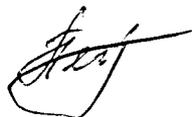


УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН

На правах рукописи



ПЕТРОВА
Екатерина Анатольевна



**ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ
КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО РЕГИОНА
В СРЕДНЕМ И ПОЗДНЕМ НЕОПЛЕЙСТОЦЕНЕ**

- 8 ОКТ 2009

Специальность 03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2009

Работа выполнена в Учреждении Российской Академии наук Зоологический институт РАН в Лаборатории териологии

Научный руководитель:

доктор биологических наук

Г.Ф. Барышников

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор

Р.Л. Потапов

доктор биологических наук

Г.О. Черепанов

Ведущее учреждение: Учреждение Российской Академии наук Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Защита диссертации состоится 22 октября 2009 г. в 14 часов на заседании специализированного совета Д 002 223 02 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д.1. Факс: (812)328-29-4114

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан 25 сентября 2009 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук



В.Г. Сиделёва

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Изучение процессов формирования фауны млекопитающих позволяет воссоздать картины изменения природных условий во времени и реконструировать историю формирования современных фаун.

Исследования четвертичных млекопитающих на территории Поволжья, проводившиеся ранее, охватывали в основном местонахождения Среднего и Нижнего Поволжья, в то время как его северная часть практически не изучалась. Северную часть Поволжья представляет Волжско-Камский регион в следующих административных границах: Нижегородская обл., Чувашская, Марийская, Удмуртская, Татарская республики и Ульяновская обл. На территории Волжско-Камского региона оставались не исследованными многие перспективные в палеонтологическом отношении районы, а также не были суммарно проанализированы разрозненные остеологические коллекции, хранящиеся в краеведческих музеях и научно-исследовательских учреждениях. Их изучение важно для решения вопросов о составе мегафауны, адаптивных особенностях основных видов крупных млекопитающих и закономерностях фауногенеза. Исследование неоплейстоценовой териофауны Волжско-Камского региона представляется актуальным и ввиду небольшой удаленности его от плейстоценовых ледниковых покровов, что позволяет выявить особенности его териокомплексов по сравнению с таковыми более южных территорий Среднего и Нижнего Поволжья.

Цель и задачи исследования. Целью работы является выявление состава и определение основных этапов формирования фауны крупных млекопитающих в Волжско-Камском регионе на протяжении среднего и позднего неоплейстоцена.

В рамках данной работы необходимо было решить следующие задачи:

- изучить все имеющиеся палеонтологические коллекции региональных научно-исследовательских институтов, краеведческих и школьных музеев; их определение и перераспределение;
- установить видовой состав основных местонахождений крупных млекопитающих среднего и позднего неоплейстоцена Волжско-Камского региона;
- дать морфологическую (в том числе - морфометрическую) характеристику и провести сравнительный анализ индикаторных видов из отрядов хищных, хоботных, непарнопалых и парнопалых;
- выявить основные этапы развития мегафауны региона в среднем и позднем неоплейстоцене;

- выделить палеоэкологические группировки плейстоценовой териофауны Волжско-Камского региона и реконструировать историю ее формирования.

Научная новизна. Впервые был собран и обобщен палеонтологический материал из 282 местонахождений крупных млекопитающих Волжско-Камского региона, из которых данные по 273 местонахождениям ранее не публиковались. По результатам проведенного палеоэкологического анализа впервые показано, что в позднем неоплейстоцене фауна Волжско-Камского региона состояла из арктических, степных и лесных видов, в то время как териофауна Среднего и Нижнего Поволжья включала только лесостепные и степные виды. Выявлены основные этапы развития мегафауны региона в среднем и позднем неоплейстоцене.

Практическое значение работы. Результаты проведенного исследования позволяют проследить историю развития фауны крупных млекопитающих и природной среды в Волжско-Камском регионе в течение среднего и позднего неоплейстоцена, т.е. на протяжении последних 300 тысяч лет. Полученные данные могут быть использованы для составления палеогеографических карт, а также при разработке лекций по зоогеографии и палеоэкологии. Новые сведения важны для решения стратиграфических задач, а также для комплексного изучения четвертичных отложений исследуемого региона и сопредельных территорий.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на Всероссийских конференциях «Школа молодых ученых-палеонтологов» (Москва, 2007, 2009), Отчетной научной сессии Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 2008) и на Ежегодной сессии Всероссийского палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 работ, в том числе 1 из списка, рекомендованного ВАК.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Общий объем диссертации – 301 страница. Основная часть изложена на 142 страницах. Работа содержит 21 текстовый рисунок, 22 фототаблицы и 115 таблиц. Список литературы содержит 230 названий, из них 90 на иностранных языках.

Благодарности. Я выражаю глубокую признательность научному руководителю Г.Ф. Барышникову за внимательное отношение к работе и неоценимую помощь. Я благодарна Э.В. Алексеевой, Т.А. Афанасьевой, Э.А. Вангенгейм, Т.О. Гриневой, М.Н. Кандинову, О.Н. Колчиной, А.В. Коновалко, А.В. Котельникову, Т.В. Курашовой, А.Г. Майорову, Р.Ф. Мартыновой, М.Б. Матуковой, Е.Н. Машенко, А.И. Михайлову, С.П. Николаевой, Л.И.

Петриковой, Ф.П. Петровой, М.В. Саблину, А.В. Сергееву, Е.В. Сыромятниковой, Г.К. Терентьеву, А.С. Тесакову, О.В. Шиловскому, за содействие в работе с коллекциями. Большой поддержкой была помощь А.Ю. Березина, Н.С. Березиной, А.Р. Лаптева, А.А. Ластухина, О.В. Лоцмановой, Н.С. Мясникова, А.Н. Окишева, в организации и проведении полевых исследований. Я признательна Н.Д. Буровой и А. Стюарту (Dr. A. Stuart, London) за проведение радиоуглеродного датирования образцов. Вопросы, затронутые в работе, неоднократно обсуждались на семинарах Лаборатории териологии ЗИН и в личных беседах с сотрудниками лаборатории, которым я выражаю свою признательность. Поддержку при работе с литературой я получила со стороны сотрудников библиотеки ЗИН РАН, особенно С.М. Пулькинен.

ГЛАВА I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЧЕТВЕРТИЧНОЙ ТЕРИОФАУНЫ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО РЕГИОНА

Исследование четвертичных млекопитающих Поволжья началось во второй половине XIX века со сбора костей мамонта, шерстистого носорога, бизона (Вагнер, 1859; Brandt, 1864, 1878; Головкинский, 1865; Розен, 1874). В начале XX века были открыты крупные местонахождения четвертичных млекопитающих на р. Волге (п-ов Тунгус, о-ва Вороний, Хорошевский, Средыш), описанию которых посвящено большое количество статей и заметок (Штукенберг, 1900; Pavlow, 1907; Кротов, 1910; Ососков, 1914; Яковлев, 1928; Кирсев, 1932).

