

*На правах рукописи*



Пономарев Дмитрий Валерьевич

ГРЫЗУНЫ И БИОСТРАТИГРАФИЯ  
СРЕДНЕГО И ВЕРХНЕГО КВАРТЕРА ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

Специальность 25.00.02 Палеонтология и стратиграфия

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
доктора геолого-минералогических наук

Сыктывкар 2020

Работа выполнена в Институте геологии имени академика Н.П. Юшкина Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленном подразделении Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра "Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук".

Официальные оппоненты:

**Агаджанян Александр Карэнович**, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник ФГБУН Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН (г. Москва)

**Зыкин Владимир Сергеевич**, доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник ФГБУН Институт геологии и минералогии имени В.С. Соболева СО РАН (г. Новосибирск)

**Лаухин Станислав Алексеевич**, доктор геолого-минералогических наук, профессор ФГБОУ ВО Российский государственный геологоразведочный университет имени Серго Орджоникидзе (г. Москва)

**Ведущая организация:** Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет»

Защита состоится 24 марта 2021 г. в 14 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д 002.215.03, созданного на базе ФГБУН Геологический институт Российской академии наук, в конференц-зале.

Отзыв в двух экземплярах, оформленный в соответствии с требованиями ВАК, просим направлять по адресу: 119017, г. Москва, Пыжевский пер., д. 7, стр. 1, ГИН РАН тел. (495) 953-18-19, факс (495) 951-04-43, e-mail: [fillita@yahoo.com](mailto:fillita@yahoo.com)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИГЕМ РАН, Москва, Старомонетный переулок, д. 35 и на официальном сайте ГИН РАН: <http://ginras.ru/struct/20/10/files/Диссертация%20Пономарева.pdf>

Автореферат разослан «   » \_\_\_\_\_ 20\_\_ г.

Ученый секретарь  
диссертационного  
совета, к.г.-м.н.

Филимонова  
Татьяна Валериевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Основная часть четвертичных отложений, вскрывающихся в естественных выходах на крайнем северо-востоке Европы, сформировалась за относительно краткий интервал квартера, охватывающий 300 тыс. лет, с печорского (днепровского, МИС 8) времени до современности. Дробная хронология этого отрезка возможна только по грызунам, которые эволюционировали быстрее остальных групп фауны и имели широкое распространение. Существующая зональная биохронологическая шкала по полевым умеренных широт Восточной Европы [Вангенгейм, Тесаков, 2008] не обеспечивает высокий уровень детальности расчленения данного периода. Чтобы учесть биогеографическую специфику крайнего северо-востока Европы, интересного близостью к центрам покровных оледенений, и для детализации биохронологической схемы квартера необходимо выявление устойчивых трендов эволюционных изменений в филетических линиях, включающих таксоны родентиофауны высоких широт. По этой причине весьма актуальны исследования эволюционной морфологии массовых видов, какими являются копытный и сибирский лемминги, а также узкочерепная полевка. Особенности эволюции сибирского лемминга и узкочерепной полевки на северо-востоке Европы до сих пор слабо изучены, а в отношении копытного лемминга, в связи с появлением новых материалов, требуется корректировка существующих представлений о возрасте эволюционных стадий рода – хроновидов и внутривидовых форм.

Важной особенностью микротериофауны квартера является её развитие в очень динамичной природной среде, когда изменения климата вызывали существенные трансформации сообществ мелких растительноядных млекопитающих, тесно связанных с конкретными биотопами и ландшафтами. Поэтому исследования исторической динамики сообществ мелких млекопитающих плейстоцена и голоцена нужны для прогноза путей их развития в будущем. В настоящее время актуальность таких исследований связана с изменениями глобального климата и его влиянием на экосистемы, поскольку палеоэкологические данные являются единственным источником сведений для оценки «нормального», естественного состояния фаун, развивавшихся в изменчивой природной среде. Использование для этих целей данных по недавней плейстоцен-голоценовой истории сообществ мелких растительноядных млекопитающих, состоявших из современных видов, биология и экология которых хорошо известна, обеспечивает исключительно высокую степень точности и подробности получаемых знаний.

**Цели и задачи исследования.** Цель работы состоит в установлении основных закономерностей развития фауны грызунов на Европейском Северо-Востоке со среднего неоплейстоцена до современности и значения группы для биостратиграфии континентальных отложений квартера.

Для достижения этой цели решались следующие задачи:

- 1) Выявление особенностей изменчивости морфотипических и размерных признаков моляров трех массовых видов грызунов: копытного и сибирского леммингов и узкочерепной полевки от среднего неоплейстоцена до современности.
- 2) Поиск и обоснование критериев биостратиграфии среднего и верхнего неоплейстоцена в регионе на основе событий в морфологической эволюции копытного лемминга, сибирского лемминга и узкочерепной полевки.
- 3) Описание видового состава и экологической структуры ископаемых сообществ грызунов на разных временных отрезках с позднего неоплейстоцена до современности.
- 4) Установление особенностей пространственной дифференциации фаун мелких млекопитающих в течение их трансформации от специфических позднечетвертичных сообществ в современные зональные.

**Материал и методы исследований.** В работе использовались оригинальные материалы, полученные автором в ходе полевых работ 1996–2016 гг., а также коллекции предшественников и данные из опубликованных источников. Автором получены новые материалы из 12 пещерных местонахождений Приполярного Урала, Среднего и Южного Тимана, многие из которых многослойные. Раскопки в этих местонахождениях дали многочисленные сборы костных остатков, из которых автором определены 30 тыс. щечных зубов мелких млекопитающих. Кроме того, исследовались коллекции из 23 местонахождений со всей территории региона, хранящиеся в музее им. А. А. Чернова Института геологии им. академика Н.П. Юшкина Коми научного центра УрО РАН, собранные в 1960-80-е гг. сотрудниками этого института Б.И. Гуслицером, К. И. Исайчевым и В.А. Кочевым.

При морфологическом изучении автором было обработано 4.5 тыс. моляров грызунов. Данные по морфотипическим и размерным признакам *Lemmini* из ряда современных и неоплейстоценовых местонахождений Европы и Западной Сибири были предоставлены автору для изучения К. И. Исайчевым. Также привлекались сборы костных остатков грызунов из современных погадок хищных птиц, собранных сотрудниками ИГ Коми НЦ УрО РАН Б. И. Гуслицером, К. И. Исайчевым, В. А. Кочевым,

Н. И. Тимониным, А. Б. Юдиной в Большеземельской тундре и на хребте Пай-Хой и хранящихся в музее им. А. А. Чернова ИГ Коми НЦ РАН.

Наряду со стандартными геологическими и палеонтологическими методами, в работе применялись многомерные статистические методы, выполненные совместно с д.б.н. А. Ю. Пузаченко (ИГ РАН, г. Москва).

