.5	–	–	+	–
<i>Lasiopodomys gregalis</i> (Pallas, 1779) — узкочерепная полевка Narrow-skulled vole	25.2	6.7	30.1	+	+	–	–
<i>Alexandromys middendorffii</i> (Poljakov, 1881) — полевка Миддендорфа / Middendorff's vole	1.4	–	0.8	–	+	–	–
<i>Alexandromys oeconomus</i> (Pallas, 1778) — полевка-экономка Housekeeper vole	7.4	4.1	2.1	–	–	–	+
Всего / Total	1029	419	988				

* Природная зона: с — степь, т — тундра, л — лес, и — интразональные

* Natural area/zone: с — steppe, т — tundra, л — forest, and и — intrazonal

Морфологические особенности некоторых видов мелких млекопитающих

Степная пищуха *Ochotona pusilla* Pallas, 1769 (Lagomorpha, Ochotonidae)

В настоящее время на Урале обитают два вида пищух: на Южном Урале — степная (*Ochotona pusilla*), на Приполярном и Полярном — северная (*Ochotona hyperborea*) (Большаков, 1997). По данным некоторых исследователей, южная граница ареала северной пищухи проходит по р. Укью (правый приток р. Илыч, Северный Урал), в 50 км к северу от описываемых в работе пещерных местонахождений (Полежаев, 1994). Однако все ископаемые остатки пищух, обнаруженные ранее в позднелайстоценовых местонахождениях западного склона Северного Урала, были определены как степная пищуха, а в голоценовых отложениях остатки пищух и вовсе не обнаружены (Кузьмина, 1965, 1971; Смирнов, 1996).

Для определения видовой принадлежности пищух в качестве исследуемого признака использовали нижний третий премоляр (р3) (рис. 4). У *O. pusilla* пе-

редний сегмент зуба небольшого размера, имеет округлую или треугольную форму, иногда вытянутую в длину, соединение с задним сегментом широкое, входящие углы неглубокие (рис. 4, а). У *O. hyperborea* передний сегмент зуба крупный, имеет ромбовидную форму, иногда вытянутую в ширину. Промежуток между передним и задним сегментом узкий, входящие углы глубокие (рис. 4, б) (Громов, Ербаева, 1995; Ербаева, 1988). Однако значения размеров и пропорций р3 у обоих видов перекрываются (Тетерина, 2001). Минимальная степень перекрытия наблюдается у индекса «ширина р3 переднего сегмента / ширина р3» ($Wp3AS/Wp3$). У современной степной пищухи он имеет значения от 0.23 до 0.4, а у северной пищухи от 0.32 до 0.54 (табл. 2, рис. 5). На основании этого ископаемые зубы с индексом 0.32 и меньше были отнесены к степной пищухе, а зубы со значениями более 0.4 — к северной пищухе. Результат анализа зубов ископаемых пищух из отложений гrotов Фигурный и Илыч показал, что все они относятся к виду *Ochotona pusilla*. Обитание степной пищухи на севере в позднелайстоценовое время мож-

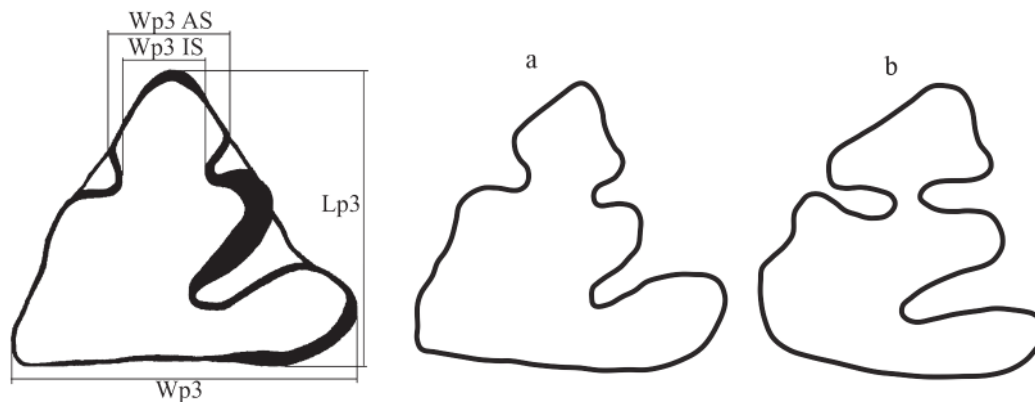


Рис. 4. Схема промеров третьего нижнего премоляра (р3) пищух и схематическое изображение формы жевательной поверхности р3: а – степной пищухи, б – северной пищухи (Тетерина 2001, 2003*)

Fig. 4. Scheme of the third lower premolar (p3) of pikas and a schematic representation of the shape of the chewing surface p3: а – steppe pika, б – northern pika (Teterina 2001, 2003*)

но объяснить широким распространением перегляциальных тундрово-степных ландшафтов на Урале в позднем плейстоцене.

Копытный лемминг *Dicrostonyx Gloger, 1841* (Rodentia, Arvicolinae)

По своему эволюционному уровню остатки копытных леммингов из грота Фигурный сопоставляются со стадией развития зубной системы, представленной морфой 3 *D. gulielmi*. Для этой морфы характерно преобладание моляров морфотипа *henseli*, на втором месте – *torquatus*, а на третьем – *simplicior* на обоих зубах (рис. 6). К этой же стадии относятся лемминги из таких местонахождений, как Пижма-1, Шугер-4 (слои 1 и 2), ниша Филина (слой 3), навес Студеный, Уньинская

пещера, Серчейю-6, Рябово и Нижний Двойник (Кряжева и др., 2022; Ponomarev, Puzachenko, 2015).

По своему эволюционному уровню остатки копытных леммингов из слоя 3 грота Илыч сопоставляются с одной из переходных стадий развития зубной системы между двумя видами – *D. gulielmi* и *D. torquatus*, представленной морфой *D. ex gr. gulielmi-torquatus*. Для этой морфы характерно преобладание моляров морфотипа *henseli*, на втором месте – *torquatus*, а на третьем – *simplicior* на обоих зубах. Встречаемость моляров морфотипа *torquatus* среди двух зубов меньше, чем других морфотипов вместе (рис. 6). К этой же переходной стадии относятся лемминги из местонахождений Седью-1, Шапкина-1, Кожым-1 и из бурого суглинка Б Медвежьей пещеры.