Систематическое изучение плейстоценовой териофауны Поволжья началось с 1930-х годов. В это время был описан видовой состав из типовых местонахождений и исследованы отдельные представители плейстоценовых млекопитающих, что позволило выделить «волжскую фауну» (Pavlow, 1931; Громова, 1932а, б, 1935а, б, 1949; Pavlov, 1933; Беляева, 1935, 1939; Громов, 1935; Мирчинк, 1935; Шанцер, 1935; Николаев, 1937). В дальнейшем для Восточной Европы было выделено 4 фаунистических комплекса: тираспольский, хазарский, верхнепалеолитический и голоценовый. «Волжская фауна» получила статус самостоятельного комплекса, названного хазарским (Громов, 1948). Тогда же была установлена самостоятельность сингильской фауны из дохазарских слоев, обнажающихся в нижней части разрезов четвертичных отложений у с. Черный Яр и с. Никольское (Громов, 1948).

В 50-70-х годах XX века интерес к териофауне Поволжья не ослабевает, изучаются новые местонахождения и выходят работы, посвященные отдельным представителям

плейстоценовой фауны (Верещагин, 1953; Громова, 1965; Дуброво, 1966; Александрова, 1976). Исследования этого периода показали возможность использования материалов по крупным млекопитающим для биостратиграфии четвертичного периода (Громов, 1950, 1960, 1965). Сингильская фауна была возведена в статус самостоятельного фаунистического комплекса (Алексеева, 1977).

Позднее вышли работы, где впервые проводился сравнительный анализ фаун нижнего, среднего и верхнего плейстоцена (Алексеева, 1980, 1990). Было высказано мнение о том, что «волжская фауна» существовала от миндель – рисса (лихвина) до вюрма (валдая), т.е. ее хронологические рамки выходят за пределы собственно хазарского стратиграфического комплекса (Алексеева, 1990). Были опубликованы данные по хоботным и хищным Поволжья и методика изучения костных остатков шерстистого носорога (Аверьянов и др., 1992).

В конце 1990-х и в начале 2000-х годов публиковались данные о находках элasmотерия и обзоры местонахождений крупных четвертичных млекопитающих Среднего и Нижнего Поволжья (Хромов, 1996а, б, 1997, 1999а, б, 2000; Хромов и др., 2001).

Все перечисленные работы были основаны на материалах из Среднего и Нижнего Поволжья, тогда как его северная часть, которую представляет Волжско-Камский регион, практически не изучалась.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. Материал. Всего исследовано 1500 костных остатков крупных млекопитающих среднего и позднего неоплейстоцена Волжско-Камского региона. Основой для работы послужили коллекции Зоологического института РАН (ЗИН), Геологического института РАН (ГИН), Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, Центрального научно-исследовательского геологоразведочного музея, Государственного геологического музея им. В.И. Вернадского (ГГМ), Народного геологического музея ФГУГП «Волгагеология», Марийского национального музея, Чувашского национального музея, Удмуртского национального музея, Зоологического музея Чувашского государственного педагогического университета, Геолого-Минералогического музея Казанского государственного университета (ГММ КГУ), Зоологического, Географического и Исторического музеев Удмуртского государственного университета, Естественно-исторического общества «Terra incognita», 7 школьных и 14 краеведческих музеев Чувашии. Кроме того, использован оригинальный материал, собранный автором в результате полевых исследований с 2003 по 2008 гг. на 18

местонахождениях Чувашии. Исследуемые костные остатки в большинстве случаев не имеют геологической привязки. В качестве сравнительного материала использовались фондовые коллекции ЗИН и ГИН.

2.2. Методика. Исследования остатков хоботных проводились по комплексной методике И.В. Дуброво (1960, 1966), В.Е. Гарутта, И.В. Фороновой (1976), И.В. Фороновой, А.Н. Зудина (1986). При изучении и описании лошадей применялась терминология, принятая В.И. Громовой (1949, 1959, 1965), а также система промеров В. Айзенманн (Eisenmann, 1979, 1980, 1981, 1986, 1988, 1991). Измерения черепов шерстистого носорога производились по схеме К. Герена (Gucrin, 1980) с изменениями Н.В. Гарутт (1992). Описания черепов быков родов *Bos* и *Bison* выполнены по методике В.И. Громовой (1935). Установление половой принадлежности черепов *Bison* проводилось по критериям, разработанным А.Ю. Пузаченко и Г.С. Раутиан (2001). Для определения метаподиальных костей Bovidae были использованы морфологические признаки, предложенные К. Олсеном (Olsen, 1974) и Ж.-Ф. Брюгале (Brugal, 1985). Промеры краниальных и посткраниальных элементов скелета других видов брались по методике фон ден Дриш (von den Driesch, 1976). Измерения производились с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм. Промеры обработаны с использованием методов описательной и многомерной статистики (дискриминантный анализ) из пакета компьютерных программ STATISTICA 6.0.

В работе принята схема деления плейстоцена на эоплейстоцен и неоплейстоцен, согласно постановлению Межведомственного стратиграфического комитета (1998).

ГЛАВА 3. ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ СРЕДНЕГО – ПОЗДНЕГО НЕОПЛЕЙСТОЦЕНА ВОЛЖСКО-КАМСКОГО РЕГИОНА

В результате изучения 36 музейных коллекций и полевых исследований было установлено 282 местонахождения крупных плейстоценовых млекопитающих на территории Волжско-Камского региона, из которых 273 выявлены впервые.

3.1. Тафономические особенности палеонтологического материала и условия его сбора. Полевые исследования, позволили установить 2 типа захоронений: первый связан с осадками аллювиального генезиса; второй связан с субэдральными отложениями эолового и элювио-дэлювиального генезиса.

При первом типе захоронения палеонтологический материал представлен всеми костями скелета; костные остатки относительно полной сохранности, иногда попадают со следами далекой транспортировки и окатывания; порой они сильно минерализованы;

погрызы на костях встречаются редко; материал от черного до светло-коричневого, часто палевого цвета. При втором типе захоронения в четвертичных отложениях встречаются в основном обломки костей (часто неопределимые), изолированные зубы, редко попадаются целые кости, больших скоплений костного материала не наблюдается.

Основная часть палеонтологического материала была собрана на перекатах и пляжах рск, а также в осыпях обнажений.

3.2. Основные местонахождения. Данный раздел содержит сведения о географическом местоположении, сохранности костного материала и о видовом составе крупных млекопитающих из основных местонахождений (Кырыкмас, Кама 49 км, Ишлен, Большая Шатьма, Яманаки, Исаково и др.).

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕГО – ПОЗДНЕГО НЕОПЛЕЙСТОЦЕНА ВОЛЖСКО-КАМСКОГО РЕГИОНА

4.1. Семейство Canidae Gray, 1821.