**Личный вклад автора в работу.** Основу работы составляют материалы исследований автора, проводившихся на протяжении 20 лет. Общая концепция диссертации, ее структура, результаты и выводы работы, положения, выносимые на защиту, являются личным вкладом автора. Автором самостоятельно проводились полевые и камеральные работы, определение костных остатков мелких млекопитающих, их морфометрическая обработка, анализ данных и обобщение результатов. В совместных исследованиях автор принимал основное участие на всех этапах работы: в постановке задач, отборе материала, в обобщении и обсуждении полученных результатов, выводах, написании публикаций, а также представлял результаты исследований на научных конференциях.

**Научная новизна.** Выявлены особенности пространственно-временной изменчивости размерных и морфотипических параметров трех массовых видов грызунов – копытного и сибирского леммингов и узкочерепной полевки. Впервые оценены возможности использования в биостратиграфии квартера региона остатков сибирских леммингов и узкочерепных полевок. Уточнены границы временного распространения хроновидов и внутривидовых форм копытных леммингов и на этой основе предложена зональная шкала биостратиграфического расчленения континентальных отложений среднего и верхнего неоплейстоцена Европейского Северо-Востока. Впервые получены данные о динамике фауны ряда интервалов и районов обширной территории Тимано-Североуральского региона и показаны пространственные зональные различия видового состава и экологической структуры сообществ грызунов на разных хроносрезках с позднего неоплейстоцена до позднего голоцена.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Стратиграфически значимым этапом в эволюции узкочерепной полевки (поздний неоплейстоцен – современность) является лайский (ранневалдайский) интервал, характеризующийся упрощенной формой первого нижнего моляра, а в эволюции сибирского лемминга (средний неоплейстоцен – современность) не проявляются устойчивые тенденции изменения коренных зубов.

2. Эволюционные изменения копытного лемминга со среднего неоплейстоцена до современности выражаются в усложнении формы жевательной поверхности первого и

второго верхних коренных зубов. Различия рисунка жевательной поверхности зубов *Dicrostonyx* из одновозрастных местонахождений одного региона свидетельствуют о параллельной эволюции зубной системы в популяциях копытных леммингов.

3. Региональная биостратиграфическая шкала среднего и верхнего квартера Европейского Северо-Востока по копытным леммингам включает семь филозон, охватывающих интервал от верхней части печорского горизонта до современности.

4. Эволюция природной среды и климата в позднем неоплейстоцене и голоцене на Европейском Северо-Востоке привела к трансформации состава и структуры микротериофауны, основной тренд которой заключался в смене трех основных типов тундроподобных сообществ (с преобладанием копытного лемминга, сибирского лемминга и с содоминированием узкочерепной полевки и одного из видов леммингов) северо-таежными ассоциациями, и сопровождался заметными зональными различиями животного населения.

**Значимость результатов исследования.** Результаты исследований раскрывают эволюционно-морфологические и эколого-фаунистические особенности процесса становления современной микротериофауны крайнего северо-востока Европы в постоянно менявшихся условиях окружающей среды. Они способствуют познанию сложных взаимосвязей климата, фауны и других компонентов наземных экосистем в недавнем геологическом прошлом, отличительной чертой которого были контрастные климатические изменения. Результаты морфологических исследований вносят вклад в изучение закономерностей филетической эволюции трех родов полевок. Предложена региональная биостратиграфическая шкала среднего и верхнего неоплейстоцена северо-востока Европы по эволюционным стадиям развития зубов копытных леммингов с детальностью, превышающей возможности стандартной зональной биохронологической схемы Восточной Европы и Западной Азии по полевам. Данная биостратиграфическая шкала позволила уточнить возраст ряда опорных разрезов неоплейстоцена региона, в которых известны местонахождения мелких млекопитающих, имеющие важное значение для стратиграфических построений в регионе. Биостратиграфические результаты исследования могут использоваться в практике стратиграфических работ на территории Тимано-Печоро-Вычегодского региона. Многие из установленных особенностей эволюции мелких млекопитающих квартера региона и их стратиграфического значения вошли в курсы «Палеонтологии» и «Основ стратиграфии», читавшихся автором на кафедрах геологии и биологии Института естественных наук Сыктывкарского государственного университета имени Питирима Сорокина на протяжении последних 15 лет.

**Апробация результатов работы.** Основные результаты работы представлялись на различных семинарах, конференциях и совещаниях: на семинарах Института геологии Коми НЦ УрО РАН, на Всероссийских совещаниях по изучению четвертичного периода (Сыктывкар, 2005; Иркутск, 2015; Москва, 2017), на Геологических съездах Республики Коми (Сыктывкар, 2004, 2009, 2014, 2019), на Всероссийской конференции с международным участием «Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих», посвященной 100-летию юбилею профессора Игоря Михайловича Громова (Санкт-Петербург, 2013), на конференции «Изучение, сохранение и использование объектов геологического наследия северных регионов (Республика Коми)» (Сыктывкар, 2007), Всероссийской научно-практической конференции «Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала» (Сыктывкар, 2010), Всероссийской научной конференции «Природное геологическое наследие европейского севера России» (Сыктывкар, 2017), на LXIV сессии Всероссийского Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2018), конференции “Quaternary Stratigraphy in Karst and Cave Sediments” (Словения, 2018).

По теме диссертации опубликовано 38 научных работ, из которых 17 – статьи в журналах, входящих в перечень ВАК, 21 – в других научных изданиях, включая статьи в сборниках и материалы конференций.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 421 странице и состоит из введения, восьми глав, заключения и списка литературы из 323 наименований (из них 107 на иностранных языках). Она содержит 141 рисунок, 56 таблиц и приложения.

Работа выполнена в лабораториях геологии кайнозоя и палеонтологии Института геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН имени академика Н. П. Юшкина. Автор сердечно признателен своим учителям в профессии Л. Н. Андреичевой, П. А. Косинцеву и Н. Г. Смирнову за ценные консультации, полезные советы и общую всестороннюю помощь на протяжении всей профессиональной деятельности. Особая благодарность выражается А. Ю. Пузаченко за помощь в статистической обработке данных и обсуждении результатов. Разнообразное содействие автору оказывали коллеги по лаборатории палеонтологии П. А. Безносков и И. В. Кряжева. Автор выражает искреннюю благодарность Й. ван дер Плихту и Т. ван Кольфсхотену (Нидерланды) за радиоуглеродное датирование. За обсуждение разных аспектов работы и ценные замечания автор признателен коллегам В. Л. Андреичеву, А. И. Антошкиной, О. П. Бачура, Ю. Б. Гладенкову, А. В. Журавлеву, Т. П. Майоровой, А. К. Марковой, Т. А. Пономаревой, В. И. Ракину, В. И. Силаеву, А. С. Тесакову, Т. Г. Шумиловой. Автор благодарен сотрудникам лабораторий палеонтологии и геологии кайнозоя ИГ ФИЦ Коми

НЦ УрО РАН Д. А. Дурягиной, Э. И. Лосевой, Е. П. Малыхиной, Т. И. Марченко-Вагаповой, Н. Н. Панюковой, Л. А. Сельковой, З. Г. Скок, Т. М. Тимошенко, Н. Н. Томиловой, а также сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН И. Б. Головачеву, Т. П. Коуровой за помощь в работе. Автор выражает признательность своим помощникам в полевых исследованиях Г. В. Бикбаевой, Г. Н. Каблису, Д. В. Камашеву, А. А. Кряжеву, А. В. Просвирниной, Л. Н. Пунеговой. Всё время работы в Институте геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН автору оказывали поддержку директора института Н. П. Юшкин, А. М. Асхабов и И. Н. Бурцев.