Таблица 2. Размеры (мм) и индексы третьего нижнего премоляра (р3) представителей рода *Ochotona*

Table 2. Dimensions (mm) and indexes of the third lower premolar (p3) of two *Ochotona* species

Выборки Samplings		Промеры Dimensions					
		Lp3	Wp3	Wp3AS	Wp3IS	Wp3IS/Wp3AS	Wp3AS/Wp3
<i>Ochotona hyperborea</i> ¹		0.86–1.24	1.01–1.33	0.34–0.67	0.03–0.33	0.08–0.89	0.32–0.54
<i>Ochotona pusilla</i> ²		0.75–1.12	0.87–1.42	0.27–0.42	0.05–0.25	0.13–0.64	0.23–0.39
Илыч Ilych	а	0.94	1.05	0.34	0.21	0.62	0.32
	б	0.93	0.97	0.31	0.25	0.81	0.32
	в	0.82	0.97	0.21	0.18	0.86	0.22
	г	0.89	1.11	0.36	0.26	0.72	0.32
	д	0.87	0.87	0.27	0.22	0.81	0.31
	е	0.88	1.06	0.37	0.19	0.51	0.35
Фигурный Figurny	ж	0.84	1.08	0.34	0.27	0.79	0.31
	з	1.11	1.21	0.37	0.18	0.48	0.31

Выборки: ¹ – современные, Полярный Урал (по: Тетерина, 2001); ² – современные, Южный Урал (по: Тетерина, 2001).

Промеры: L p3 – длина р3, W p3 – ширина р3, W p3 AS – ширина переднего сегмента р3, W p3 IS – ширина промежутка между сегментами.

Samplings: ¹ – recent, Polar Ural (by Teterina, 2001); ² – recent, Southern Urals (by Teterina, 2001).

Dimensions: L p3 – length p3, W p3 – width p3, W p3 AS – anterior segment width p3, W p3 IS – interspace width between segments.

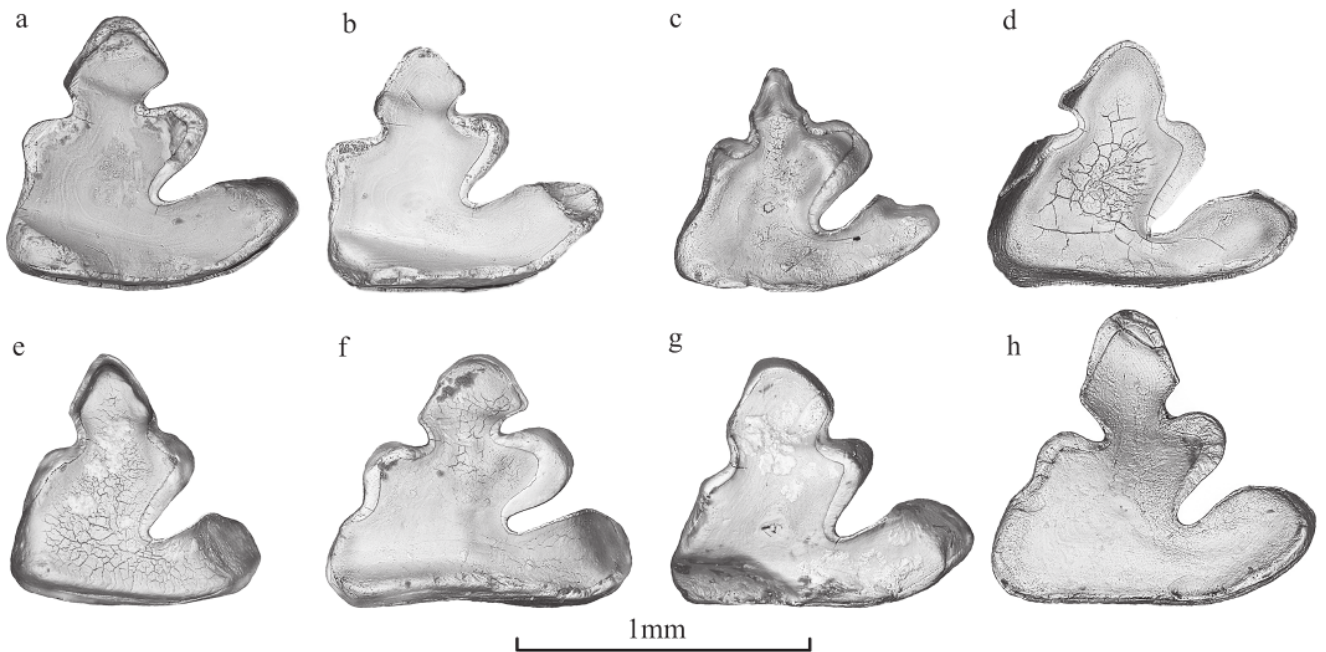


Рис. 5. Третьи нижние премоляры (р3) ископаемых пищух из отложений: а-е — *Ochotona pusilla* (грот Илыч); ф — *Ochotona* sp. (грот Илыч); г, h — *Ochotona pusilla* (грот Фигурный)
Fig. 5. The third lower premolars (p3) of fossil pikas from the deposits: а-е — *Ochotona pusilla* (Ilych grotto); ф — *Ochotona* sp., (Ilych grotto); г, h — *Ochotona pusilla* (Figurny grotto)

