

University of Groningen

Мелкие Млекопитающие голоцена из пещерных Местонахождений бассейна р. Усы (гряда Чернышева, северо-восток европейской Части россии)

Kryazheva, I. V.; Ponomarev, D. V.; van Kolfschoten, T. ; van der Plicht, J.

Published in:
Vestnik

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version
Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
2018

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Kryazheva, I. V., Ponomarev, D. V., van Kolfschoten, T., & van der Plicht, J. (2018). Мелкие Млекопитающие голоцена из пещерных Местонахождений бассейна р. Усы (гряда Чернышева, северо-восток европейской Части россии). *Vestnik*, (7), 34-40.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.



Арктический вектор геологических исследований Arctic vector of geological research

УДК 562.32:551.799

DOI: 10.19110/2221-1381-2018-7-34-40

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ГОЛОЦЕНА ИЗ ПЕЩЕРНЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ БАСЕЙНА Р. УСЫ (ГРЯДА ЧЕРНЫШЕВА, СЕВЕРО-ВОСТОК ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ)

И. В. Кряжева¹, Д. В. Пономарев¹, Т. ван Кольфсхотен², Й. ван дер Плихт^{2,3}¹ИГ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия, innageologi@mail.ru;²Лейденский университет, Лейден, Нидерланды; ³Центр изотопных исследований, Гронинген, Нидерланды

Важность исследования истории фауны мелких млекопитающих в голоцене определяется значением этих данных в качестве примера естественного развития сообществ под влиянием изменений климата. Объектами изучения являлись 5223 щечных зуба мелких млекопитающих из пещерных местонахождений и погадок долины р. Усы (правый приток р. Печоры), которые исследовались стандартными палеонтологическими методами. Для датирования ископаемых комплексов использовался ¹⁴C УМС-метод. Местонахождения представляют собой зоогенные скопления с массовыми остатками позвоночных животных. В результате исследования описаны три фазы развития микротериофауны гряды Чернышева: бореального, суббореального и современного периодов. В бореальное время, когда территорию севера Восточной Европы занимали таежные леса, в фауне мелких млекопитающих лесные и интразональные виды находились примерно в равных соотношениях, а на тундровые и степные виды приходилось всего по 10—13 % от всех остатков. Выявлено, что в суббореальном периоде голоцена в фауне млекопитающих доминировали обитатели ельников зеленомошных и сосняков. В современной фауне гряды Чернышева встречены только обычные виды таежных лесов.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, голоцен, гряда Чернышева, северо-восток европейской части России.

HOLOCENE SMALL MAMMALS FROM CAVES LOCALITIES OF USA RIVER VALLEY (CHERNYSHEV'S RIDGE, NORTH-EASTERN PART OF EUROPEAN RUSSIA)

I. V. Kryazheva¹, D. V. Ponomarev¹, T. van Kolfschoten², J. van der Plicht^{2,3}¹Institute of Geology of Komi SC UB RAS, Syktyvkar, ²Leiden University, Leiden, Netherlands,³Center for Isotope Research, Groningen, Netherlands

Reconstructing the Holocene history of the small mammal fauna is of special value because it provides an example of the natural development of mammalian communities under the influence of climate changes. We studied 5223 teeth of small mammals from the cave sites and avian pellets in the valley of the Usa River (right tributary of the Pechora River) by standard paleontological methods. Radiocarbon dating of fossil assemblages was made by ¹⁴C AMS method. Localities are of zoogenic origin with numerous remains of vertebrates. As a result of the study, three phases of the development of micromammalian fauna in the Chernyshev's ridge were described: of Boreal, Subboreal and modern periods. During the Boreal, when the territory of the north of Eastern Europe was occupied by taiga forests, fauna of small mammals comprised forest and intrazonal species approximately in equal proportions, and only 10—13 % of all remains were represented by tundra and steppe species. It was revealed that during the Subboreal period of the Holocene mammalian fauna consisted of inhabitants of spruce and pine forests. Modern rodent fauna of the Chernyshev's ridge is inhabited only by taiga species.

Keywords: small mammals, Holocene, Chernyshev's ridge, north-eastern part of European Russia.

Введение

В позднем неоплейстоцене фауна мелких млекопитающих претерпевала существенные изменения состава и экологической структуры в ответ на динамику климата. Исследования этих изменений, произошедших в недавнем геологическом прошлом, позволяют приблизиться к пониманию того, какими факторами — естественно-историческими, природными или антропогенными — обуславливается современное состояние природы, а также выявить характеристики естественной динамики климата по реакции на них микротериофауны. Остатки мелких млекопитающих распространены в континентальных отложениях квартала Палеарктики и весьма многочисленны в пещерных местонахождениях карстовых районов различных горных стран, в том числе на Урале, Тимане и гряде Чернышева. В результате деятельности хищников (как правило, пернатых) в карстующихся палеозойских породах Урала и его предгорий, а также других горных районов формируются захоронения костных остатков