Работа выполнялась в рамках тем НИР и при поддержке: гранта NWO-РФФИ 047.017.041 (проект The COllapse of the Mammoth Steppe ECosystem), РФФИ № 12-04-00165, 15-04-03882, а также Программ фундаментальных исследований Президиума РАН и УрО РАН.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### **1. История исследований микротериофауны неоплейстоцена и голоцена Европейского Северо-Востока**

Глава содержит сведения об истории исследований фауны мелких растительноядных млекопитающих плейстоцена и голоцена крайнего северо-востока Европы. Отмечается, что история изучения связана с именами четырех специалистов, которые внесли основной вклад в исследование четвертичных млекопитающих региона – Б. И. Гуслицера, К. И. Исайчева, В. А. Кочева и Н. Г. Смирнова.

В заключении главы указывается, что, несмотря на очень высокий уровень исследований предшественников, в познании многих аспектов четвертичной истории развития фауны микромаммалий Тимано-Печоро-Вычегодского региона остаются пробелы, на заполнение которых и нацелена настоящая работа. Так, в оценках возраста многих опорных аллювиальных местонахождений, использовавшихся для обоснования стратиграфической схемы региона, среди палеозоологов и геологов нет единства во мнениях [Гуслицер, Исайчев, 1980; Гуслицер, 1981; Лосева и др., 1991; Кочев, 1993; Смирнов и др., 1997; Смирнов, 1999; Андреичева, 2002]. Недоверие к радиоуглеродным датировкам приводит к удревнению возраста ряда позднеплейстоценовых ориктоценозов [Кочев, 1993], что было показано Н. Г. Смирновым [1996]. Опора на морфологию леммингов без учета геологических данных ведет в ряде случаев к омоложению возраста местонахождений [Смирнов, 1999], с чем не соглашаются геологи [Андреичева, 2002]. До настоящего времени оставались неизученными вопросы варьирования качественных (видовой состав) и количественных (экологическая структура) параметров микротериофауны в разных частях обширного региона, каким является крайний северо-



восток Европы, и в интервалы с разным климатом. Основной упор в изучении морфологических особенностей делался на копытного лемминга, тогда как исследованию изменчивости двух других массовых видов в регионе – сибирского лемминга и узкочерепной полевки уделялось гораздо меньше внимания. Кроме того, новые надежно датированные материалы и по копытному леммингу вынуждают серьезно скорректировать возраст эволюционных стадий рода – хроновидов и внутривидовых форм и уточнить критерии биостратиграфического расчленения среднего и верхнего неоплейстоцена.

## **2. Краткие сведения о строении четвертичных отложений**

В главе приводятся сведения о стратиграфии четвертичных отложений на северо-востоке европейской части России и дается сопоставление горизонтов региональной стратиграфической схемы Тимано-Печоро-Вычегодского региона [Решение 2-го Межведомственного..., 1986] с подразделениями межрегиональной стратиграфической схемы Восточно-Европейской платформы. Печорский ледниковый горизонт = днепровский (МИС 8), родионовский межледниковый горизонт = шкловский (МИС 7), вычегодский ледниковый горизонт = московский (МИС 6), сулинский межледниковый = мезинский (микулинский) (МИС 5e), лайский = подпорожский (ранневалдайский) (МИС 5d-a-4), бызовской = ленинградский (средневалдайский) (МИС 3), полярный = осташковский (поздневалдайский) (МИС 2).

## **3. История растительности и климата в неоплейстоцене и голоцене на Европейском Северо-Востоке**

Глава содержит реконструкции растительности и климата, а также информацию о хронологии, границах и направлениях ледниковых покровов на территории региона с разной степенью детальности от раннего неоплейстоцена до современности.

## **4. Методы исследований**

Изучение разрезов местонахождений при проведении полевых работ, раскопки и извлечение остатков мелких млекопитающих осуществлялись по стандартным методикам. При описании морфологии моляров грызунов использовалась терминология, предложенная А. Дж. ван дер Мюленом [1973]. Общая длина и ширина зуба измерялись по стандартной схеме. Морфологически сходные и труднодиагностируемые виды полевок – Миддендорфа и темной разделялись нами по методике, описанной Н.Г. Смирновым с

соавторами [1997]. Моляры трех видов родов *Craseomys* и *Myodes* идентифицировались согласно методу, предложенному А.В. Бородиным с соавторами [2005].

Для описания морфологии Lemmini, копытных леммингов и узкочерепной полевки использовались особые измерения или подсчет частот морфотипов, описания которых для удобства приводятся в Главе 6. Размеры и морфотипические особенности измерялись только у моляров взрослых животных.

Морфологическое изучение изменчивости размерных и морфотипических признаков важнейших групп грызунов – Lemmini, копытных леммингов и узкочерепной полевки, а также палеофаунистические исследования проводились совместно с д.б.н. А.Ю. Пузаченко (ИГ РАН, г. Москва). А.Ю. Пузаченко выполнил статистическую обработку данных и принимал участие в обсуждении результатов исследований. Многомерные статистические методы использовались как для анализа частот фенотипов при изучении морфологии, так и при фаунистических исследованиях. Этот подход позволяет редуцировать множественные переменные, которыми являются размерные и морфотипические признаки объектов, до нескольких виртуальных переменных («макропеременных», «основных факторов»), которые определяют распределение выборок в многомерном пространстве.

Применяя многомерные статистические методы к фаунистическим исследованиям, исходили из того, что сами сообщества являются сложными объектами, структура которых сформирована под воздействием большого числа природных факторов в разных соотношениях и среди этих факторов зачастую трудно выделить решающие, особенно если это касается экосистем, не имеющих современных природных аналогов, таких как плейстоценовые «мамонтные» степи (тундро-степи). Локальные сообщества могут быть описаны через варьирование их признаков, которыми выступают частоты остатков входящих в них видов. Физический смысл факторов («макропеременных») не всегда очевиден и может быть в какой-то степени «угадан» эмпирическим путем на основе опыта исследователя и понимания им основных биологических свойств видов и параметров окружающей среды. Для исключения субъективности в интерпретации физического смысла факторов рассчитывались коэффициенты корреляции макропеременных – осей многомерного шкалирования (МШ) и главных компонент с глобальной температурой, географическими координатами и радиоуглеродными датировками.

Между всеми выборками определяли фенетические дистанции (MMD – mean measure of divergence) [Hartman, 1980], после чего матрица MMD обрабатывалась методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS – non-metric multidimensional scaling) [Kruskal, 1964; Davison, Jones, 1983; James, McCulloch, 1990]. Дистанции между

выборками в евклидовом пространстве, которое задавали оси NMDS, использовали для построения классификационных (NJ) деревьев [Saitou, Nei, 1987].