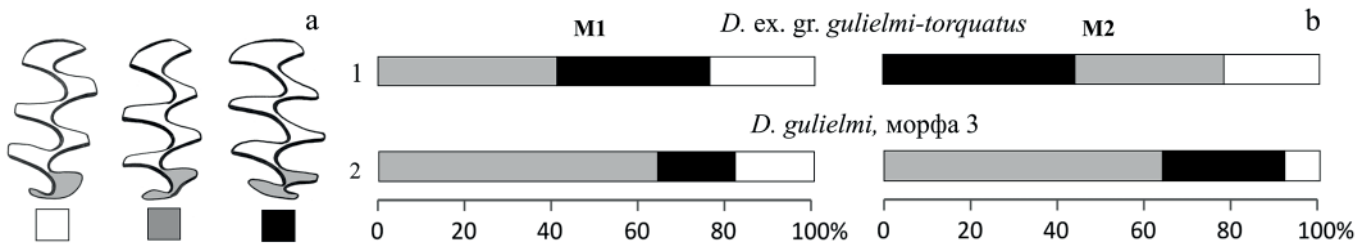


Рис. 6. Морфотипы моляров копытных леммингов (а) и их соотношение среди M1 и M2 у леммингов из отложений гротов Илыч (1) и Фигурный (2) (b). Белым цветом показан морфотип simplicior, серым — henseli, черным — torquatus
Fig. 6. Morphotypes of molars of collared lemmings and (b) their ratio among M1 and M2 in lemmings from the Ilych (1) and the Figurny (2) localities. The simplicior morphotype is shown in white, henseli in gray, and torquatus in black

Животные, относящиеся к этим эволюционным стадиям, обитали в регионе примерно от 30 до 11 тыс. лет назад, т. е. от конца бызовского (MIS3) времени до начала голоцена (Ponomarev, Puzachenko, 2015).

Узкочерепная полевка *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* Pallas, 1779 (Rodentia, Arvicolinae)

Среди исследованных m1 узкочерепных полевок из грота Фигурный обнаружены зубы грегалоидного, грегалоидно-микротидного и микротидного морфотипов в равном соотношении. Средние значения дли-

ны и ширины m1 из отложений грота Фигурный — 2.71 мм и 0.96 мм (табл. 3).

В слое 3 грота Илыч на первом месте по обилию — зубы микротидного морфотипа (45 %), на втором — грегалоидного (36 %) и на третьем — микротидно-грегалоидного (18 %). Средние значения длины и ширины m1 из отложений слоя 3 грота Илыч — 2.5 мм и 0.9 мм (табл. 3).

При этом средние значения длины и ширины m1 современных узкочерепных полевок трех выборок с северо-востока европейской части России варьируют от 2.64 до 2.68 мм и от 1.0 до 1.02 мм, а у позднплей-

Таблица 3. Размеры первых нижних моляров узкочерепных полевок из местонахождений Северного Урала
Table 3. Dimensions of the first lower molar of narrow-headed voles from the localities in the Northern Urals

Местонахождение Location	Длина / Length					Ширина / Width				
	N	Мин. min	Средн. Average	Макс. Max	D	N	Мин. Min	Средн. Average	Макс. Max	D
Грот Фигурный / Figurny grotto	11	2.5	2.71	3.1	0.038	18	0.85	0.96	1.1	0.008
Грот Илыч / Ilych grotto	14	2.20	2.5	2.875	0.029	22	0.78	0.90	1.0	0.003

стоценовых узкочерепных полевок — от 2.52 до 2.81 мм и от 0.9 до 1.0 мм соответственно (Ponomarev, Puza-chenko, 2017). По морфологии m1 узкочерепные полевки из грота Фигурный и слоя 3 грота Ильч схожи с другими позднелепесточеновыми полевками региона.

При анализе видового состава и экологической структуры фаун мелких растительноядных млекопитающих из четвертичных отложений грота Фигурный и слоя 3 грота Ильч заметно, что они практически идентичны. В них преобладают тундровые и тундростепные виды (76.9–82.2 %), на лесные приходится по 15 % и на интразональные — 2.8–8.5 %. Подобный состав и структуру демонстрируют сообщества микромаммалий из бурого суглинка А Медвежьей пещеры, расположенной в 50 км к юго-востоку от описываемых в работе местонахождений с радиоуглеродной датировкой 12230 ± 100 л.н. (LE-3059), и грота Щугер-4, расположенного на западном склоне Приполярного Урала, в 200 км к северу, с датировкой 11850 ± 60 л.н. (GrA-49439). В комплексе остатков из бурого суглинка А Медвежьей пещеры 79 % приходится на тундровые и тундростепные виды (*Dicrostonyx* sp. — 17 %, *Lemmus sibiricus* — 30 %, *L. gregalis* — 32.5 %, *Ochotona pusilla* — ед.), 11 % — на лесные (*M. agrestis* — 10.7 %, *Cl. ex gr. rutilus–glareolus* — 4.5 %) и 8 % — на интразональные (*A. oeconomus* — 6.5 %, *Arvicola amphibius* — 1 %) (Гуслицер, Павлов, 1988). В микротериофауне из Щугер-4 78 % приходится на тундровые и тундростепные виды (*Ochotona pusilla* — 1 %, *Dicrostonyx gulielmi* — 15.8 %, *Lemmus sibiricus* — 36.2 %, *L. gregalis* — 25.3 %), 16 % — на лесные (*Cl. ex gr. rutilus–glareolus* — 2.7 %, *Myopus schisticolor* — 6.4 %, *M. agrestis* — 7.2 %) и 5 % — на интразональные (*Arvicola amphibius* — 1.8 %, *A. oeconomus* — 3.8 %) (Кряжева и др., 2012). Палинологические данные из этого местонахождения указывают на произрастание в это время на западном склоне Приполярного Урала тундроподобных ерниковых березовых зарослей и травянистых ассоциаций из разнотравья, злаков и маревых (Голубева, Кряжева, 2020).

На западном склоне Северного Урала известно еще одно местонахождение с идентичным составом и структурой микротериофауны, не имеющее датировки, отнесенное к позднелепесточеновому по микротериологическим и палинологическим данным, — ниша Филина. Фауна грызунов из слоя 3 ниши Филина на 77 % представлена тундровыми и тундростепными видами (*Ochotona pusilla* — 1 %, *Dicrostonyx gulielmi* — 28.5 %, *Lemmus sibiricus* — 22.3 %, *L. gregalis* — 25 %), на 15 % лесными (*Cl. ex gr. rutilus–glareolus* — 4.5 %, *M. agrestis* — 10.7 %) и на 8 % интразональными (*Arvicola amphibius* — 8 %). Палинологические спектры из этой части разреза ниши Филина указывают на преобладание в растительном покрове ерников — кустарниковых зарослей березы — с березовыми редколесьями и единичными деревьями ели. В травяном покрове преобладали злаковые и маревые. Климатические условия были холоднее современных (Кряжева и др., 2022).