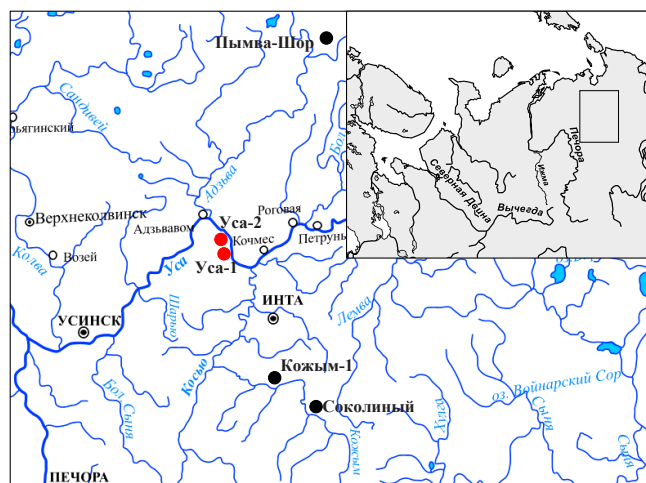


Рис. 1. Карта местонахождений костных остатков мелких млекопитающих

Fig. 1. Map of locations of bone residues of small mammals



позвоночных. Пещерные зоогенные скопления костных остатков занимают одно из первых мест по информативности среди других типов захоронений остатков плейстоценовых и голоценовых позвоночных. Остеологический материал накапливается в них, как правило, или на месте гибели животного, или вблизи него, причем ископаемый комплекс воспроизводит видовой состав исходного естественного сообщества в максимально возможной полноте [15, 17].

В данной работе приводятся результаты изучения двух пещерных местонахождений гряды Чернышева, расположенных на реке Усе (правый приток р. Печоры) на территории Адакского заказника (рис. 1). До настоящего времени гряда Чернышева оставалась слабоизученным районом в отношении истории микротериофауны голоцена. Выявлению ее специфики посвящена настоящая работа.

Материал и методы

Местонахождения Уса-1 и Уса-2 (66°29.815' с. ш., 59°33.413' в. д.) расположены на левом берегу р. Усы, в 1.5 км выше по течению от устья р. Большой Адак, в скальном выходе известняков силура, на высоте 11 м от уреза воды, на расстоянии 1 метра друг от друга.

Местонахождение Уса-1 представляет собой грот высотой 1.3 м, шириной 2 м и глубиной 7 м (рис. 2). Разрез рыхлых отложений разделен на две части, исходя из литологических и стратиграфических признаков, и представлен алевроитовыми (слой 1) и суглинистыми (слой 2) отложениями. Площадь раскопа составила 1 м². Мощность рыхлых отложений — 0.4 м.

Местонахождение Уса-2 представляет собой грот высотой 1.1 м, шириной 1.5 м и глубиной 7 м (рис. 2). По литологическим и стратиграфическим признакам разрез рыхлых отложений разделен на два слоя, представленных алевроитовыми и суглинистыми отложениями. Площадь раскопа составила 0.8 м². Мощность рыхлых отложений — 0.4 м. Радиоуглеродная датировка, сделанная по костям грызунов из слоя 2, показала возраст (8470 ± 45) некалиброванных л. н. (GrA-66466), что соответствует раннему голоцену.

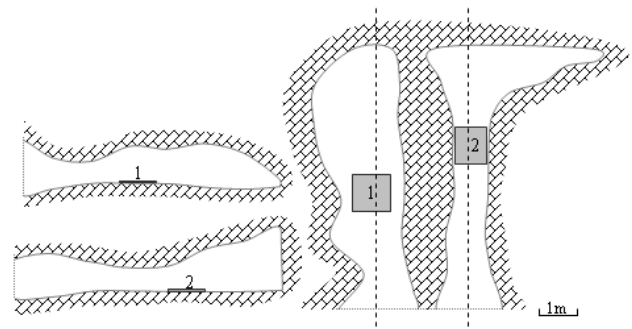


Рис. 2. План-схема гротов Уса-1 и Уса-2

Fig. 2. Schematic plan of grottos Usa-1 and Usa-2

Сохранность костных остатков мелких млекопитающих (характер коррозии от действия пищеварительных ферментов, степень раздробленности и т. д.) из двух местонахождений свидетельствуют о погачочном происхождении ископаемого комплекса, а наличие небольших фрагментов костей крупных млекопитающих со следами погрызов говорит о незначительном участии четвероногих хищников в формировании ориктоценоза.

В результате исследования было определено 14 видов мелких млекопитающих. Все встреченные виды были сгруппированы по зональной приуроченности. Предпочитаемая природная зона — наиболее всеобъемлющий параметр, который включает в себя и тип растительности, и некоторый перечень возможных кормов, и климатические характеристики.

Всего из отложений двух гротов определено 5059 (без учета материала из погадок) зубов мелких млекопитающих (см. таблицу).