Следует отметить такую существенную особенность данных, как различия между выборками по количеству материала. Некоторые выборки представлены одним или полутора десятков измерений, в то время как другие насчитывают серии более ста измерений. Это существенно влияет на надежность результатов работы (например, значений средней меры дистанции между выборками, MMD). По-видимому, малыми объемами выборок объясняются нетипичные характеристики ряда выборок (например, морфотипика копытных леммингов из бурого суглинка А Медвежьей пещеры, Седью-1 и Курьядора).

Изменение состава микротиерофауны в пространстве и времени анализировалось по общему количеству щечных зубов. Различные виды мелких млекопитающих в зависимости от их доли в составе ориктоценоза объединялись в пять групп [Малеева, 1983; Смирнов, 1990]: 1) очень многочисленные (30% и более); 2) многочисленные (от 10 до 29.9%); 3) обычные (1–9.9%); 4) редкие (0.2–0.9%); 5) очень редкие (менее 0.2%).

Радиоуглеродные датировки калибровали в компьютерной программе «Calib» (<http://calib.org/calib/>), используя шкалу intcal09 [Reimer et al., 2009].

## **5. Местонахождения ископаемых остатков четвертичных мелких млекопитающих Европейского Северо-Востока**

Приводятся подробные описания, включающие информацию о геологическом строении, тафономические детали, результаты радиоизотопного датирования, сведения о видовом составе комплексов остатков и сохранности ископаемого материала 20 пещерных многослойных и 19 аллювиальных местонахождений, а также двух местонахождений неясного генезиса – Пымвашора и Курьядора (Рисунок 1). Отложения Пымвашора демонстрируют черты, характерные как для склоновых процессов, так и для осадконакопления в пещерах. Костные остатки в местонахождении Курьядор найдены в отложениях периодически осушаемого озера, наличие ископаемых нор в костеносном слое позволяет предположить, что ископаемые остатки млекопитающих могут быть не синхронны вмещающей породе.

В первой части главы подробно анализируются особенности тафономических процессов с детальным обзором разнообразных абиотических и биотических факторов, определяющих выборочность накопления костных остатков, что имеет особое значение при анализе материала из пещерных местонахождений, а также приводятся сведения о подходах к оценке сохранности костных остатков.

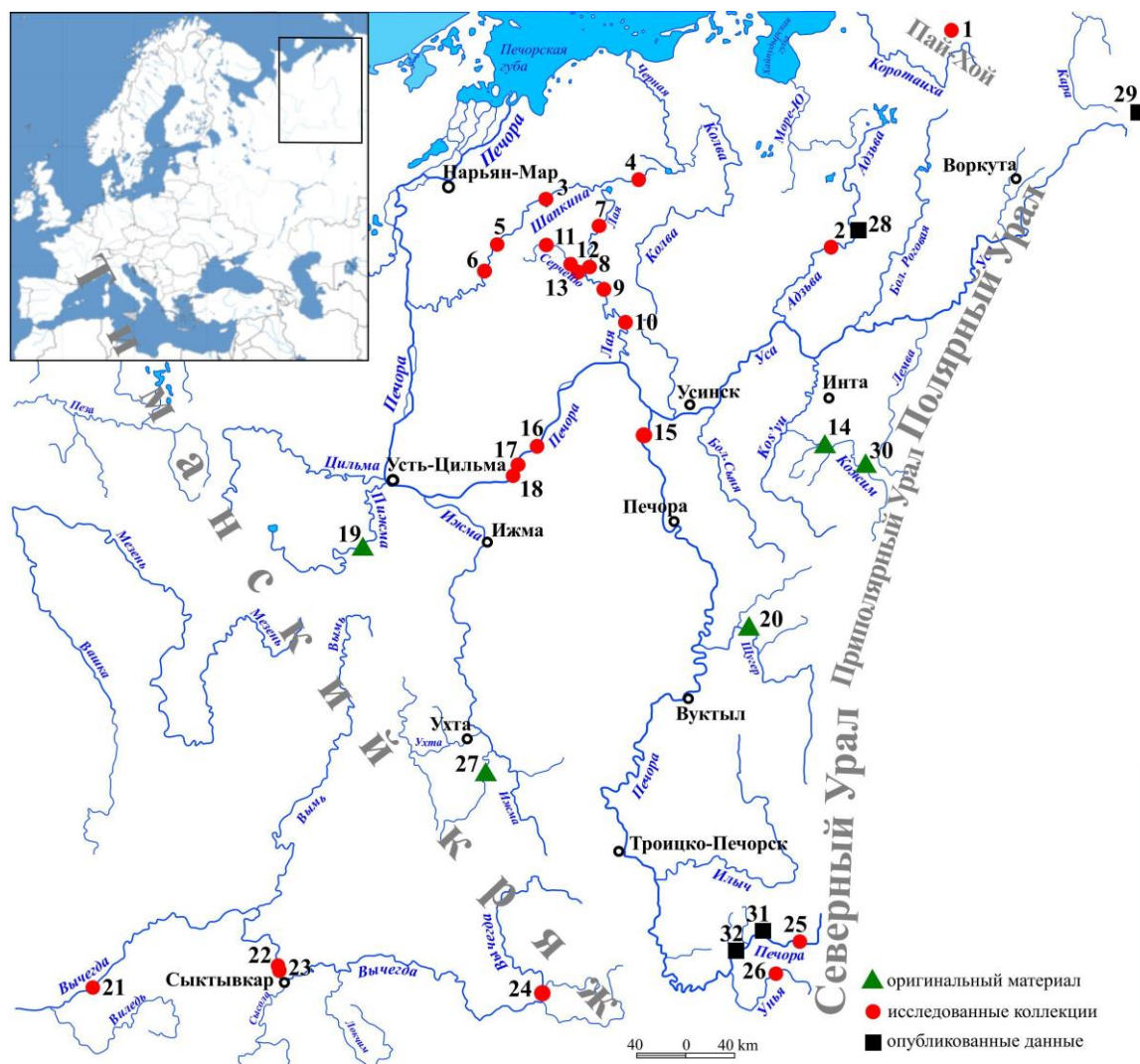


Рисунок 1 – Схематическая карта местонахождений костных остатков мелких млекопитающих северо-востока Европы.

1 – Пай-Хой, совр.; 2 – Адзьва, совр.; 3 – Шапкина, совр.; 4 – Шапкина-1; 5 – Шапкина-3; 6 – Шапкина-4; 7 – Лая-2; 8 – Лая-3; 9 – Лая-5; 10 – Лая-4; 11 – Серчейю-1; 12 – Серчейю -3; 13 – Серчейю -4, 5, 6; 14 – Кожим-1, 2; 15 – Акись; 16 – Нижний Двойник; 17 – Кипиево; 18 – Чулей; 19 – Пижма-1, 3, 4; 20 – Щугер-1, 2, 4, 5; 21 – Рябово, 22 – Гавриловка; 23 – Большая Слуда; 24 – Курьядор; 25 – Студеная и Медвежья пещеры; 26 – Уньинская пещера; 27 – Седью-1, 2; 28 – Пымвашор; 29 – Зверобой, Янгапа-Пэ-3, 4, Наун-Пэ; 30 – Соколиный; 31 – Шежим; 32 – Пихтовка.