По данным палинологии, в позднелепесточеновое время на северо-востоке европейской части России были широко распространены перигляциальная кустарниковая тундра (севернее 61–63° с.ш.) и перигляциальная лесотундра (59–62° с.ш.) с участками тундростепи (Арсланов и др., 1981; Гричук, 1982, 1989; Никифорова,

1982; Симакова, Пузаченко, 2008; Borisova, Zelikson, 1995; Velichko et al., 1997, 2002).

Таким образом, учитывая практически полное сходство позднелепесточеновых сообществ микромаммалий Северного и Приполярного Урала с ископаемыми комплексами из грота Фигурный и слоя 3 грота Ильч, а также морфологические характеристики копытных леммингов из описываемых местонахождений, можно предположить, что эти комплексы сформировались в конце позднелепесточенового времени (20 — 11.7 тыс. кал. лет назад), возможно в бёллинге-аллерёде (14.7–12.7 тыс. кал. лет назад). Присутствие в отложениях грота Фигурный остатков таких видов, как лошадь, шерстистый носорог, северный олень, овцебык и бизон (Гуслицер, Канивец, 1965; Кузьмина, 1971), не приспособленных к глубоким снегам, указывают на преобладание обширных открытых ландшафтов лесостепного или лесотундрового типа с неглубоким снежным покровом зимой и обилием злаковых растений, составлявших основную часть рациона этих животных. Высокая доля (до 50 %) остатков криоксерофитных видов (узкочерепной полевки и копытного лемминга) в сообществах микромаммалий, а также очень низкая доля интразональных видов (2.5–8 %), вероятно, указывают на холодный, преимущественно сухой климат.

Состав и структура микротериофауны из слоя 2 грота Ильч существенно отличается от сообщества микромаммалий из нижележащего слоя 3 и пока не имеет датированных аналогов в регионе. Однако в 50 км к юго-востоку от района исследований, в нише Филина обнаружен ископаемый комплекс со схожим составом и структурой микротериофауны (рис. 8). Он на 55 % состоит из лесных видов, на 24 % из тундровых и на 21 % из интразональных (Кряжева и др., 2022). Эти ископаемые комплексы не похожи ни на один известный позднелепесточеновый и голоценовый комплекс мелких млекопитающих Тимано-Североуральского региона. По сравнению с позднелепесточеновыми сообществами в них слишком низкая доля тундровых и тундростепных видов, а также отсутствуют остатки степной пищи, которые обнаружены во всех сообществах микромаммалий позднего плейстоцена. В начале раннего голоцена (около 10.6 тыс. лет назад) в микротериофауне региона наблюдалась высокая доля тундровых и тундростепных видов (от 35 до 41%), затем около 9.5 тыс. лет назад их доля сократилась до 10 %, к середине позднего голоцена доля тундровых видов составляла 3–8 % в сообществах мелких млекопитающих субарктической зоны региона, а на территории современной таежной зоны тундровые виды полностью отсутствовали в это время (Кряжева, Пономарев, 2014; Кряжева и др., 2012, 2018, 2022; Смирнов, 1996; Смирнов и др., 1999). Принимая во внимание довольно существенную долю тундровых и тундростепных видов в фауне грызунов из слоя 2 грота Ильч (24.6 %), а также положение в разрезе костеносного горизонта, можно предположить, что формирование комплекса происходило в один из периодов раннего голоцена, при переходе от тундроподобных ландшафтов к лесным. Согласно последним палинологическим данным, в начале голоцена (11.7–8.2 тыс. кал. лет назад) в Северном Предуралье была развита светлосвойная тайга. В составе древостоев преобладали береза и сосна/ель (Barhoumi et al., 2020).