Раскопки в гротах Уса-1 и Уса-2 проводились по стандартным методикам [10, 11, 12]. Рыхлые отложения вскрывались 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—1.0 мм.

Количество щечных зубов и соотношение остатков (в скобках, %) мелких млекопитающих из местонахождений р. Усы
Number of buccal teeth and ratio of residues (in parentheses, %) of small mammals from locations at the Usa river

Вид / Species	Уса-1 / Usa-1		Уса-2 / Usa-2		Pellets
	Сл. 1	Сл. 2	Сл. 1	Сл. 2	
<i>Sciurus vulgaris</i>	-	-	-	-	24 (14.6)
<i>Sicista betulina</i>	-	-	-	-	4 (2.4)
<i>Ondatra zibethicus</i>	-	-	-	-	18 (10.9)
<i>Craseomys rufocanus</i>	123 (26.8)	43 (12.7)	883 (25)	108 (15.3)	6 (3.6)
<i>Myodes glareolus</i>	33 (7.2)	16 (4.8)	320 (9)	26 (3.6)	5 (3)
<i>Myodes rutilus</i>	97 (21)	23 (6.9)	676 (19)	24 (3.3)	3 (1.8)
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	-	7 (2)	-	16 (2.3)	-
<i>Lemmus sibiricus</i>	11 (2.5)	23 (6.8)	96 (2.7)	25 (3.6)	-
<i>Myopus schisticolor</i>	58 (12.6)	23 (6.8)	316 (8.9)	30 (4)	5 (3.2)
<i>Arvicola amphibius</i>	30 (6.4)	28 (8.3)	342 (9.6)	47 (6.7)	54 (32.9)
<i>Microtus agrestis</i>	56 (12)	42 (12)	275 (7.7)	105 (15)	25 (15.2)
<i>Lasiopodomys gregalis</i>	-	15 (4.4)	-	25 (3.6)	-
<i>Alexandromys middendorffii</i>	-	-	-	1 (0.3)	-
<i>Alexandromys oeconomus</i>	51 (11)	120 (35.3)	642 (17.9)	297 (42.3)	20 (12.4)
Всего / Total	462	340	704	3553	164

Полученная смесь костей и обломков породы высушивалась, из нее вручную отбирались остатки позвоночных.

Для расчета каждого вида полевок все зубы, определенные как *Microtus* sp., распределялись по видам в соответствии с соотношением первых нижних коренных. Морфологически сходные виды, такие как полевка Миддендорфа — темная полевка и лесной лемминг — сибирский лемминг, диагностика которых представляет определенные трудности, разделялись нами по методике, описанной Н. Г. Смирновым с соавторами [19]. Моляры трех видов родов *Myodes* и *Craseomys* идентифицировались согласно методу, предложенному А. В. Бородиным с соавторами [3].

Группировка видов грызунов по биологическим и экологическим свойствам осуществлялась на основе общеизвестных особенностей биологии и экологии видов, как это сделано, например, в работе Т. В. Фадеевой и Н. Г. Смирнова [21].

УМС ¹⁴C-датировка по костям грызунов была выполнена Й. ван дер Плихтом (Центр изотопных исследований университета г. Гронинген, Нидерланды).

Результаты и их обсуждение

Самый древний ископаемый комплекс происходит из отложений слоя 2 грота Уса-2 (20—40 см). Здесь были найдены полевка-экономка (42.3 %), рыжие полевки (22.2 %), темная полевка (15 %), водяная полевка (6.7 %), лесной лемминг (4 %), узкочерепная полевка (3.6 %), сибирский (3.6 %) и копытный (2.3 %) лемминги и единичные остатки полевок Миддендорфа (рис. 3).

Однообразные (в широком смысле) фауны, датируемые ранним голоценом, также известны из местонахождений гряды Чернышева (Пымва-Шор) и Приполярного Урала (Кожым-1). В слое 3 местонахождения Пымва-Шор [18] найдены лесные полевки (33.3 %), полевка-экономка (32 %), водяная полевка (12.9 %), лесной (8.8 %), копытный (4.1 %) и сибирский (4.1 %) лемминги, узкочерепная полевка (2 %), полевка Миддендорфа (0.7 %) и единичные остатки лесной мышовки.

В слое 2 грота Кожым-1 [6, 8] найдены водяная полевка (30.6 %), полевка-экономка (16.3 %), копытный (12.8 %) и сибирский (10.6 %) лемминги, узкочерепная (12.3 %) и темная (10.5 %) полевки, лесные полевки (5.5 %) и лесной лемминг (1.6 %).

По составу и структуре ископаемый комплекс из слоя 2 Уса-2 очень похож на фауну из слоя 3 местонахождения Пымва-Шор (рис. 3), который имеет возраст (8500 ± 250) лет (ГИН-9005), что соответствует середине бореального периода. Здесь также доминируют лесные и интразональные виды (44.8 и 44.9 %), а на тундровые и степные виды приходится всего 10 % [18]. В то же время он сильно отличается от ископаемой фауны слоя 2 грота Кожым-1 (рис. 3), радиоуглеродная датировка которой указывает на то, что этот комплекс сформировался в конце пребореального — начале бореального времени. По составу и структуре локальная фауна Кожым-1 имеет гипербореальный, тундростепной облик со значительным и равным участием сибирского и копытного леммингов и узкочерепной полевок (вместе 35 %) и низкой долей лесных видов (17.6 %) [6, 8].