Отмечается, что в настоящее время даже детальные характеристики сложного и многоступенчатого процесса формирования основных типов местонахождений от танатоценоза до вторичного ориктоценоза могут считаться достаточно точно установленными. Вторичные ориктоценозы, естественно, характеризуются худшей

сохранностью остатков, чем пещерные, из-за их транспортировки. Однако нельзя согласиться с мнением, в явном или неявном виде высказываемом многими геологами о том, что практически все остатки млекопитающих в аллювиальных толщах переотложены. Огромный практический опыт, накопленный зоологами-четвертичниками и обобщенный в данной работе, показывает, что в вертикальном распределении ископаемых фаун (в конкретных разрезах или же в обобщенном разрезе) прослеживается четкая закономерность в соответствии с фундаментальными принципами стратиграфии – Хаксли-Смита, Сулави-Смита. Очевидная суть этих закономерностей заключается в том, что нижележащие ископаемые явно древнее, примитивнее, чем комплексы из вышележащих пород. Как отмечалось многими коллегами, случаи переотложения, смешения разновозрастных остатков достаточно легко выявляются, в том числе и методами, рассмотренными в работе, а основная сложность заключается в том, чтобы разделить остатки из смешанного комплекса. По нашему мнению, в рассматриваемых в работе местонахождениях переотложение было незначительным и не оказывало существенного влияния на состав ископаемых комплексов остатков. Подтверждением тому служат результаты специальной оценки сохранности костных остатков грызунов, проведенной В.А. Кочевым [1993], и наши собственные заключения о сохранности ископаемого материала из аллювиальных местонахождений.

Наличие многочисленных искажений, определяющих отличия ориктоценоза от биоценоза, приводит к тому, что при анализе состава и структуры разновозрастных комплексов тафономические различия могут скрывать характерные особенности сообществ, вызванные естественной пространственно-временной динамикой климата и ландшафтов. Представляется, что выработать методику для надежного отделения одного от другого пока невозможно в принципе, и решающее значение в данном случае приобретает исследовательский опыт.

## **6. Особенности морфологии грызунов неоплейстоцена Европейского Северо-Востока**

Для большинства видов, за исключением копытных леммингов, видов трибы Lemmini и узкочерепной полевки, приводятся краткие палеонтологические описания.

Список видов включает:

Отряд Rodentia Bowdich, 1821  
Семейство Sciuridae Fischer, 1817  
Подсемейство Pteromyinae Brandt, 1855  
Род *Pteromys* G. Cuvier, 1800  
*Pteromys volans* Linnaeus, 1758  
Подсемейство Sciurinae s. str.  
Род *Sciurus* Linnaeus, 1758

*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758  
Подсемейство Marmotinae Pоcock, 1923 (1820)  
Род *Tamias* Illiger, 1811  
*Tamias (Eutamias) sibiricus* Laxmann, 1769  
Семейство Sminthidae Brandt, 1855  
Род *Sicista* Gray, 1827  
*Sicista betulina* Pallas, 1779

Семейство Cricetidae Fischer, 1817  
 Подсемейство Arvicolinae Gray, 1821  
 Триба Lemmini Gray, 1825 (Miller, 1896)  
 Род *Myopus* Miller, 1910  
*Myopus schisticolor* Lilljeborg, 1844  
 Род *Lemmus* Link, 1795  
*Lemmus (Lemmus) sibiricus* Kerr, 1792  
 Триба Dicrostonychini Kretzoi, 1955  
 Род *Dicrostonyx* Gloger, 1841  
*D. simplicior* Fejfar, 1966  
*D. gullielmi* Sandford, 1870  
*D. torquatus* Pallas, 1778  
 Триба Myodini Kretzoi, 1955  
*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846  
*Myodes glareolus* Schreber, 1780  
*Myodes rutilus* Pallas, 1779

Триба Arvicolini s. str.  
 Род *Arvicola* Lacépède, 1799  
*Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758  
 Группа родов «*Microtus*»  
 Род *Microtus* Schrank, 1798  
 Подрод *Stenocranius* Kastschenko, 1901.  
*Microtus (Stenocranius) gregalis* Pallas, 1779  
*Microtus (Agricola) agrestis* Linnaeus, 1761)  
 Группа «*oeconomus*»  
 Род *Alexandromys* Ognev, 1914  
*Alexandromys* (gr. «*oeconomus*») *oeconomus* Pallas, 1776  
*Alexandromys* (gr. «*mongolicus*») *middendorffii* Poljakov, 1881

Основные морфологические исследования на оригинальном и литературном сравнительном материале проводились для трех массовых таксонов грызунов – леммингов Lemmini, узкочерепной полевки и видов в роде *Dicrostonyx*.

### Лемминги – триба Lemmini

Изучение морфотипических особенностей моляров леммингов проводилось на основании подсчета частот встречаемости морфотипов [Ponomarev et al., 2015]. Всего по рисунку жевательной поверхности моляров были выделены 24 морфотипа (Рисунок 2). Все выборки сравнивались по частотам морфотипов с применением многомерных статистических методов. Исследования распределения частот морфотипов Lemmini позволили установить ряд важных особенностей изменчивости рисунка жевательной поверхности моляров. Так, были выявлены морфотипические различия коренных зубов (в основном M3 и m1) между родами *Myopus* и *Lemmus*, которые имеют важное значение для палеофаунистической практики – родовой диагностики ископаемых остатков Lemmini (Рисунок 3). В частности, M3 с плоской задней лопастью (морфотипы M3-7– M3-10) (Рисунок 2), типичной для *Myopus*, не были найдены среди зубов настоящих леммингов. Однако, учитывая малые размеры выборок *Myopus* (не более 20 особей), а также довольно субъективный характер выделения морф, необходимы дальнейшие исследования для того, чтобы показать насколько полезными могут оказаться выявленные особенности для родовой идентификации ископаемых материалов.

В рамках реализации цели настоящей работы наибольший интерес представляют результаты сравнения популяций сибирского лемминга разного геологического возраста. При этом, однако, следует учитывать их относительно невысокую надежность из-за крайне малых объемов ископаемых выборок, в особенности средненеоплейстоценовых, а также вследствие возможной примеси зубов *Myopus* в древних материалах, которую, к сожалению, нельзя исключить.