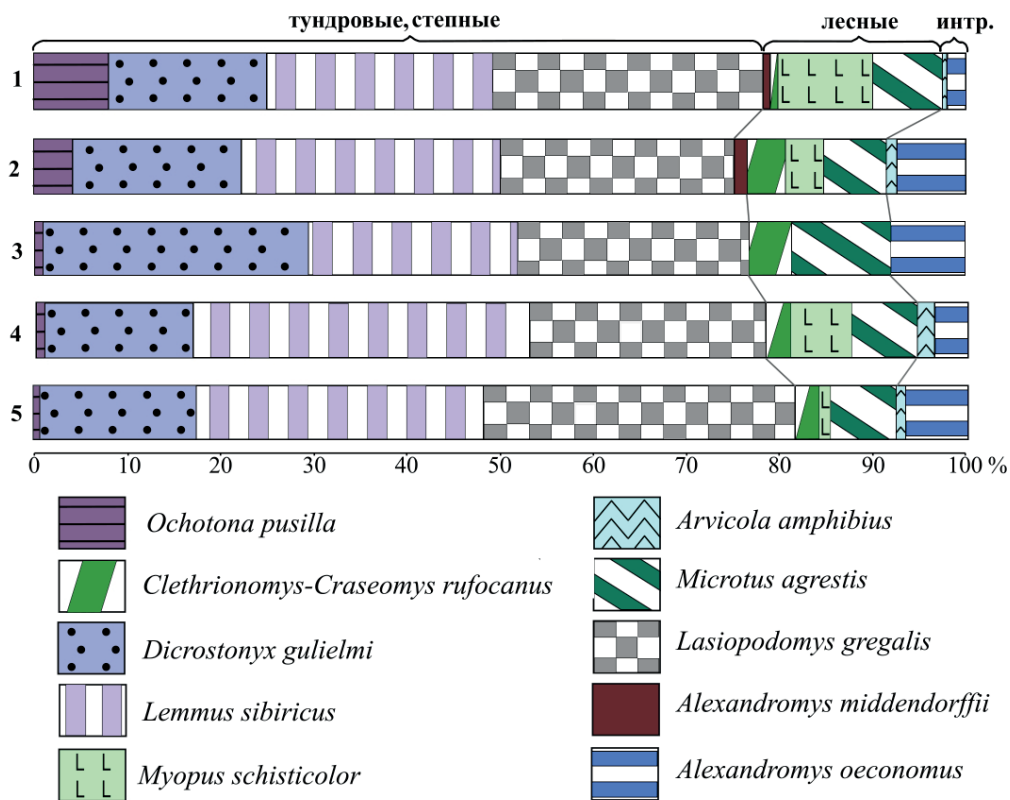


Рис. 7. Состав фауны грызунов (%) из позднеледниковых местонахождений Северного и Приполярного Урала: 1 – грота Илыч (слой 3), 2 – грота Фигурный, 3 – ниши Филина (слой 3), 4 – грота Щугер-4 (слой 2 и 3), 5 – Медвежьей пещеры (бурый суглинок А)

Fig. 7. Rodent fauna composition from the Late Glacial localities in the Northern and Subpolar Urals, %: 1 – Ilych grotto, 2 – Figurny grotto, 3 – Filin niche (layer 3), 4 – Shchuger-4 grotto (layers 2 and 3), 5 – Medvezh'ya Cave (brown loam A)

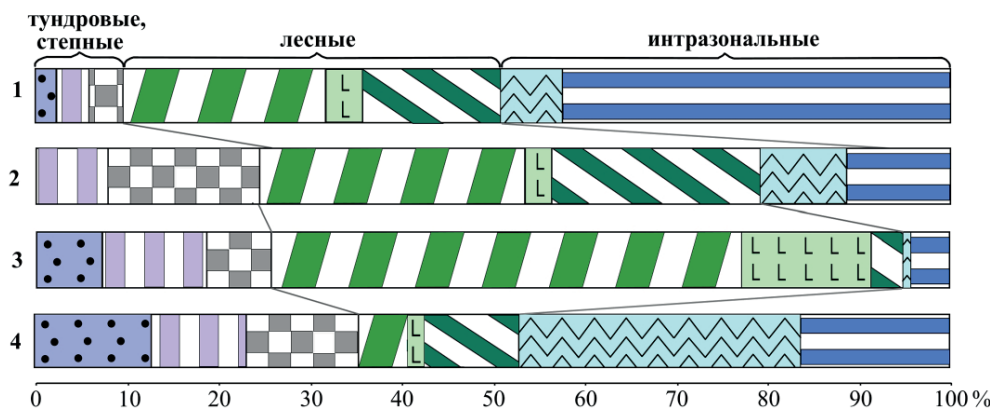


Рис. 8. Состав фауны грызунов (%) из раннеголоценовых местонахождений гряды Чернышева, Северного и Приполярного Урала: 1 – грота Уса-2 (слой 2), 2 – ниши Филина (нижняя часть слоя 1), 3 – грота Илыч (слой 2), 4 – грота Кожым-1 (слой 2). Условные обозначения см. на рис. 7

Fig. 8. Rodent fauna composition from the Early Holocene localities in the Chernyshev Ridge, Northern and Subpolar Urals, %: 1 – Usa-2 grotto (layer 2), 2 – Filin niche (layer 1, lower part), 3 – Ilych grotto (layer 2), 4 – Kozhym-1 grotto (layer 2). Legend is given in Fig. 7

Выводы

Анализ состава фауны мелких растительноядных млекопитающих из двух пещерных местонахождений западного склона Северного Урала позволяет выделить две фазы развития микротериофауны, сильно различающиеся между собой: позднеледниковую и раннеголоценовую.

В позднеледниковое время в районе исследований в фауне мелких растительноядных млекопитающих доминировали тундровые и тундростепные виды (до 82 %), состав и структура сообществ была схожа со

всеми позднеледниковыми сообществами Северного и Приполярного Урала. Район среднего течения р. Илыч в это время характеризовался обширными открытыми пространствами, занятыми лесотундровой или лесостепной растительностью, с относительно невысоким снежным покровом в зимний период. Климат был значительно холоднее современного, преимущественно засушливым, с малым количеством осадков.

К началу голоцена произошла резкая смена доминирующих видов в сообществах мелких растительноядных млекопитающих, тундровые и тундростепные виды сократились до 25 %, а доля лесных увеличилась



до 71 %. Изменения микротириофауны были следствием трансформации климата и состава растительности — голоценовое потепление привело к смене лесостепных и лесотундровых ландшафтов светлохвойной тайгой. В составе древостоев преобладали береза и сосна/ель.

Автор выражает благодарность администрации Печоро-Ильчского государственного природного заповедника за предоставленную возможность исследования карстовых образований на реке Ильч.

Работа выполнена в рамках темы НИР «Эволюция биоты и среды ее обитания как основа расчленения и геологической корреляции осадочного чехла Печорской плиты и ее складчатого обрамления» № 122040600008-5.