Canis lupus Linnaeus, 1785. В Волжско-Камском регионе костные остатки волка встречаются крайне редко. Известен один череп из Нижних Кармалок, который по размерам соответствует мелким позднеплейстоценовым экземплярам из Западной и Восточной Европы (Версшагин, 1951; Bigaj, 1963; Барышников, 1986; Аверьянов и др., 1992). Размеры костей посткраниального скелета волка из Волжско-Камского региона схожи с таковыми волка из позднего неоплейстоцена Бельгии, Северного Урала, но меньше, чем у волка из позднего неоплейстоцена Русской равнины (Косинцев, Бородин, 1990; Getmonpre, 1993; Кузьмина, Саблин, 1994).

4.2. Семейство Ursidae Fischer, 1817.

Ursus arctos Linnaeus, 1758. По морфологическим признакам и размерам черепа на исследуемой территории определены среднеплейстоценовый подвид *U. arctos kamiensis* Verestchagin, 1959 и позднеплейстоценовый подвид *U. arctos* subsp. Череп *U. a. kamiensis* имеет крупные размеры, пологий профиль лба, длинные носовые кости. По размерам череп *U. a. kamiensis* из Волжско-Камского региона сходен с таковыми бурого медведя из среднего неоплейстоцена Англии, Франции и Германии (Rode, 1931; Kurtén, 1959; Bonifay, 1971; Аверьянов и др., 1992). У *U. arctos* subsp. череп с более крутым лбом, с выпуклыми надбровными дугами, с приростными заглазничными отростками, с тонкими скуловыми дугами и крупными зубами. Череп *U. arctos* subsp. из Волжско-Камского региона по

размерам сходен с таковым из позднего неоплейстоцена Западной Европы, обычно относимым к подвиду *U. a. priscus* Goldfuss, 1810 (Аверьянов и др., 1992; Барышников, 2007). Однако изучение древней митохондриальной ДНК показало присутствие в позднем неоплейстоцене Австрии как медведей, генетически принадлежащих к восточноевропейской группе, так и медведей из западноевропейской группы (Hofreiter et al., 2002). Эти данные предполагают миграции бурого медведя в позднем неоплейстоцене Европы, что затрудняет определение подвидового статуса находок.

4.3. Семейство *hyaenidae* Gray, 1821.

Crocota crocuta spelaea (Goldfuss, 1823). Полный череп (ГММ КГУ 1313) из местонахождения на р. Казанке (Татарстан) имеет крупные размеры и все характерные признаки *C. crocuta* – широкое костное небо, строгие коренные, редуцированные верхние моляры. По общим размерам исследуемый череп соответствуют таковым пещерной гиены из Рипы (Румыния), из Винявы (Украина) и из пещеры Кент (Англия), но несколько превосходит гиен из миндель-рисса грота Лунсль-Вьель во Франции (Kurtén, 1956; Bonifay, 1971; Coloman, 1978). По крупным размерам зубов пещерная гиена Волжско-Камского региона схожа с гиеной Крыма и Северного Кавказа (Барышников, 1995).

4.4. Семейство *Felidae* Fischer, 1817.

Panthera spelaea (Goldfuss, 1810). Исследованные нижние челюсти пещерного льва по ширине (18.1 мм, 17.5 мм) и длине (27.7 мм, 26.6 мм) клыка отнесены к самкам. По размерам они близки к таковым из местонахождений Западной и Восточной Европы, в том числе и из типового местонахождения для *P. spelaea* – Zoolithen Cave (Baryshnikov, Petrova, 2008). По значению индекса хищнического зуба $m1$ (ширина/длина; 45.1, 48.2, 48.6%) изучаемые нижние челюсти пещерного льва отнесены к номинативному подвиду *P. spelaea spelaea* (Goldfuss, 1810) (поздний средний неоплейстоцен – поздний неоплейстоцен).

4.5. Семейство *Elephantidae* Gray, 1821.

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799). Изучено 33 верхних (M3) и 10 нижних (m3) коренных зубов последней генерации. Они имеют коэффициент стертости 2 или 3, т.е. стерты менее половины или половина от общего числа пластин. По толщине эмали и частоте пластин на 10 см часть экземпляров M3/m3 сходна с образцами из мустьерских стоянок Северного Кавказа (Ильская), Крыма (Чокурча), из местонахождений Камска, Мысы, Мансурово, а другая с зубами из верхнепалеолитических стоянок Чехии (Долни Вестонице, Пржедмости) и центра Русской равнины (Костенки). Сравнение толщины эмали и частоты пластин на 10 см этих двух групп показало, что различия их статистически не достоверны.

Все образцы из Волжско-Камского региона на основании толщины эмали (M3: 1.3-2.1 мм, M=1.7 мм, n=33; m3: 1.6-2.1 мм, M=1.7 мм, n=10) и частоты пластин (M3: 6-12, M=7.9, n=33; m3: 6-8.7, M=7.5, n=10) отнесены к *M. primigenius*.

Был исследован неполный скелет мамонта *M. primigenius*, найденный в 2001 году на р. Хома в Чувашии. В челюсти этого экземпляра идет смена m2/m3. На обоих m2 все пластины стерты до полных петель за исключением двух последних. Количество сохранившихся пластин 13 и 14. Частота пластин на 10 см 7-7.75. Толщина эмали 1.7-1.9 мм. Оба m3 находятся в стадии прорезывания, когда передний конец коронки выдвигается на уровень жевательной поверхности функционирующего зуба предыдущей смены. На правом m3 сохранилось 16 пластин, на левом - 18. Частота пластин на 10 см - 10. Большинство эпифизов костей еще не приросло. По совокупности имеющихся данных, биологический возраст Хомского мамонта оценивается в пределах 28-35 лет. Исследуемый скелет, по-видимому, принадлежал самцу, поскольку симфизный отросток нижнечелюстной кости сравнительно длинный, а дорсальный бугор и шероховатость на первом шейном позвонке значительно развиты. Время существования мамонта с р. Хома – средневалдайское межледниковье, 33640±270 (OxA-17374) по AMS-радиоуглеродной датировке.

4.6. Семейство Equidae Gray, 1821.

Equus ferus Boddaert, 1785. Исследование 14 черепов лошади из Волжско-Камского региона показало, что по морфологическим и морфометрическим признакам они не отличаются друг от друга. По размерам они схожи с лошадьми из Мысов (*E. missi*), Тунгуса (*E. c. chosaricus*), с позднплейстоценовыми лошадьми из Западной Европы (*E. c. germanicus*, *E. caballus* var.), Пермского края (*E. uralensis* Kuzmina, 1975), Северо-Восточной Сибири (*E. caballus* var., *E. lenensis* Russanov, 1968).