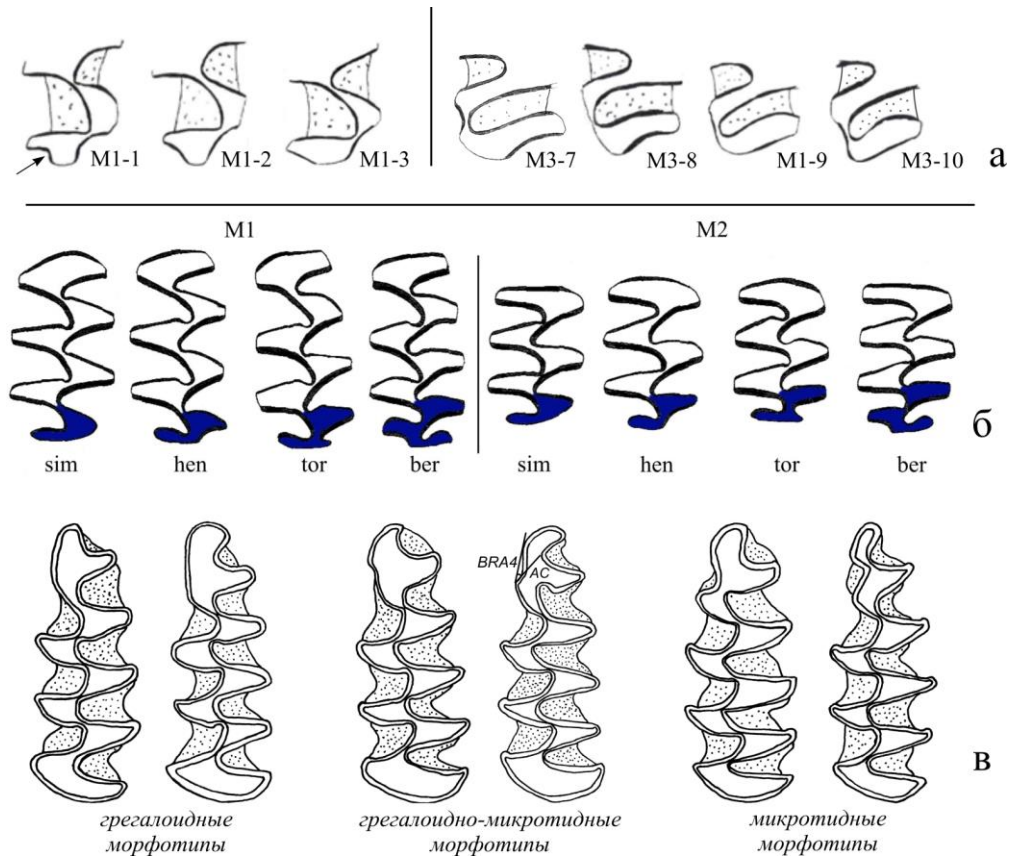


Рисунок 2 – Морфотипы моляров настоящих леммингов (а), копытных леммингов (б) и узкочерепной полевки (в). Для настоящих леммингов приведены только три морфотипа М1 и четыре морфотипа М3 (всего 24 морфотипа были выделены на всех зубах). sim – simplicior, hen – henseli, tor – torquatus, ber – beringius [Смирнов и др., 1986]. Для узкочерепной полевки показана схема измерения угла BRA4 на антерокониде (AC) m1 [Смирнов и др., 1990]. BRA – buccal re-entrant angle (буккальный входящий угол), AC – anterior cap (антероконид, передняя непарная петля) [van der Meulen, 1973].

Современные, поздне- и среднелепистоценовые выборки *L. sibiricus* отличаются друг от друга по частотам фенотипов первого нижнего и второго верхнего моляров (Рисунок 3). Морфотипы, более многочисленные у среднеплейстоценовых леммингов, имеют более просто устроенную жевательную поверхность, а для зубов современных животных, наоборот, характерен усложненный рисунок. Такое направление усложнения зубов совпадает с генеральным трендом в эволюции леммингов и других полевок и рассматривается как приспособление к более эффективной переработке растительных кормов [Громов, Поляков, 1977; Абрамсон, 1993; Агаджанян, 2009 и др.].

Таксономический ранг различий, выявленных по набору морфотипов между современными популяциями норвежского лемминга и между разновозрастными выборками сибирского лемминга, невелик. Следует учитывать недостаточность одного

морфологического описания зубов для такой оценки, а также морфологическую и генетическую полиморфность сибирского лемминга [Абрамсон, 2007].

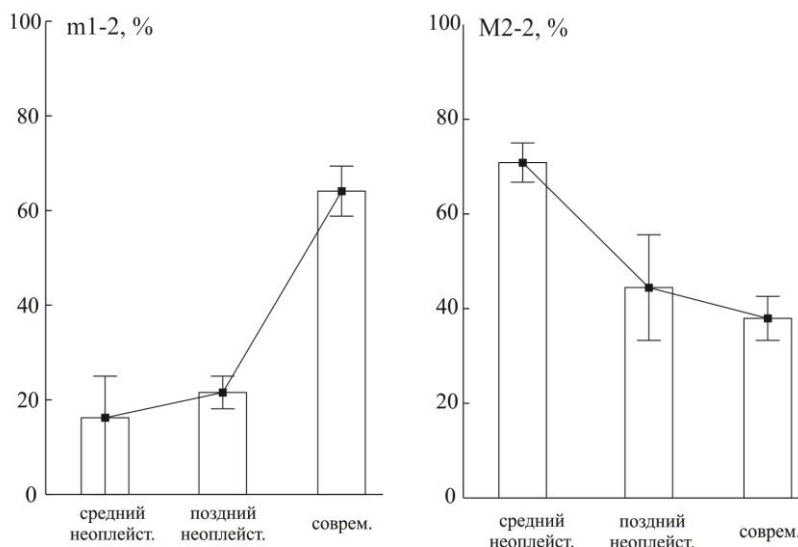


Рисунок 3 – Изменения частот встречаемости морфотипов m1-2 и M2-2 в выборках зубов сибирского лемминга (предполагая, что в ископаемых материалах нет остатков *Myopus*).

Масштаб различий между выборками сравнивали с уровнем дифференциации, наблюдаемым между современными «полувидами»: норвежским и сибирским леммингами по значениям фенетических дистанций (MMD). Судя по значениям средней меры дивергенции среднеплейстоценовые выборки *L. sibiricus* отличаются от современных сильнее (0.132 – 0.403 MMD), чем два современных вида рода *Lemmus* (0.006 – 0.128), но примерно в той же степени, что и современные популяции *Myopus* (0.15 – 0.382). Лемминги позднего неоплейстоцена отличны и от современных (0.076 – 0.373) и от более древних (0.079 – 0.132) в меньшей степени. Таким образом, между выборками сибирского лемминга разного геологического возраста наблюдаются определенные незначительные различия морфотипических характеристик нескольких коренных зубов. Хотя устойчивость во времени этих эволюционных изменений, к сожалению, на ограниченном материале данной работы пока доказать невозможно, вероятны некоторые перспективы использования выявленных закономерностей в биостратиграфии в будущем.