Литература / References

- Абрамсон Н. И., Лисовский А. А. Полевки // Млекопитающие России: систематико-географический справочник / Ред. И. Я. Павлинов, А. А. Лисовский. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 220–276 (Сб. тр. Зоолог. музея МГУ. Т. 52).
- Abramson N. I., Lisovskij A. A. *Polevki Mlekopitayushchie Rossii: sistematiko-geograficheskii spravochnik* (The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference), Pavlinov, I. Ya. and Lisovskii, A. A., Eds., (Trans. Zool. Museum Moscow State Univ., V. 52), Moscow: Tov-vo Nauchn. Izd. KMK, 2012, pp. 220–276.
- Андреичева Л. Н., Марченко-Вагапова Т. И., Буравская М. Н., Голубева Ю. В. Природная среда неоплейстоцена и голоцена на Европейском Северо-Востоке России. М.: ГЕОС, 2015. 224 с.
- Andreicheva L. N., Marchenko-Vagarova T. I., Buravskaya M. N., Golubeva I. V. *Prirodnaja sreda neoplejstocena i golocena na Evropejskom Severo-Vostoke Rossii* (Neopleistocene and Holocene natural environment in the European northeast of Russia). Moscow: GEOS, 2015, 224 p.
- Арсланов Х. А., Лавров А. С., Никифорова Л. Д. О стратиграфии, геохронологии и изменении климата среднего и позднего плейстоцена и голоцена на северо-востоке Русской равнины // Плейстоценовые оледенения Восточно-Европейской равнины. М.: Изд-во АН СССР, 1981. С. 45–54.
- Arslanov H. A., Lavrov A. S., Nikiforova L. D. *O stratigrafii, geohronologii i izmenenii klimata srednego i pozdnego plejstocena i golocena na severo-vostoke Russkoj ravniny*. (Stratigraphy, geochronology and climate changes of the Middle and Late Pleistocene and Holocene in the north-east of the Russian Plain). Pleistocene Glaciations of the East European Plain), Moscow: Izd. Akad. Nauk SSSR, 1981, pp. 45–54.
- Археология Республики Коми. М.: ДиК, 1997. 758 с.
- Arheologiya Respubliki Komi* (Archeology of the Republic of Komi) Moscow: DiK, 1997, 758 p.
- Большаков В. Н. Мир млекопитающих // Природа Урала. Екатеринбург: Банк культурной информации, 1997. Вып. 4. С. 5–54.
- Bol'shakov V. N. *Mir mlekopitayushchih* (The world of mammals). Priroda Urala (Nature of the Urals). Yekaterinburg: Bank kul'turnoj informacii. 1997, V. 4, pp. 5–54.
- Большаков В. Н., Васильева И. А., Малеева А. Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
- Bol'shakov V. N., Vasil'eva I. A., Maleeva A. G. *Morfotipicheskaya izmenchivost' zubov polevok* (Morphotype Variation of Vole Teeth), Moscow: Nauka, 1980, 140 p.
- Бородин А. В., Коурова Т. П., Маркова Е. А. Размерные характеристики щечных зубов лесных полевок *Clethrionomus (Craseomys) rufocanus*, Cl. (*Clethrionomus glareolus*, Cl. (Cl.)) *rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) и их использование для видовой идентификации // Зоологич. журн. 2005. Т. 84. № 2. С. 236–244.
- Borodin A. V., Kourova T. P., Markova E. A. *Razmernye kharakteristiki shchechnyh zubov lesnykh polevok Clethrionomus (Craseomys) rufocanus, Cl. (Clethrionomus) glareolus, Cl. (Cl.) rutilus (Arvicolinae, Rodentia) i ih ispol'zovanie dlya vidovoj identifikacii* (Dimensional parameters of buccal teeth in voles *Clethrionomys (Craseomys) rufocanus*, Cl. (*Clethrionomys) glareolus*, and Cl. (Cl.) *rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) and their use for species identification). *Zool. Zh.*, 2005, V. 84, No. 2, pp. 236–244.
- Верещагин Н. К., Кузьмина И. Е. Раскопки в пещерах Северного Урала // Природа. 1962. № 3. С. 76–78.
- Vereshchagin N. K., Kuz'mina I. E. *Raskopki v peshcherah Severnogo Urala* (Excavations in caves of the Northern Urals), Priroda, 1962, No. 3, pp. 76–78.
- Головачев И. Б., Смирнов Н. Г., Добышева Э. В., Пономарев Д. В. К истории современных подвидов узкочерепной полевки // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2001. В. 2. С. 49–57.
- Golovachev I. B., Smirnov N. G., Dobysheva E. V., Ponomarev D. V. *K istorii sovremennykh podvidov uzko-cherepnoj polevki* (On the history of recent narrow-skulled vole subspecies). Trans. Conf. of Young Scientists "Proc. Conf. on Current Problems in Population, Historical, and Applied Ecology", Ekaterinburg, 2001, V. 2, pp. 49–57.
- Голубева Ю. В., Кряжева И. В. Развитие растительности и микротириофауны в позднеледниковье и голоцене на территории национального парка «Югыд ва» // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 3. С. 148–160.
- Golubeva YU. V., Kryazheva I. V. *Razvitie rastitel'nosti i mikroteriofauny v pozdnelednikov'e i golocene na territorii nacional'nogo parka «Yugyd-va»* (Vegetation and Microtheriofauna Dynamics during the Late Glaciation and Holocene in the Yugyd-Va National Park). Stratigr. Geol. Correl., 2020, V. 28, No. 3, pp. 148–160.
- Гричук В. П. Растительность Европы в позднем плейстоцене // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М.: Наука, 1982. С. 92–109.
- Grichuk V. P. *Rastitel'nost' Evropy v pozdnem plejstocene* (Vegetation of Europe in Late Pleistocene) (Paleogeography of Europe Over the Last 100000 Years), Moscow: Nauka, 1982, pp. 92–109.
- Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.
- Grichuk V. P. *Istoriya flory i rastitel'nosti Russkoj ravniny v plejstocene* (History of flora and vegetation of the Russian plain during the Pleistocene). Moscow: Nauka, 1989, 183 p.
- Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 522 с.
- Gromov I. M., Erbaeva M. A. *Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nyh territorij. Zajceobraznye i gryzuny* (The