По палинологическим данным, начало формирования рыхлых отложений грота Уса-2 (35—40 см) происходило в период, когда в растительном покрове преобладали тундроподобные кустарниковые заросли с единичными деревьями ели.

Подобная картина наблюдалась и в западной части Приполярного Урала в период позднепребореального похолодания. Растительность представляла собой травяно-кустарниковую тундру с единичными деревьями ели [5, 7, 25]. По данным разных авторов, в пребореале кустарниковая тундра заместились лесотундровыми растительными ассоциациями в форме сосново-березовых лесов с участием ели и тундростепных сообществ, но перигляциальные тундростепные элементы на севере Восточной Европы оставались частью растительности вплоть до бореала (9000 лет назад). В бореальное же время таежные леса уже полностью доминировали и занимали всю территорию севера Восточной Европы до побережья северных морей [1, 4, 13, 23, 24, 26, 27].

Таким образом, учитывая палинологическую характеристику и залегание образца под осадками с датировкой (8470 ± 45) л. н. (GrA-66466), начало формирования рыхлых отложений в основании разреза грота Уса-2 можно соотнести с поздним пребореалом.

Слой 2 грота Уса-1 (20—40 см) имеет схожие состав и структуру с локальными фаунами из слоя 2 грота Уса-2 и слоя 3 местонахождения Пымва-Шор

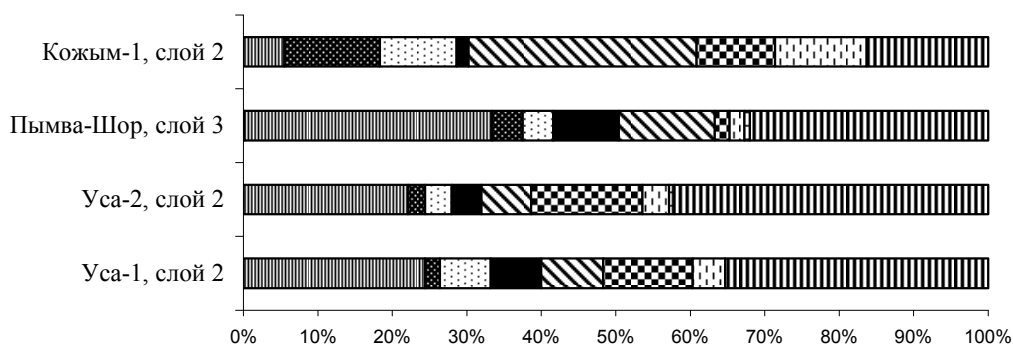


Рис. 3. Соотношение долей остатков мелких млекопитающих (в процентах) гряды Чернышева и Приполярного Урала в раннем голоцено

Fig. 3. Ratio of remains of small mammals (in percents) of Chernyshev ridge and Subpolar Urals in Early Holocene



(рис. 3). Здесь были найдены рыжие полевки (24.4 %), полевка-экономка (20.3 %), темная полевка (20 %), водяная полевка (15.3 %), лесной и сибирский лемминги (по 6.8 %), узкочерепная полевка (4.4 %), и копытный лемминг (2 %).

О возрасте слоя 2 грота Уса-1 можно судить по сходству состава и, главное, структуры его фауны с сообществами раннего голоцена из слоя 2 грота Уса-2 и слоя 3 из местонахождения Пымва-Шор, а также по положению в разрезе. Все признаки указывают на то, что он, скорее всего, сформировался в течение раннего голоцена.

В слое 1 грота Уса-1 (0—20 см) были найдены лесные полевки (55 %), лесной лемминг (12.6 %), темная полевка (12 %), полевка-экономка (11 %), водяная полевка (6.4 %) и сибирский лемминг (2,5 %).

В слое 1 грота Уса-2 (0—20 см) были найдены лесные полевки (53 %), полевка-экономка (17,9 %), водяная полевка (9,6 %), лесной лемминг (9 %), темная полевка (7.7 %) и сибирский лемминг (2.7 %).

Состав и структуры этих двух ископаемых фаун схожи между собой и с ископаемой фауной из слоя 1 грота Соколиный (Приполярный Урал), датировка которого (4540 ± 50) л. н. (GrA-66864), что соответствует раннему суббореалу. Здесь были найдены лесные полевки (63 %), темная полевка (19.7 %), лесной лемминг (5.5 %), полевка-экономка (5.3 %), водяная полевка (2.6 %), полевка Миддендорфа (2.8 %), копытный лемминг (0.4 %), узкочерепная полевка и сибирский лемминг (по 0.3 %) [16].