Изучение верхних зубных рядов позволило установить, что по размерам и индексу длины протокона лошадь из исследуемого региона укладывается в пределы изменчивости таковых лошадей из Мысов (*E. missi*), Тунгуса (*E. c. chosaricus*), Русской равнины (*E. latipes*), Урала (*E. uralensis*), юго-востока Западной Сибири (*E. ex gr. gallicus*) и Северо-Восточной Сибири (*E. caballus* subsp., *E. lenensis*).

Исследование пястных и плюсневых костей лошади из Волжско-Камского региона, позволило достоверно установить, что она имеет более короткие и менее массивные метаподиальные кости, чем позднплейстоценовая *E. latipes* с Русской равнины, но более длинные и более широкие, чем у позднплейстоценовой *E. uralensis* с Урала.

Возможно, что размеры черепа и верхних зубов лошадей более консервативны, чем размеры костей дистальных отделов конечностей, которые быстрее изменяются в зависимости от локальных условий. Выявленные размерные различия метаподиальных костей позднплейстоценовых лошадей Восточной Европы свидетельствуют, возможно, о неоднородности популяций, которая была связана с разными ландшафтно-климатическими условиями обитания и миграциями животных с соседних территорий.

По морфологии черепа и верхних зубов лошадь из Волжско-Камского региона отнесена к виду *E. ferus*, к которому принадлежат все дикие лошади Восточной Европы.

Equus hydruntinus Regalia, 1907. Исследованные метаподиальные кости заметно меньше, чем кости *E. ferus*, но относительно массивные. Ширина и поперечник диафиза как пястных, так плюсневых костей практически равны, т.е. их сечение округло по сравнению с овальным и сжатым спереди назад у *E. ferus*. Дистальный конец метаподиальных костей шире в суставе, чем в надсуставных буграх, как у *E. ferus*. Метаподиальные кости *E. hydruntinus* из Волжско-Камского региона длинней и массивней, чем таковые у *E. hydruntinus* из Европы, но короче и уже, чем у *E. aff. hydruntinus* с юго-востока Западной Сибири (Eisenmann, 1986; Форонова, 1990).

4.7. Семейство *Rhinocerotidae* Gray, 1821.

Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1799). Изучено 45 черепов шерстистого носорога. У 22 экземпляров в верхней челюсти сохранились зубы. По степени стертости верхних зубных рядов установлены 5 возрастных стадий: 15-20 лет, 20-25 лет, 25-30 лет, 35-40 лет, 40-45 лет (Гарутт, 1992). Исследование черепов, индивидуальный возраст которых установлен, позволило выявить, что носовая перегородка у шерстистого носорога окостеневает не одинаково. Окончательно она окостеневает и прирастает к предчелюстным, небным и носовым костям к 35 годам. Черепа, точный возраст которых не установлен, могут быть отнесены к взрослым особям, т.к. у большинства носовая перегородка окостенела и приросла к носовым костям, а швы на черепе облитерированы. Таким образом, все исследованные черепа шерстистого носорога принадлежали половозрелым и взрослым особям.

Для определения половой принадлежности ископаемого материала было проведено специальное исследование. Оно показало, что по ряду признаков (общей длине, ширине черепа в скуловых дугах, длине от носорезцовой вырезки до конца носовых костей, ширине черепа в соседних отростках, расстоянию между внешними краями затылочных мыщелков) изученная выборка неоднородна. Крупные экземпляры были отнесены к самцам;

у них сильно развита шероховатость на носовых и лобных костях в местах прикрепления переднего и заднего рогов, выражен перегиб от лобных костей к носовым, сильно развиты орбитальные отростки и массивная, сильно изогнутая скуловая дуга. К самкам могут быть отнесены только небольшие черепа с менее развитой шероховатостью на носовых и лобных костях, со слабым перегибом между лобной и носовой костями и со слабо развитыми орбитальными отростками и тонкими скуловыми дугами. Среди изученных черепов 11 экземпляров принадлежат самцам и 17 – самкам.

Следует отметить, что по средним значениям угла наклона затылочной плоскости к базальной оси (α) и угла наклона теменной плоскости к плоскости образованной лобными костями (β) черепа самцов соответствуют долихокранному морфотипу (Аверьянов и др., 1992), а черепа самок (по этим же значениям) соответствуют брахиокранному морфотипу. Сравнение признаков морфотипов показало, что они, скорее, связаны с половыми отличиями, нежели с проявлением определенных адаптаций, как считалось ранее. Изучение ископаемого материала подтвердило возможность разделения черепов шерстистого носорога по половой принадлежности и показало преждевременность выделения экологических морфотипов. При дальнейших исследованиях шерстистых носорогов необходимо обращать особое внимание на выявление и разделение признаков, связанных с половым диморфизмом, и признаков, отражающих приспособление к существованию в конкретных палеоландшафтных условиях.

4.8. Семейство Suidae Gray, 1821.

Sus scrofa Linnaeus, 1758. В ходе исследования «старой» коллекции была найдена нижняя челюсть кабана (ГГМ 1799) из местонахождения Мысы (Татарстан). Образец не полный, сохранилась только массивная симфизная часть. Оба клыка утеряны, альвеолы их крупные (длина 37.3 мм, ширина 18.5 мм). По ширине резцового отдела зубной кости, расстоянию между латеральными стенками альвеол клыков и длине симфиза челюсть из Мысов крупнее, чем таковая у современного самца *S. scrofa* из Зигулевского заповедника и Украины.

4.9. Семейство Camelidae Gray, 1821.

Camelus knoblochi Nehring, 1901. Изученные черепа и нижняя челюсть *C. knoblochi* крупнее, чем у современного двугорбого верблюда *C. bactrianus* (Хавесон, 1960). Размеры костей передних и задних конечностей верблюда Knobлоха из Волжско-Камского региона, не отличаются от образцов из местонахождений Среднего и Нижнего Поволжья. Кости

конечностей *C. knoblochi* длиннее и массивнее, чем у *C. bactrianus*, *C. dromedaries* и *Paracamelus gigas* (Хавесон, 1954; Titov, 2008).

4.10. Семейство Cervidae Goldfuss, 1820.

Cervus elaphus Linnaeus, 1758. Изученные черепа благородного оленя принадлежали самцам. По строению они имеют некоторые отличия между собой. У одних экземпляров зароговая часть черепа длинная, затылочные мышелки крупные, пространство между мышелками широкое, а у других, наоборот, зароговая часть короткая, затылочные мышелки небольшие, а пространство между ними более узкое.