#### Узкочерепная полевка – *Microtus (Stenocranius) gregalis* Pallas, 1779

Исследовались размерные (длина и ширина) и морфотипические особенности строения первого нижнего коренного зуба узкочерепной полевки [Ponomarev, Puzachenko, 2017]. В эволюции узкочерепных полевок на протяжении плейстоцена наблюдается не



всегда отчетливый тренд усложнения жевательной поверхности параконидного отдела первого нижнего коренного зуба, заключающийся в увеличении доли продвинутых, сложных морфотипов и уменьшения архаичных, простых морф [Малеева, 1977; Громов, Поляков, 1977; Рековец, 1978, 1985, 1994; Большаков и др., 1980; Зажигин, 1980; Nadachowski, 1982; Смирнов и др, 1986; Смирнов и др., 1990; Маркова, 1986; Кочев, 1993; Смирнов, 1996; Головачев и др., 2001; Бородин, 2009 и др.]. Морфотипы различались по глубине наружного (буккального) входящего угла BRA4 параконида m1 (Рисунок 2), который измерялся по схеме, предложенной Н.Г. Смирновым с соавторами [1990]. В трех морфотипах выделялись морфотипические классы – по два класса в грегалоидном и грегалоидно-микротидном морфотипах и четыре класса в микротидном морфотипе.

Статистический анализ данных с применением многомерных методов показал, что варьирование всех морфологических признаков описывается двумя осями многомерного шкалирования (МШ), первая из которых (D1) содержит информацию об изменчивости угла BRA4, а вторая (D2) – об общих размерах m1. Так, ось D1 коррелирует с частотами морф m2-m4 (коэффициенты корреляции  $r=0.45-0.86$ ), а ось D2 – с длиной и шириной зуба ( $r$  соответственно 0.83 и 0.86). Это говорит о том, что форма антероконидного отдела и его размеры варьируют независимо друг от друга. Интересно отметить, что ось D1 не коррелирует с возрастом местонахождений ( $r=-0.15$ ), т.е. у исследованных позднеплейстоценовых популяций не обнаруживается устойчивого временного тренда изменчивости формы антероконида. Ни первая координата морфопространства D1, ни встречаемость отдельных морфотипов не коррелируют с температурной переменной – T,  $\delta^{18}\text{O}$ , что свидетельствует о слабом потенциальном влиянии климатического фактора на встречаемость морфотипов. По набору морфотипов m1 большая часть современных и ископаемых выборок отличаются слабо, т.к. выборки с относительно высокими частотами «архаичных» или «продвинутых» морфотипов и их классов встречаются на протяжении всего рассматриваемого временного интервала. Исключение составляют местонахождения Лая-2 и Серчейю-4, в которых доля зубов грегалоидного морфотипа составляет выше 50%, тогда как во всех остальных она не превышает 25% (Рисунок 4). Высокая доля зубов простого строения свидетельствует об относительной древности этих местонахождений, датируемых лайским интервалом (ранним валдаем).

Что касается размерных признаков m1, то для выборок крайнего северо-востока Европы характерны в среднем меньшие размеры зуба у позднеплейстоценовых животных по сравнению с современными (Рисунок 5).

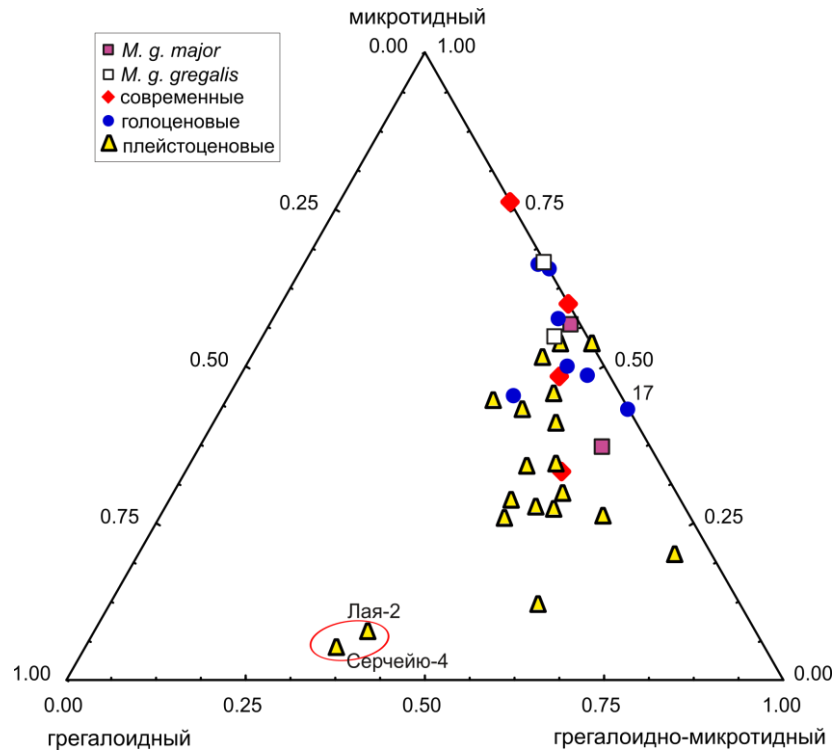


Рисунок 4 – Распределение выборок по пропорциям трех морфотипов *m1*. Значения в долях единицы. Данные по местонахождениям Красный Камень, Янгана-Пэ, Наун-Пэ, Паюта, Ямал, 430а км, Пымвашор, Камышловский и Бреды взяты из работы И.Б. Головачева с соавторами [2001].

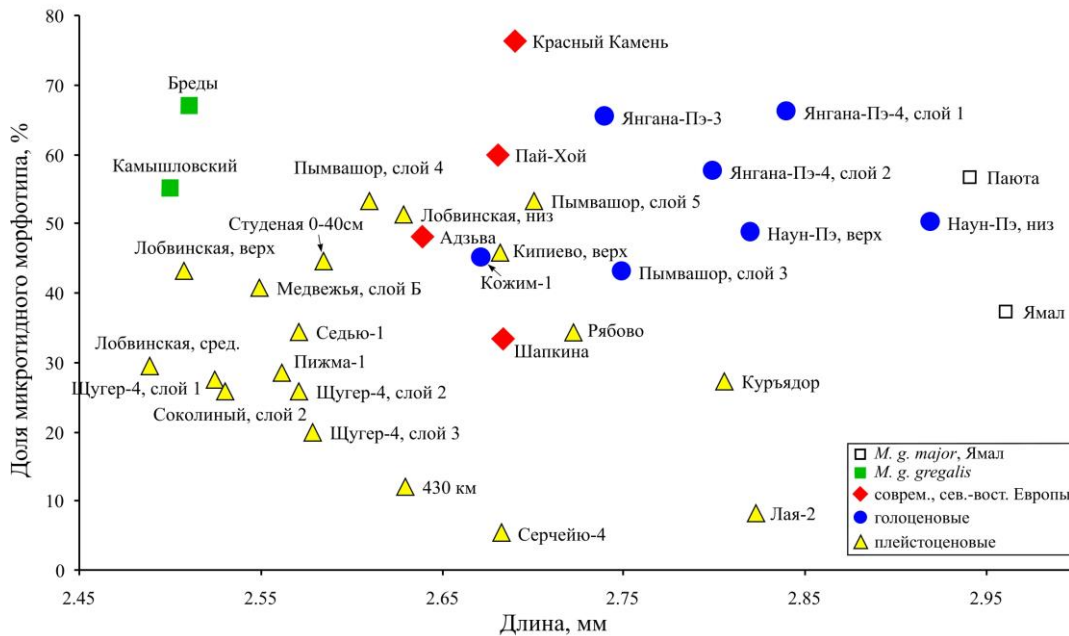


Рисунок 5 – Размерные и морфотипические характеристики первых нижних моляров позднеплейстоценовых, голоценовых и современных *M. gregalis*. Данные по местонахождениям Красный Камень, Янгана-Пэ, Наун-Пэ, Паюта, Ямал, 430а км, Пымвашор, Камышловский и Бреды взяты из работы И.Б. Головачева с соавторами [2001].