Учитывая, что предпочитаемыми местообитаниями таких видов, как красная и рыжие полевки, являются ельники зеленомошные и спелые еловые леса [22], доминирование этих видов в гроте Соколиный, по нашему мнению, связано с расцветом еловых лесов на Приполярном Урале в период с 9 до 4.5 тыс. лет назад [25].

По палинологическим данным, формирование слоя 1 происходило в период произрастания на территории исследований северотаежных еловых лесов со значительной примесью сосны (палинолог Ю. В. Голубева).

К сожалению, отсутствие абсолютных датировок затрудняет более точное определение времени осадконакопления кровли разреза Уса-2.

Представление о современной фауне района исследований дает комплекс остатков из погадок, собранных на территории Адакского заказника. Из них были определены 10 видов мелких млекопитающих (см. таблицу): водяная полевка (32.9 %), темная полевка (15.2 %), белка (14.6 %), полевка-экономка (12.4 %), ондатра (10.9 %), лесная полевка (8.4 %), лесной лемминг (3.2 %) и лесная мышовка (2.4 %).

В современной фауне Приполярного (рр. Кожым, р. Шугер) и Северного Урала (рр. Подчерем, Шежым) наблюдаются схожие видовой состав и экологическая структура. В местонахождении Кожым-5 [6, 8] были обнаружены темная полевка (37.6 %), водяная полевка (19.9 %), полевка-экономка (19.5 %), лесной лемминг (12.2 %), красная и рыжая полевки вместе (9.9 %), белка (0.5 %) и ондатра (0.4 %). В погадках, собранных в долине реки Шугер [6, 9], были определены полевка-экономка (40.4 %), белка (25 %), темная полевка (12.4 %), лесной лемминг (11 %), лесные полевки (6 %) и водяная полевка (4.4 %). В погадках, собранных в долине р. Подчерем, преобладают остатки водяной полевки (27 %), примерно в равных долях (по 16—18 %) представлены остатки темной полевки и белки. По 10 % приходится на остатки лесного лемминга, полевки-экономки и полевок родов *Myodes* и *Craseomys*. В местонахождении Шежым преобладают остатки белки (29.8 %), примерно в равных долях (по 8—11 %) представлены остатки водяной, темной полевок, полевки-экономки, лесного лемминга. Полевки трех видов *Myodes* и *Craseomys* вместе составили 13 % [20]. Все упомянутые виды обычны для таежной зоны всей территории севера Восточной Европы.

Выводы

В середине бореального периода на гряде Чернышева обитала таежная фауна грызунов с участием тундровых видов. В ископаемых комплексах,

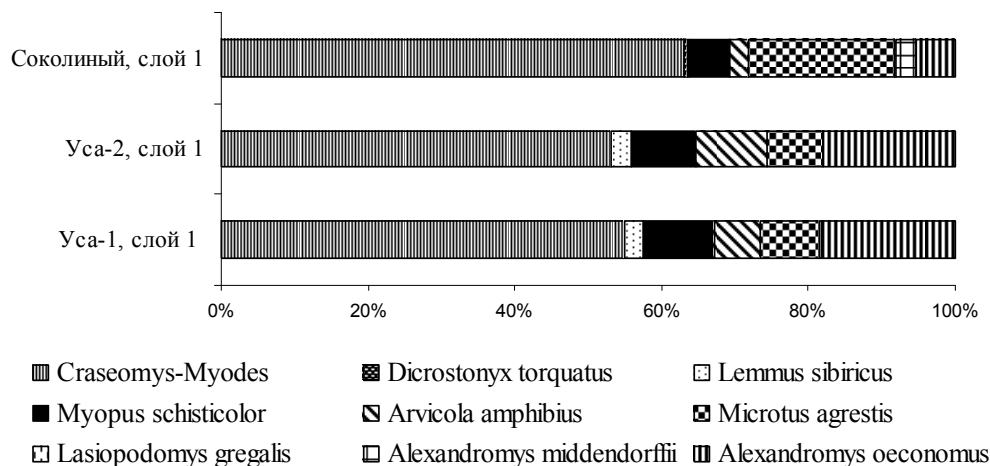


Рис. 4. Соотношение долей остатков мелких млекопитающих (в процентах) гряды Чернышева и Приполярного Урала в суббореальном периоде голоцена

Fig. 4. Ratio of remains of small mammals (in percents) of Chernyshev ridge and Subpolar Urals in the subboreal period of Holocene

датируемых этим временем, остатки лесных и интразональных видов находились примерно в равных соотношениях (по 42–49 %), а на тундровые виды приходится всего по 10–13 % от всех остатков. Палеофаунистические материалы хорошо согласуются со спорово-пыльцевыми данными, свидетельствующими о том, что к началу бореального периода произошло потепление климата, в результате которого таежные леса распространились вплоть до побережья северных морей.