У большинства рогов основания глазных отростков отходят от розетки, глазной и ледовой отростки сильно сближены; только у одного экземпляра основание глазного отростка располагается выше розетки, а глазной и ледовой отростки значительно удалены друг от друга. У всех исследуемых рогов штанги выше надглазничного и ледового отростков обломаны, что не даст возможности достоверно утверждать была ли развита корона. По размеру костей посткраниального скелета *C. elaphus* из Волжско-Камского региона превосходит *C. elaphus* из Западной Европы и Кавказа, но сходен с *C. elaphus* из Молдавии, Русской равнины, Северного Урала, Западной Сибири (Кузнецкая котловина, Красный Яр) (Алексеева, 1980; Давид, 1980; Барышников и др., 1982; Косинцев и др., 1990; Germonpre, 1993; Саблин, 1997; Форонова, 2001; Васильев, 2005).

Megaloceros giganteus Blumenbach, 1803. Самцы гигантского оленя из Волжско-Камского региона близки по величине черепа с оленем из Ирландии и Западной Сибири (Иртыш) (Алексеева, 1980). У самок черепа незначительно меньше, чем у самцов. Нижняя челюсть гигантского оленя по высоте (перед р2, между р4 и m1, за m3) и длине зубного ряда р2-m3 сходна с таковыми *M. giganteus* из Бельгии, Молдавии, Западной Сибири (Алексеева, 1980; Давид, 1980; Germonpre, 1993; Васильев, 2005). Исследованные рога не полной сохранности, стросние их варьирует.

Alces alces Linnaeus, 1758. Черепа самцов лося из Волжско-Камского региона по размерам близки к *A. alces* с Урала, к позднплейстоценовыми *A. cf. alces* из Красного Яра и *A. alces* из Кузнецкой котловины в Западной Сибири (Форонова, 2001; Васильев, 2005). Нижняя челюсть и кости посткраниального скелета лося по размерам не отличается от таковых *A. alces* из позднего неоплейстоцена Русской равнины (Костенки, Воронежская обл.), из среднего и позднего неоплейстоцена Западной Сибири (Алексеева, 1980; Саблин, 1997; Форонова, 2001; Васильев, 2005). Стросние рогов варьирует, что, видимо, связано с индивидуальным возрастом и географическими особенностями места обитания. Длина

штанги рогов составляет от 86.7 мм до 190 мм (n=8). Обхват штанги над розеткой меняется от 120 до 200 мм (n=11).

Rangifer tarandus Linnaeus, 1758. Северный олень по высоте челюсти (впереди р2 и между р4 и m1) сходен с таковым из Поднепровья и Северо-Восточной Сибири (Белан, 1983). По длине зубного ряда р2-m3 и длине последнего коренного m3 он близок к *R. tarandus* из Западной и Восточной Европы (Degerbol, Krog, 1959; Белан, 1983; Саблин, 1997). Найдены ветвистые рога с уплощенным стволом, как у лесной расы северного оленя, а также длинные рога с округлым стволом, характерные для тундровой расы (Banfield, 1961; Ермолова, 1978). Кости задней конечности короче костей *R. tarandus* из Восточной Европы, Северного Урала, Северо-Восточной Сибири, а по ширине эпифизов близки к ним (Кузьмина, 1971; Давид, 1980; Саблин, 1997).

4.11. Семейство Bovidae Gray, 1821.

Bos primigenius Bojanus, 1827. В Волжско-Камском регионе костные остатки первобытного тура редки и представлены черепом и пястной костью. Череп крупных размеров, возможно, принадлежал самцу. Пястная кость имеет все характерные признаки для *B. primigenius*: прямоугольный проксимальный конец, сросшийся туберкул с краем суставных поверхностей II и III пястных костей, не большое, слабо выраженное питательное отверстие, на дистальном конце в месте контакта диафиза с суставными мыщелками кость тонкая и ровная. По размерам пястная кость сходна с таковой *B. primigenius* из Шотландии и Западной Сибири. Она также близка к пястным костям самцов среднеплейстоценового (конец миндель-рисса) *B. primigenius* из пещеры Лунель-Вьеля (Lunel-Viel) во Франции (Brugal, 1985).

Bison priscus Bojanus, 1827. Исследование черепов и роговых стержней первобытного бизона позволило наметить границы его индивидуально-половой изменчивости. Среди изученных 44 черепов и 15 роговых стержней 48 экземпляров принадлежат самцам. Обхват основания рогового стержня у самцов варьирует от 340 до 485 мм, в среднем - 388.1 мм (n=46); прямая длина рогового стержня варьирует от 102 до 555 мм, в среднем - 413.3 мм (n=25); длина рогового стержня вдоль большой кривизны варьирует от 322 до 753 мм, в среднем - 560.7 мм (n=38). Половую принадлежность остальных образцов установить не удалось; они могут быть отнесены к самкам или неполовозрелым самцам на основании меньших размеров и не облитерированных швов.

Изучение пястных костей первобытного бизона позволило установить присутствие *B. priscus priscus* Bojanus, 1827 (средний – начало позднего неоплейстоцена) и *B. priscus*

mediator Hilzheimer, 1918 (поздний неоплейстоцен). Пястные кости *B. p. priscus* длинные и массивные. По размерам они наиболее близки к *B. priscus* из среднего неоплейстоцена Западной Европы (Шер, 1997). У *Bison p. mediator* пястные кости короче, чем у *B. p. priscus*. *Bison p. mediator* сходен с *B. priscus* из верхнепалеолитической стоянки Амвросивка (Украина) и мустьерской стоянки Ильская (Hoffecker et al., 1991).

Saiga tatarica Linnaeus, 1766. Черепа самцов *S. tatarica* по размерам и пропорциям сходны с таковыми *S. tatarica* из позднего плейстоцена Якутии и современного из Астраханской, Калмыцкой степей и Грозненской обл. (Шер, 1967). По диаметру венчика рогового стержня *S. tatarica* из Волжско-Камского региона не отличается от *S. tatarica* из позднего неоплейстоцена Крыма и Якутии и современного из Астраханской, Калмыцкой степей и Грозненской обл. (Шер, 1967; Барышников и др., 1990). По индексу ширины дистального отдела (к переднезадному отделу) большеберцовой кости исследуемые образцы близки к таковым из позднего неоплейстоцена Крыма, Северного Урала, Западной Сибири (Кузьмина, 1971; Барышников, 1990; Форонова, 2001).

Ovibos pallantis H. Smith, 1827. Черепа самцов по форме слезной кости, по размеру затылочной кости и наличию замкнутой эмалевой петли на жевательной поверхности МЗ отнесены к *O. pallantis*. По размерам они сходны с таковыми из Восточной Сибири, но крупнее, чем с Северо-Запада и Северо-Востока Европейской России и из Западной Сибири. Один экземпляр из Сормово (ЗИН 8694) определен как *O. pallantis suessenbornensis*, т.к. его размеры крупнее, роговые стержни направлены в стороны, хорошо различимы ребровидные неровности над затылочным отверстием. По размерам он наиболее близок к крупным экземплярам овцебыка из Восточной Сибири.