- Mammals of Russia and Adjacent Territories (Lagomorphs and Rodents)), St. Petersburg: Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk, 1995, 522 p.
- Гуслицер Б. И., Канивец В. И. Пещеры Печорского Урала. М.: Наука, 1965. 134 с.
- Guslitsier B. I., Kanivev V. I. *Peshchery Pechorskogo Urala*. (Caves of the Pechora Urals). Moscow: Nauka, 1965, 134 p.
- Гуслицер Б. И., Павлов П. Ю. Верхнепалеолитическая стоянка Медвежьей пещеры // Памятники эпохи камня и металла Северного Приуралья: Материалы по археологии Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1988. В. 11. С. 5–18.
- Guslitsier B. I., Pavlov P. Yu. *Verhnepaleoliticheskaja stojanka Medvezh'ya peshhera*. Upper Palaeolithic site of Medvezh'ya Cave (Monuments of the Stone and Metal Ages of the Northern Urals. Materials on Archeology of European North-East), Syktuykar, 1988, V. 11, pp. 5–18.
- Гуслицер Б. И., Павлов П. Ю., Панюкова Н. Н. Биостратиграфия и возраст отложений пещеры Студеной на верхней Печоре // Тр. Ин-та геологии Коми НЦ УрО АН СССР. 1989. Вып. 73. С. 92–100.
- Guslitsier B. I., Pavlov P. Yu., Panyukova N. N. *Biostratigrafija i vozrast otlozhenij peshhery Studenoj na verhnej Pechore* (Biostratigraphy and age of the sediments of Studyonaya cave in the Upper Pechora River). Proceeding of the Institute of Geology Komi SC UB USSR AS, 73, Syktuykar, 1989, pp. 92–100.
- Ербаева М. А. Пищухи кайнозоя. М.: Наука, 1988. 224 с.
- Erbaeva M. A. *Pishchuhi kajnozoya* (Cenozoic Pikas: Taxonomy Systematics, and Phylogeny), Moscow: Nauka, 1988, 224 p.
- Кочев В. А. Плейстоценовые грызуны северо-востока европейской части России и их стратиграфическое значение. СПб.: Наука, 1993. 112 с.
- Kochev V. A. *Plejstocenovyje gryzyny severo-vostoka Evropejskoj chasti Rossii i ih stratigraficheskoe znachenie* (Pleistocene rodents of north-eastern Europe and their stratigraphic significance). St. Petersburg: Nauka, 1993, 112 p.
- Кряжева И. В., Пономарев Д. В. Микротерофауна западного склона Приполярного Урала в позднем плейстоцене и голоцене (р. Кожым) // Вестник Института геологии. 2014. № 5. С. 3–9.
- Kryazheva I. V., Ponomarev D. V. *Mikroteriofauna zapadnogo sklona Pripolyarnogo Urala v pozdnem plejstocene i golocene (r. Kozhim)* (Late Quaternary microtheriofauna of Kozhym river basin (the Subpolar Urals)). Vestnik of IG Komi SC UB RAS, 2014, No. 5, pp. 3–9.
- Кряжева И. В., Пономарев Д. В., Голубева Ю. В. Изменения фаунистических и флористических ассоциаций Печорского Урала с конца среднего валдая до позднего голоцена // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2022. Том 30. № 6. С. 67–86.
- Kryazheva I. V., Ponomarev D. V., Golubeva Yu. V. *Izmeneniya faunisticheskij i floristicheskij asociacij Pechorskogo Urala s konca srednego valdaya do pozdnego golocena* (Changes in Fauna and Flora Associations in the Pechora Urals from the End of the Middle Valdai to the Late Holocene). Stratigr. Geol. Correl., 2022, V. 30, No. 6, pp. 67–86.
- Кряжева И. В., Пономарев Д. В., ван Кольфсхотен Т., ван дер Плихт Й. История формирования современных сообществ микромлекопитающих Приполярного Урала // Экология. 2012. № 6. С. 434–441.
- Kryazheva I. V., Ponomarev D. V., van Kol'fskhoten T., van der Pliht J. *Istoriya formirovaniya sovremennyh soobshchestv mikromammalij Pripolyarnogo Urala* (History of formation of modern communities of micromammals of Subpolar Urals). Ekologiya, 2012, No. 6, pp. 434–441.
- Кряжева И. В., Пономарев Д. В., ван Кольфсхотен Т., ван дер Плихт Й. Мелкие млекопитающие голоцена из пещерных местонахождений бассейна р. Уса (гряда Чернышева, северо-восток европейской части России) // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. 2018. С. 34–40.
- Kryazheva I. V., Ponomarev D. V., T. van Kol'fskhoten, J. van der Pliht *Melkie mlekopitayushchie golocena iz peshchernyh mestonahozhdenij bassejna r. Usa (gryada Chernysheva, severo-vostok evropejskoj chasti Rossii)* (Holocene small mammals from caves localities of Usa river valley (Chernyshev's ridge, north-eastern part of European Russia)). Vestnik of IG Komi SC UB RAS, 2018, No. 7, pp. 34–40.
- Кузьмина И. Е. Сайга и степная пищуха в верховьях Печоры. Краткое сообщение // Зоол. журнал. 1965. Т. 44. Вып. 2. С. 307–311.
- Kuz'mina I. E. *Sajga i stepnaya pishchuha v verhov'jah Pechory* (Saiga and Steppe Pika at the Upper Reaches of the Pechora River). Zool. Zh. Moscow, 1965, V. 44, No. 2, pp. 307–311.
- Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Тр. Зоологич. ин-та АН СССР. 1971. Т. 49. С. 44–122.
- Kuz'mina I. E. *Formirovanie teriofauny Severnogo Urala v pozdnem antropogene* (Formation of the theriofauna of the Northern Urals in the Late Anthropogenesis). Trans. Zool. Inst. USSR Acad. Sci., 1971, V. 49, pp. 44–122.
- Никифорова Л. Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 154–162.
- Nikiforova L. D. *Dinamika landshaftnyh zon golocena Severo-Vostoka Evropejskoj chasti SSSR* (Dynamics of landscape zones of Holocene in north-western part of European USSR). In: *Razvitie prirody territorii SSSR v pozdnem plejstotsene i golotsene* (Development of nature of USSR area in Late Pleistocene and Holocene). Moscow: Nauka, 1982, pp. 154–162.
- Павлов П. Ю. Палеонтологические памятники северо-востока европейской части России. Сыктывкар, 1996. 193 с.
- Pavlov P. Yu. *Paleontologicheskie pamyatniki severo-vostoka evropejskoj chasti Rossii* (Paleontological memorial of the north-east of the European part of Russia). Syktuykar, 1996. 193 p.
- Полежаев Н. М. Северная пищуха // Фауна Европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Ч. 1. СПб.: Наука, 1994. С. 90–94.
- Polezhaev N. M. *Severnaya pishchuha* (Northern pika). The Fauna of Northeastern European Russia. Mammals). V. II. part 1. St. Petersburg: Nauka, 1994, pp. 90–94.
- Симакова А. Н., Пузаченко А. Ю. Растительность в период межстадиальных потеплений беллинг – аллерд (<12.4 – >10.9 тыс. л. н.) // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2008. С. 369–395.
- Simakova A. N., Puzachenko A. Yu. *Rastitel'nost' v period mezhstadial'nyh poteplenij belling–allered (<12.4 – >10.9 тыс. л. н.)* (Evolution of ecosystems of Europe at the transition from the Pleistocene to the Holocene (24–8 thousand years ago)). M.: Товарищество науч. изд. КМК, 2008. С. 369–395.