К началу суббореального периода голоцена в фауне млекопитающих гряды Чернышева и Приполярного Урала практически полностью доминировали лесные виды (70–88 %), причем почти 60 % от всех остатков занимали обитатели ельников зеленомошных и сосняков, тогда как доля остатков тундровых видов составляла 2.5–3.5 %. Очевидно, это связано с расцветом еловых лесов в период с 9 до 4.5 тыс. лет назад [4, 14, 25]. Особенностью состава микротериофауны этих районов является наличие в них тундровых видов в относительно теплые бореальный и суббореальный периоды голоцена. Это может объясняться северным положением этих районов и их горным характером, определяющим разнообразие локальных местообитаний. Скорее всего, тундровые виды грызунов встречались в это время на гряде Чернышева и Приполярном Урале только в годы пиков своей численности. В настоящее время гряде Чернышева (р. Уса) занимает крайнесеверная тайга [2]. В современной микротериофауне гряды Чернышева встречены только обычные обитатели таежных лесов.

Работа выполнена по теме НИР ГР № АААА-А17-117121140081-7 и проекта Президиума УрО РАН № 18-5-5-50.

Литература

1. Арсланов Х. А., Лавров А. С., Никифорова Л. Д. О стратиграфии, геохронологии и изменениях климата среднего и позднего плейстоцена и голоцена на северо-востоке Русской равнины // Плейстоценовые оледенения Восточно-Европейской равнины. М.: Наука, 1981. С. 37–52.
2. Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.
3. Бородин А. В., Коурова Т. П., Маркова Е. А. Размерные характеристики щечных зубов лесных полевок *Clethrionomys (Craseomys) rufocanus*, *Cl. (Clethrionomys) glareolus*, *Cl. (Cl.) rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) и их использование для видовой идентификации // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 2. С. 236–244.
4. Голубева Ю. В. Климат и растительность голоцена на территории республики Коми // Литосфера. 2008. № 2. С. 124–132.
5. Голубева Ю. В., Кряжева И. В. Развитие растительных и фаунистических сообществ голоцена на Приполярном Урале (по результатам изучения осадков пещерных местонахождений Щугер и Кожым) // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы X Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода (г. Москва, 25–29 сентября 2017 г.). Москва: GEOS, 2017. С. 101–103.
6. Кряжева И. В. Мелкие млекопитающие позднего плейстоцена и голоцена Приполярного Урала: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. Сыктывкар, 2012. 18 с.
7. Кряжева И. В., Голубева Ю. В. Новые данные по пещерным отложениям бассейна р. Кожым // Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента: Мат. XXV научн. конф. Сыктывкар: Геопринт, 2016. С. 102–105.
8. Кряжева И. В., Пономарев Д. В. Микротериофауна западного склона Приполярного Урала в позднем плейстоцене и голоцене (р. Кожым) // Вестник Института геологии. 2014. № 5. С. 3–9.
9. Кряжева И. В., Пономарев Д. В., Т. ван Кольфсхотен, Х. ван дер Плихт. История формирования современных сообществ микромаммалий Приполярного Урала // Экология. 2012. № 6. С. 434–441.
10. Методическое руководство по изучению и геологической съемке четвертичных отложений. М.: Госгеолтехиздат, 1955. Ч. 2. 486 с.
11. Методическое руководство по изучению и геологической съемке четвертичных отложений. Л.: Недра, 1987. 308 с.
12. Методы изучения осадочных пород. М.: Госгеолтехиздат, 1957. Т. 2. 564 с.
13. 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.
14. Никифорова Л. Д. Изменение природной среды в голоцене на северо-востоке европейской части СССР: Дис.... канд. геогр. наук. М., 1979. 154 с.
15. Оводов Н. Д. Палеофаунистическое изучение пещер // Общие методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 102–128.
16. Пономарев Д. В. Остатки мелких млекопитающих из грота Соколиный (Приполярный Урал) // Квартер-2005: Материалы IV Всерос. совещания по изучению четвертичного периода. Сыктывкар: Геопринт, 2005. С. 334–33.
17. Смирнов Н. Г. Динамика видов и их комплексов как предмет исследований исторической экологии // Экология. 2006. № 6. С. 452–456.
18. Смирнов Н. Г., Андриичева 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: Сб. науч. тр. Екатеринбург: Екатеринбург, 1999. С. 23–60.
19. 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: Сб. науч. тр. Челябинск, 1997. С. 60–90.
20. Смирнов Н. Г., Садыкова Н. О. Источники погрешностей при фаунистических реконструкциях в четвертичной палеозоологии // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: изд. Урал. ин-та, 2003. С. 98–115.
21. Фадеева Т. В., Смирнов Н. Г. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Гошицкий, 2008. 172 с.
22. Фауна Европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Ч. 1. СПб.: Наука, 1994. 280 с.
23. Kaakinen A., Eronen M. Holocene pollen stratigraphy indicating climatic and tree line changes derived from a peat section at Ortino, in the Pechora lowland, northern Russia. The Holocene. 2000, No. 10, pp. 611–620.