ГЛАВА 5. ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ НЕОПЛЕЙСТОЦЕНА ВОЛЖСКО-КАМСКОГО РЕГИОНА

5.1. Сингильский фаунистический комплекс. Стратифицированным местонахождением сингильской фауны на территории Волжско-Камского региона можно считать отложения кривичской свиты в долине р. Кама у с. Афанасово. Г.И. Горецкий (1964) относит кривичскую свиту к лихвинскому межледниковью. Здесь обнаружены остатки раннего слона мамонтовой группы, определенного как *Elephas trogontherii* (Громов, 1948). К местонахождениям сингильской фауны могут быть отнесены – Мысы, Мансурово, Камское Устье и др., нижние слои которых соответствуют кривичской свите (Горецкий, 1964). Из

данных местонахождений были определены *Crocota crocota spelaea*, *Camelus knoblochi*, *Megaloceros giganteus*, *Bison priscus*.

5.2. Хазарский фаунистический комплекс. В Волжско-Камском регионе установлено не менее 6 местонахождений крупных млекопитающих хазарского комплекса, которые находятся в южной части исследуемого региона (в устье Камы). Наиболее типичными местонахождениями являются: Мысы, Мансурово, Камское Устье, Кама 49 км и др. Из этих местонахождений были определены *U. arctos*, *Camelus knoblochi*, *Megaloceros giganteus*, *Bison priscus*, *Saiga tatarica*. Стратифицированным местонахождением хазарской фауны является обнажение у с. Красный Яр на Волге (напротив г. Ульяновска), где в песках нижнего яруса, сформировавшихся в первую фазу днспровского оледенения, были найдены костные остатки *Mammuthus chosaricus*, *Equus chosaricus*, *Camelus knoblochi*, *Cervus elaphus*, *Megaloceros* sp. и *Bison priscus* (Москвитин, 1958).

Фауну времени одинцовского межледникового и начала московского оледенения в настоящее время иногда рассматривают как самостоятельный комплекс, не дав ему собственного названия (Алексеева, 1990; Дуброво, 1997). Основным представителем этой фауны является ранний *M. primigenius*, который появляется в Восточной Европе, начиная с одинцовского межледникового, и существовал до ранневалдайского времени (Алексеева, 1980). На исследуемой территории известно много отдельных находок зубов мамонта с толстой эмалью. Их можно было бы отнести к раннему *M. primigenius*, но в большинстве случаев они не имеют геологической привязки.

5.3. Мамонтовый фаунистический комплекс. Териофауна ранневалдайского и средневалдайского времени (~90–30 тысяч лет назад) известна по ископаемым остаткам, обнаруженным на стоянках первобытного человека с мустьерской культурой (Барышников, Маркова, 2002). В Волжско-Камском регионе памятники мустьерского времени не известны, зато установлены палеонтологические местонахождения крупных млекопитающих отвечающие данному отрезку времени: Чепца, Хома, Уразлино, Яманаки, Исаково, Малыс Токташи, Мысы, Щербакново (табл. 1) (Гарутт, 1998). Также на исследуемой территории выявлены палеонтологические местонахождения крупных млекопитающих, отвечающие поздневалдайскому времени: Выла, Голов, Хвадукасы, Мысы, Веденянино (табл. 1) (Гарутт, 1998). Из местонахождений соответствующих валдайскому времени определены *Canis lupus*, *Ursus arctos*, *Panthera spelaea*, *Mammuthus primigenius*, *Equus ferus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*. Костные остатки представителей мамонтового териокомплекса были найдены во всех частях Волжско-Камского региона.

Таблица 1. Радиоуглеродные даты, полученные по костям крупных млекопитающих из Волжско-Камского региона.

Вид	Местонахождение	Датировка
<i>Mammuthus primigenius</i>	Уразлино	48900±1100 (ОхА 17375)
<i>Mammuthus primigenius</i>	Чепца	39060±350 (ОхА 18472)
<i>Mammuthus primigenius</i>	Малые Токташи	38900±1600 (Лс 8465)
<i>Mammuthus primigenius</i>	Хома	33640±270 (ОхА 17374)
<i>Mammuthus primigenius</i>	Хвадукасы	17840±460 (Лс 77936)
<i>Equus ferus</i>	Большая Шатъма	18534±270 (Лс 8321)
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	Исаково	41525±2500 (Лс 8310)
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	Выла	13107±155 (Лс 8311)
<i>Rangifer tarandus</i>	Яманаки	30441±1000 (Лс 8312)

ГЛАВА 6. ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ И ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРИОФАУНЫ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО РЕГИОНА

6.1. История формирования. Древнейшая история четвертичных млекопитающих Поволжья известна лишь фрагментарно, что не позволяет в полной мере судить о путях и этапах ее формирования. В первой половине среднего неоплейстоцена в Волжско-Камском регионе была распространена сингильская фауна. В ее состав входили: *Crocota crocuta spelaea*, *Megaloceros giganteus*, *Ovibos pallantis suessenbornensis* и др.

Более цельная картина вырисовывается для второй половины среднего неоплейстоцена. В состав казарского териокомплекса входили такие виды как *Ursus arctos kamiensis*, *Mammuthus primigenius*, *Equus ferus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Camelus knoblochi*, *Megaloceros giganteus*, *Bison priscus priscus*, *Saiga tatarica*. Особенно характерен для этого времени был *Camelus knoblochi*. Именно в Поволжье известны самые северные его находки (рис. 1). На территории Волжско-Камского региона они приурочены к его южной части (Мысы, Кама 49 км, Камское устье, Красновидово, Станция ГЭС). Такой характер распространения верблюда позволяет предполагать, что в это время, по крайней мере, до р. Камы были распространены на север сухие степи, условия которых позволяли существовать этому виду. Севернее, вероятнее всего, аридность климата уменьшалась и была распространена холодная лесостепь.

Точных данных о фаунистических группировках микулинского межледниковья (шкурлатовский териокомплекс) нет. В это время в северных районах исследуемого региона были распространены широколиственные леса, а в южных частях начиналась лесостепь (Гричук, 2002).