- tys. l.n.) (The vegetation during Bolling-Allerod Interstadial complex (BAIC) (<12.4–>=1 0.9 kyr BP)). Evolution of Evolution of the European ecosystems during the Pleistocene – Holocene transition (24–8 kyr BP), 315–341. Moscow: KMK, 2008, pp. 369–395.
- Смирнов Н. Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала. Екатеринбург, 1996. С. 39–83.
- Smirnov, N. G. *Raznoobrazie melkih mlekopitajushhih Severnogo Urala v pozdnem plejstocene i golocene* (Small mammal diversity of Northern Urals in Late Pleistocene and Holocene). *Materialy i issledovaniya po istorii sovremennoj fauny Urala*. Sbornik nauchnykh trudov. Yekaterinburg, 1996, pp. 39–83.
- 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. Рифей. Челябинск, 1997. С. 60–90.
- Smirnov N. G., Golovachev I. B., Bachura O. P., Kuznetsova I. A., Cheprakov M. I. *Slozhnye sluchai opredeleniya zubov gryzunov iz otlozhenij pozdnego plejstocena i golocena tundrovyyh rajonov Severnoj Evrazii* (Complicated cases of identifying rodent teeth from Late Pleistocene and Holocene deposits of tundra regions of Northern Eurasia.). *Materialy po istorii i sovremennomu sostojaniyu fauny severa Zapadnoj Sibiri. Rifej*. Chelyabinsk, 1997, pp. 60–90.
- Смирнов Н. Г., Андрищева Л. Н., Корона О. М., Зиновьев Е. В., Головачев И. Б., Павлов П. Ю., Хуфтхаммер А. К. Материалы к характеристике биоты Приуральской Субарктики в голоценовом оптимуме // Биота Приуральской Субарктики в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург, 1999. С. 23–60.
- Smirnov N. G., Andreicheva L. N., Korona O. M., Zinovev E. V., Golovachev I. B., Pavlov P. J., Hufthammer A.-K. *Materialy k harakteristike bioty Priural'skoj Subarktiki v golocenovom optimume* (Materials to characterize biota of the Pre-Urals Subarctic during the Holocene optimum). In: *Biota Priural'skoj Subarktiki v pozdnem plejstocene i golocene: collection of papers*. Yekaterinburg, 1999, pp. 23–60.
- Тетерина А. А. Использование морфологического строения рт3 при определении ископаемых остатков пещух из уральских местонахождений // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2001. С. 239–242.
- Teterina A. A. *Ispol'zovanie morfologicheskogo stroeniya рт3 pri opredelenii iskopаемых остатков pishchuh iz ural'skih mestonahozhdenij* (The use of the morphological structure of the р3 in the definition of fossil remains of pika's from the Ural localities) *Sovremennye problemy populyacionnoj, istoricheskoy i prikladnoj ekologii: Materialy konf. molodyh uchenyh*. Yekaterinburg, 2001, pp. 239–242.
- Борисова О. К., Зеликсон Е. М. Vegetation and climate of Eastern Europe during the Late Glacial Climate and environment changes of East Europe during Holocene and Late–Middle Pleistocene // Preprint of research materials for IGU 46 Conference «Global Changes and Geography». Moscow: Institute of Geography RAS, 1995. P. 14–19.
- Barhouni C., Ali A. A., Peyron O., Dugerdil L., Borisova O., Golubeva Y., Subetto D., Kryshen A., Drobyshev I., Joannin, S. . Did long-term fire control the coniferous boreal forest composition of northern Ural region (Komi Republic, Russia)? // *J. Biogeography*. 2020. V. 47. No. 11. P. 2426–2441. <https://doi.org/10.1111/jbi.13922>.
- Kryazheva I. V., Ponomarev D. V., van Kolfschoten T., van der Plicht J. New data on the Holocene history of the rodent fauna in the Pre-Uralian Subarctic (the Chernyshev Ridge, north-eastern part of European Russia) // *Russian J. Theriology*. 2022. V.21. No. 1. P. 82–93. DOI: 10.15298/rusjtheriol
- Kryštufek B., Tesakov A. S., Lebedev V. S., Bannikova A. A., Abramson N. I., Shenbrot G. Back to the future: the proper name for red-backed voles is *Clethrionomys Tilesius* and not *Myodes Pallas* // *Mammalia*. 2020. V. 84. № 2. P. 214–217.
- Ponomarev D., Puzachenko A. Changes in the morphology and morphological diversity of the first lower molar of narrow-headed voles (*Microtus gregalis*, Arvicolinae, Rodentia) from northeastern European Russia since the Late Pleistocene // *Quaternary Int.* 2017. V. 436. P. 239–252.
- Ponomarev D., Puzachenko A. Evolution of occlusal shape of the first and second upper molars of Middle-Late Pleistocene collared lemmings (*Dicrostonyx*, Arvicolinae, Rodentia) in northeast European Russia // *Boreas*. 2015. V. 44. P. 741–759.
- Velichko A. A., Andreev A. A., Klimanov V. A. Climate and vegetation dynamics in the Tundra and Forest Zone during the Late glacial and Holocene // *Quaternary Int.* 1997. V. 41/42. P. 71–96.
- Velichko A. A., Catto N., Drenova A. N., Klimanov V. A., Kremenetski K. V., Nechaev V. P. Climate changes in East Europe and Siberia at the Late glacial-holocene transition // *Quaternary Int.* 2002. V. 91. P. 75–99.

Поступила в редакцию / Received 09.02.2023