24. Kremenetski C. V., Sulerzhitsky L. D., Hantemirov R. M. Holocene history of the northern range limits of some trees and shrubs in Russia. Arctic and Alpine Research. 1998, No. 30, pp. 317–333.

25. Kultti S., Völianta M., Sarmaja-Korjonen K., Solovieva N., Virtanen T., Kauppila T., Eronen M. Palaeoecological evidence of changes in vegetation and climate during the Holocene in the pre-Polar Urals, northeast European Russia. Journal of Quaternary Science. 2003, Vol. 18, pp. 503–520.

26. Velichko A. A., Andrev A. A., Klimanov V. A. Climate and vegetation dynamics in the Tundra and Forest Zone during the Late glacial and Holocene. Quaternary International. 1997, No. 41/42, pp. 71–96.

27. 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 International. 2002, No. 91, pp. 75–99.

References

1. Arslanov H. A., Lavrov A. S., Nikiforova L. D. *O stratigrafii, geohronologii i izmenenii klimata srednego i pozdnego pleistotsena i golocena na severo-vostoke Russkoj ravniny* (On stratigraphy, geochronology and climate changes in the Middle and Late Pleistocene and Holocene in the northeast of the Russian Plain). In: Pleistocene glaciations of the East European Plain. Moscow: Nauka, 1981, pp. 37–52.

2. *Atlas Komi ASSR* (Atlas of Komi ASSR). Moscow, 1964, 112 pp.

3. Borodin A. V., Kourova T. P., Markova E. A. *Razmernye karakteristiki shhechnykh zubov lesnykh polevok Clethrionomys (Crassomys) rufocanus, Cl. (Clethrionomys) glareolus, Cl. (Cl.) rutilus (Arvicolinae, Rodentia) i ih ispol'zovanie dlja vidovoy identifikacii* (Dimensional characteristics of the buccal teeth of forest voles *Clethrionomys (Crassomys) rufocanus*, *Cl. (Clethrionomys) glareolus*, *Cl. (Cl.) rutilus* (Arvicolinae, Rodentia) and their use for species identification). Zoologicheskij zhurnal, 2005, V. 84, No. 2, pp. 236–244.

4. Golubeva Yu. V. *Klimat i rastitelnost golotsena na territorii respubliky Komi* (Climate and vegetation in Holocene in Komi Republic). Litosfera, 2008, No. 2, pp. 124–132.

5. Golubeva Yu. V., Kryazheva I. V. *Razvitiye rastitel'nykh i faunisticheskikh soobshchestv golocena na Pripoljarnom Urale (po rezul'tatam izucheniya osadkov peshhernykh mestonahozhdenij Shhuger i Kozhym)* (Development of the vegetation and faunal communities of the Holocene in the Subpolar Urals (based on the results of the study of the sediments of the cave sites of Schuger and Kozhym)). In: Fundamental problems of the Quarter, the results of the study and the main directions for further research. Materials of the 10th all-Russian conference on the study of the Quaternary period (Moscow, September 25–29, 2017). Moscow: GEOS Publishing House, 2017, pp. 101–103.

6. Kryazheva I. V. *Melkie mlekopitayushchie pozdnego pleistotsena i golotsena Pripolyarnogo Urala* (Small mammals in Late Pleistocene and Holocene in Subpolar Urals). Extended abstract of PhD dissertation (geology and mineralogy). Syktyvkar, 2012, 18 pp.

7. Kryazheva I. V., Golubeva Yu. V. *Novye dannye po peshhernym otlozhenijam bassejna r. Kozhym* (New data on the cave sediments of the basin of the River Kozhym). In: Structure, substance, history of the lithosphere of the Timan-Severouralian segment. Materials of XXV conference. Syktyvkar: Geoprint, 2016, pp. 102–105.

8. Kryazheva I. V., Ponomarev D. V. *Mikroteriofauna zapadnogo sklona Pripolyarnogo Urala v pozdnem pleistotsene i golotsene (r. Kozhym)* (Microteriofauna of western slope of Subpolar Urals in Late Pleistocene and Holocene (Kozhym river)). Vestnik of Institute of geology. Syktyvkar, 2014, No. 5, pp. 3–9.

9. Kryazheva I. V., Ponomarev D. V., T. van Kol'fshoten, H. van der Pliht. *Istoriya formirovaniya sovremennykh soobshchestv mikromammalii Pripolyarnogo Urala* (History of formation of modern communities of micromammals of the Nether-Polar Urals). Russian Journal of Ecology. 2012, No. 6, pp. 434–441.

10. *Metodicheskoe rukovodstvo po izucheniyu i geologicheskoi semke chetvertichnykh otlozhenii* (Guide to study and geological survey of Quaternary deposits). Moscow: Gosgeoltekhizdat, 1955, Ch. 2, 486 pp.

11. *Metodicheskoe rukovodstvo po izucheniyu i geologicheskoi s'emke chetvertichnykh otlozhenii* (Guide to study and geological survey of Quaternary deposits). Leningrad: Nedra, 1987, 308 pp.