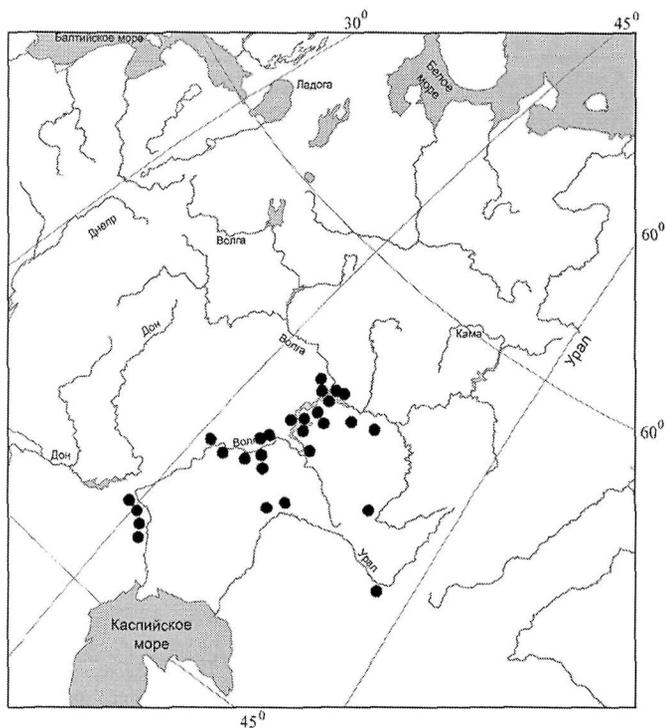


Рис. 1. Распространения *Camelus knoblochi* в среднем неоплейстоцене Поволжья.

В валдайское время был распространен мамонтовый комплекс. В состав, которого входили *Canis lupus*, *Ursus arctos*, *Panthera spelaea spelaea*, *Mammuthus primigenius*, *Equus ferus*, *Equus hydruntinus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Cervus elaphus*, *Alces alces*, *Rangifer tarandus*, *Bison priscus mediator*, *Ovibos pallantis*. Распространение этой фауны позволяет предполагать, что в это время, на исследуемой территории были распространены открытые ландшафты перигляциальной лесостепи.

В голоцене эта фауна сменяется ассоциацией видов, связанной преимущественно с широколиственными и смешанными лесами.

6.2. Палеоэкологические группировки. Для фауны крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена Волжско-Камского региона были определены палеоэкологические группировки, основанные на данных по биотопической приуроченности современных видов и характеру распространения плейстоценовых видов.

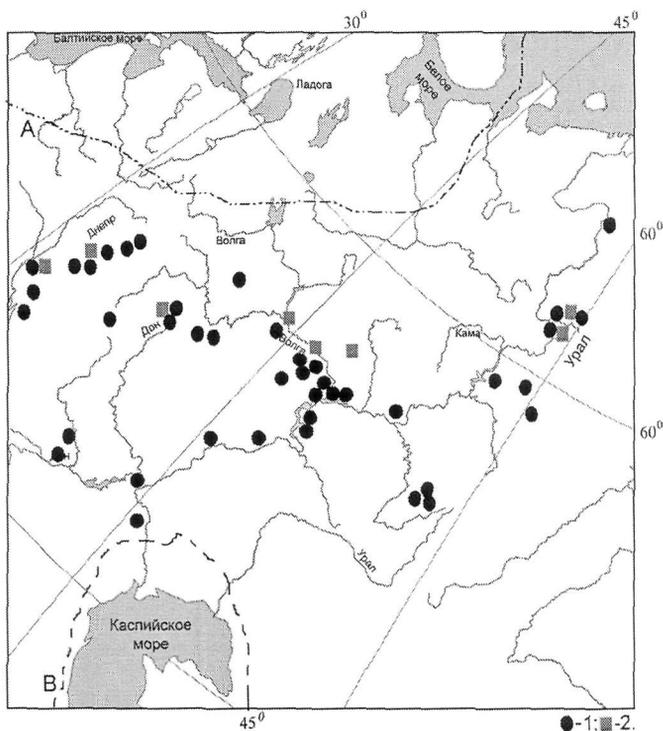


Рис. 2. Распространение *Rangifer tarandus* и *Ovibos pallantis* в позднем неоплейстоцене Восточной Европы.

1 – местонахождения *Rangifer tarandus*; 2 – местонахождения *Ovibos pallantis*. А – граница максимального распространения оледенения в поздневалдайское время; В – береговая линия эпохи поздневалдайского оледенения (Динамика ландшафтных компонентов..., 2002).

1. Арктическая – *Rangifer tarandus*, *Ovibos pallantis*. Северный олень чаще встречался в северной части Волжско-Камского региона, на юг он распространялся приблизительно до полуострова Тунгус (Самарская обл.); южнее известны лишь его единичные находки. Овцбык обитал только в северной части Волжско-Камского региона (рис. 2).

2. Лесная – *Cervus elaphus*, *Alces alces*. Благородный олень и лось были обильны в центральной и южной частях исследуемого региона. Благородный олень на юг встречался до Никольского (Астраханская обл.), а лось - до Саратова (рис. 3).

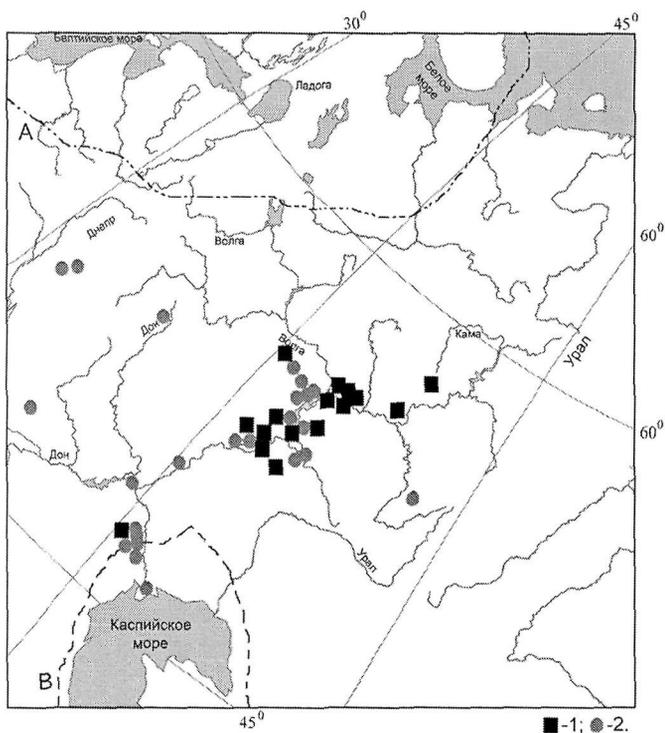


Рис. 3. Распространение *Cervus elaphus* и *Alces alces* в позднем неоплейстоцене Восточной Европы.

1 – местонахождения *Alces alces*; 2 – местонахождения *Cervus elaphus*. Обозначения см. рис. 2.

3. Степная – *Equus hydruntinus*, *Saiga tatarica*. Распространение плейстоценового осла и сайгака было приурочено к центральным и южным районам Волжско-Камского региона, на юг они доходили до Никольского (Астраханская обл.) (рис. 4).

4. Эврибионтная – *Panthera spelaea*, *Mammuthus primigenius*, *Equus ferus*, *Megaloceros giganteus*. Костные остатки этих животных повсеместно встречаются в Волжско-Камском регионе, а также на всей территории Поволжья. Данные виды обладали широкой экологической валентностью, могли обитать, как на открытых пространствах (тундра, степь), так и в полузакрытых биотопах (лесостепь).