12. *Metody izucheniya osadochnykh porod* (methods of study of sedimentary rocks). Moscow: Gosgeoltekhizdat, 1957, V. 2, 564 pp.

13. Nikiforova L. D. *Dinamika landshaftnykh zon golotsena Severo-Vostoka Evropeiskoi chasti SSSR* (Dynamics of landscape zones of Holocene in north-western part of European USSR). In: *Razvitiye prirody territorii SSSR v pozdnem pleistotsene i golotsene* (Development of nature of USSR area in Late Pleistocene and Holocene). Moscow, Nauka, 1982, pp. 154–162.

14. Nikiforova L. D. *Izmenenie prirodnoy sredy v golocena na severo-vostoke Evropejskoj chasti SSSR* (Changes in the natural environment in the Holocene in the northeast of the European part of the USSR). PhD dissertation (geography). Moscow, 1979, 154 p.

15. Ovodov N. D. *Paleofaunisticheskoe izuchenie pescher* (Paleofaunistic study of caves). In: *Obschie metody izucheniya istorii sovremennykh ekosistem* (General methods of study of history of modern ecosystems). Moscow: Nauka, 1979, pp. 102–128.

16. Ponomarev D. V. *Ostatki melkih mlekopitajushhih iz grota Sokolinyj (Pripoljarnyj Ural)* (Remains of small mammals from the Sokoliny grotto (the Subpolar Urals)). Kvarter-2005. Materials of All-Russian conference on the study of the Quaternary. Syktyvkar: Geoprint, 2005, pp. 334–33.

17. Smirnov N. G. *Dinamika vidov i ih kompleksov kak predmet issledovaniya istoricheskoi ekologii* (Species and their complexes dynamics as object of historical ecology). Russian Journal of Ecology, 2006, No. 6, pp. 452–456.

18. Smirnov N. G., Andreicheva L. N., Korona O. M., Zinovev E. V., Golovachev I. B., Pavlov P. J., Hufthammer A.-K. *Materialy k karakteristike bioty Priural'skoj Subarktiki v goloceno-optimume* (Materials to characterize biota of the Pre-Urals Subarctic during the Holocene optimum). In: *Biota Priural'skoj Subarktiki v pozdnem pleistotsene i golocena*: collection of papers. Ekaterinburg, 1999, pp. 23–60.

19. Smirnov N. G., Golovachev I. B., Bachura O. P., Kuznetsova I. A., Cheprakov M. I. *Slozhnye sluchai opredeleniya zubov gryzunov iz otlozhenii pozdnego pleistotsena i golotsena tundrovyykh raionov Severnoi Evrazii* (Problems of determination of gnawer species from Late Pleistocene and Holocene deposits of Eurasia tundra). In: *Materialy po istorii i sovremennomu sostoyaniyu fauny severa Zapadnoi Sibiri* (Materials on history and modern state of fauna of northern Western Siberia). Chelyabinsk, 1997, pp. 60–90.

20. Smirnov N. G., Sadykova N. O. *Istochniki pogreshnosti pri faunisticheskikh rekonstruktsiyah v chetvertichnoi paleozoologii* (Sources of errors at faunistic reconstructions in Quaternary paleozoology). In: *Chetvertichnaya paleozoologiya na*



Urale (Quaternary paleozoology in Urals). Ekaterinburg, 2003, pp. 98–115.

21. Fadeeva T. V., Smirnov N. G. *Melkie mlekopitajushhie Permskogo Predural'ja v pozdnem plejstocene i golocene* (Small mammals of Perm Preurals during Late Pleistocene and Holocene), 2008, 172 pp. Goschitsky, Ekaterinburg.

22. *Fauna evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitajushchie* (Fauna of European northeast of Russia. Mammals). V. II, part 1, St. Petersburg: Nauka, 1994, 280 pp.

23. Kaakinen A., Eronen M. Holocene pollen stratigraphy indicating climatic and tree line changes derived from a peat section at Ortino, in the Pechora lowland, northern Russia. *The Holocene*. 2000, No. 10, pp. 611–620.

24. Kremenetski C. V., Sulerzhitsky L. D., Hantemirov R. M. Holocene history of the northern range limits of some trees

and shrubs in Russia. *Arctic and Alpine Research*. 1998, No. 30, pp. 317–333.

25. Kultti S., Vdirlanta M., Sarmaja-Korjonen K., Solovieva N., Virtanen T., Kauppila T., Eronen M. Palaeoecological evidence of changes in vegetation and climate during the Holocene in the pre-Polar Urals, northeast European Russia. *Journal of Quaternary Science*. 2003, V. 18, pp. 503–520.

26. Velichko A. A., Andrev A. A., Klimanov V. A. Climate and vegetation dynamics in the Tundra and Forest Zone during the Late glacial and Holocene. *Quaternary International*. 1997, No. 41–42, pp. 71–96.

27. 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 International*, 2002, No. 91, pp. 75–99.