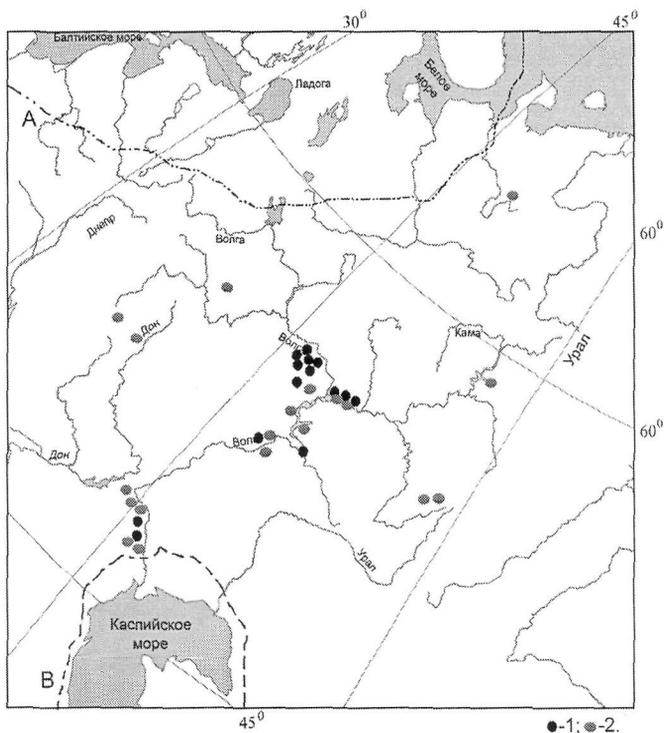


Рис. 4. Распространение *Equus hydruntinus* и *Saiga tatarica* в позднем неоплейстоцене Восточной Европы.

1 – местонахождения *Equus hydruntinus*; 2 – местонахождения *Saiga tatarica*. Обозначения см. рис. 2.

Распределения палеоэкологических группировок указывает на некоторые отличия состава фауны крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена Волжско-Камского региона от таковой Среднего и Нижнего Поволжья. В фауне крупных млекопитающих Волжско-Камского региона, в отличие от фауны Среднего и Нижнего Поволжья, присутствуют арктические виды – *Rangifer tarandus* и *Ovibos pallantis*. Совместное нахождение представителей разных палеоэкологических группировок указывает на мозаичность ландшафта Волжско-Камского региона в валдайское время. Наибольшее количество местонахождений *Cervus elaphus* и *Alces alces* на севере Поволжья, свидетельствует о том, что на исследуемой территории преобладали лесные и лесостепные биотопы, а в средней и южной части Поволжья – степные.

Характер распространения палеоэкологических группировок, указывает на меньшую степень аридизации климата в валдайское время в Волжско-Камском регионе по сравнению со Средним и Нижним Поволжьем.

ВЫВОДЫ

1. Фауна Волжско-Камского региона среднего – позднего неоплейстоцена включает 18 видов крупных млекопитающих из отрядов хищных, хоботных, непарнопалых и парнопалых.
2. На исследуемой территории установлено присутствие *Mammuthus primigenius* с разной толщиной эмали коренных зубов; возможно, что мамонты с тонкой и толстой зубной эмалью сменяли друг друга во времени.
3. Лошади Волжско-Камского междуречья из среднего и позднего неоплейстоцена по размерам черепя и верхних щечных зубов принадлежат к одному виду *Equus ferus*. Размеры и пропорции метаподиальных костей варьируют, что, по-видимому, обусловлено локальными адаптациями разных популяций к условиям обитания и миграциями животных с прилегающих территорий.
4. Выделенные ранние черепные морфотипы (долхо- и брахиокранные) шерстистого носорога, по-видимому, обусловлены половым диморфизмом, а не являются приспособлением к разной палеоландшафтной обстановке.
5. В Волжско-Камском регионе установлено присутствие представителей сингильского, хазарского и мамонтового териокомплексов; виды хазарского фаунистического комплекса приурочены в основном к южной части региона, тогда как виды мамонтового фаунистического комплекса встречаются на всей исследованной территории.
6. Проведенный палеоэкологический анализ показал, что в позднем неоплейстоцене фауна Волжско-Камского региона состояла из арктических, степных и лесных видов, а одновозрастная териофауна Среднего и Нижнего Поволжья была более лесостепной и степной.
7. Выявлены основные этапы развития мегафауны исследуемого региона: во второй половине среднего неоплейстоцена фауна состояла из обитателей открытых пространств; в позднем неоплейстоцене ее сменяет комплекс видов, приспособленных к обитанию в перигляциальных, степных и лесостепных условиях; в голоцене

распространяется ассоциация видов, связанная преимущественно с широколиственными и смешанными лесами.

Список работ, опубликованных по теме диссертации в изданиях рекомендованных ВАК:

1. Петрова Е.А. Мамонт (*Mammuthus primigenius*) из позднего плейстоцена Чувашии, Европейская Россия // Труды Зоологического института РАН. 2009. Т. 313. №1. С. 58–67.

Список работ, опубликованных по теме диссертации в других изданиях:

2. Петрова Е.А. Мамонт (*Mammuthus primigenius*) из Волжско-Камского региона // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Четвертая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов 15 – 17 октября 2007 г. Москва, 2007. С. 33–34.
3. Петрова Е.А. Плейстоценовые лошади Волжско-Камского региона. // Отчетная научная сессия по итогам работ 2007 г. 8 – 10 апреля. Санкт-Петербург, 2007. С. 37–38.
4. Петрова Е.А. Фаунистические комплексы крупных млекопитающих плейстоцена Волжско-Камского региона // Геосферные события и история органического мира. Материалы LIV сессии палеонтологического общества 7–11 апреля 2008 г. Санкт-Петербург, 2008. С. 133–134.
5. Петрова Е.А. Мамонт (*Mammuthus primigenius*) из позднего плейстоцена Чувашии, Европейская Россия // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. V всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов 6 – 8 октября 2008 г. Москва, 2008. С. 42–43.
6. Baryshnikov G.F., Petrova E.A. Cave lion (*Panthera spelaea*) from the Pleistocene of Chuvashiya, European Russia // Russian Journal of Theriology. 2008. Vol. 7. №1. P. 33–40.

Подписано в печать 21.09.2009 г.
Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 1,3. Тираж 100 экз.
Заказ № 1286.

Отпечатано в ООО «Издательство "ЛЕМА"»
199004, Россия, Санкт-Петербург,
В.О., Средний пр., д.24, тел./факс: 323-67-74
e-mail: izd_lemma@mail.ru
<http://www.lemaprint.ru>