Однако, относительно крупные размеры (длина) зубов, не соответствующие этому тренду, обнаружены во многих позднеплейстоценовых местонахождениях (Курьядор, Кипиево, Рябово, Пымвашор, Кожим-1, Лая-2 и Серчейю-4). Индекс зуба W/L (отношение ширины к длине) со временем изменялся незначительно (среднее значение W/L=35.9%, диапазон варьирования – 34.7 – 37.4%).

### Копытные лемминги – род *Dicrostonyx*

Установление видовых диагнозов без привлечения массового материала по изменчивости морфотипических характеристик коренных зубов при первоописании видов привело к тому, что установились разные точки зрения на систематику ископаемых копытных леммингов. В данной работе отражена распространенная точка зрения [Агаджанян, 1973, 1976; Sutcliffe, Kowalski, 1976; Nadachowski, 1982; Смирнов и др., 1997], которую можно представить следующим образом: среднеплейстоценовых леммингов относят к виду *D. simplicior*, позднеплейстоценовых – к виду *D. gulielmi*, а современных – к *D. torquatus*.

Характер преобразований зубной системы в роде *Dicrostonyx* хорошо известен [Агаджанян, 1973, 1976; Зажигин, 1976, 2003; Громов, Поляков, 1977; Кочев, 1984, 1993; Смирнов, Большаков, 1985; Смирнов и др., 1986, 1997; Nadachowski, 1982 и др.]. Он заключается в надстройке дополнительных элементов на коренных зубах, что обеспечивает лучшее перетирание корма в процессе специализации группы к питанию грубыми растительными кормами. Степень развития нового элемента в данной работе измеряли количественным способом по методике, разработанной В.А. Кочевым [1984] и Н.Г. Смирновым с соавторами [1997], которая была изменена для лучшей, по нашему мнению, оценки сложных зубов морфотипа *torquatus* [Ponomarev, Puzachenko, 2015]. Выделялись морфотипы *simplicior*, *henseli*, *torquatus* (Рисунок 2), а внутри них – классы морфотипов. Общее число морфотипических классов составило 18: 5 *simplicior* (s1–5), 5 *henseli* (h1–5), 8 *torquatus* (t1–8).

Использовалась схема классификации выборок по соотношению трех морфотипов: *simplicior*, *henseli*, *torquatus*, основанная на типизации зубных систем, предложенной Н.Г. Смирновым с соавторами [1997]. По степени доминирования одного-двух из трех морфотипов М1 и М2 все возможное многообразие соотношений фенотипов сводится к ясным стадиям развития зубной системы, сменяющим друг друга по степени сложности – уменьшения доли «архаичных», возрастания доли «продвинутых» морфотипов. Все выборки относились к одному из видов: *Dicrostonyx simplicior*, *D. gulielmi* или *D. torquatus*. В пределах каждого вида были выделены по три морфы, а кроме видов различались еще и промежуточные, переходные формы неуказанного таксономического

ранга. Эти переходные формы имели наименования, состоящие из двух видовых названий: первое – по морфологическому сходству с наиболее близким видом, а второе – по следующему наиболее близкому виду (Рисунок 6).

Известно, что у копытных леммингов выделение эволюционных стадий наиболее надежно по строению M1 и M2 [Агаджанян, 1973, 1976; Зажигин, 1976; Громов, Поляков, 1977; Кочев, 1983, 1993; Смирнов, Большаков, 1985; Смирнов и др., 1986, 1997], в то время как для других моляров характерна более высокая индивидуальная изменчивость, скрывающая межвидовые различия. Поэтому именно на этих зубах, в основном, строились филогенетические построения, и на их изучение были направлены усилия предшественников и автора данной работы, что обусловлено не только фактическими закономерностями эволюции группы, но и соображениями удобства, часто незаслуженно отвергаемыми [Мейен, 1989]. Представляется, что изучение морфотипики жевательной поверхности всех зубов, а не только первого и второго верхних моляров, оправдано для местонахождений раннеднепровского возраста и древнее. В частности, важным признаком для разделения ранне- и среднеплейстоценовых форм выступает строение m3 [Зажигин, 2003]. В материалах из среднеплейстоценовых местонахождений крайнего северо-востока Европы присутствуют только сложные варианты строения m3, за исключением одного зуба простого строения (против 10 сложных) в Шапкина-4 (всего во всех местонахождениях среднего неоплейстоцена найдены 57 m3).

В процессе морфологической эволюции зубная система копытных леммингов крайнего северо-востока Европы направленно изменялась, и к настоящему времени возможно описать несколько этапов этого процесса со среднего неоплейстоцена до современности. Некоторые из этих этапов включают несколько стадий развития и представлены не одной, а рядом схожих морф (Рисунок 7). Используя модель Н.Г. Смирнова с соавторами [1997], эволюционные изменения представлялись в виде смен стадий развития зубной системы, выделяемых по соотношению морфотипов на M1 и M2.

В среднем неоплейстоцене выделяются три стадии развития зубной системы, представленные морфами: *D. simplicior* морфа 2 (Гавриловка, Большая Слуда, Акись, Лая-4), *D. simplicior* морфа 3 (Серчейю-1, Лая-3) и *D. ex gr. simplicior-guilielmi* (Шапкина-4, Чулей, нижний горизонт Кипиево). Эти эволюционные стадии отвечают соответственно позднепечорскому (позднеднепровскому, МИС 8), родионовскому (шкловскому, МИС 7) и ранневычегодскому (раннемосковскому, МИС 6) интервалам.

Позднеплейстоценовые и раннеголоценовые комплексы остатков объединяются в две группы, моляры в которых представлены несколькими морфами. В первую группу можно включить выборки с зубами 2 и 3 морф *D. guilielmi* (Серчейю-3, 4, 5, 6, Шапкина-3,

Рябово, Нижний Двойник, Кипиево-2 верх, Лая-2). Учитывая различия в морфологии остатков копытных леммингов, местонахождения с молярами этих двух морф, скорее всего, не вполне синхронны, а сформировались в разные эпизоды среднего и раннего валдая. Недавно были опубликованы результаты палеогенетического изучения (по цитохрому *b* мтДНК) моляров леммингов морфы 2 *D. gulielmi* из верхнего горизонта Кипиево [Palkoroulou et al., 2016]. Согласно этим данным, лемминги из этого местонахождения принадлежат хронологически дискретной генетической линии ЕА3, носители которой существовали в интервале с 32 до 23 тыс. календарных лет. Учитывая палеогенетические данные, можно утверждать, что лемминги морфы 2 *D. gulielmi* обитали в регионе как минимум до 32 тыс., а как максимум – до 23 тыс. календарных лет назад.

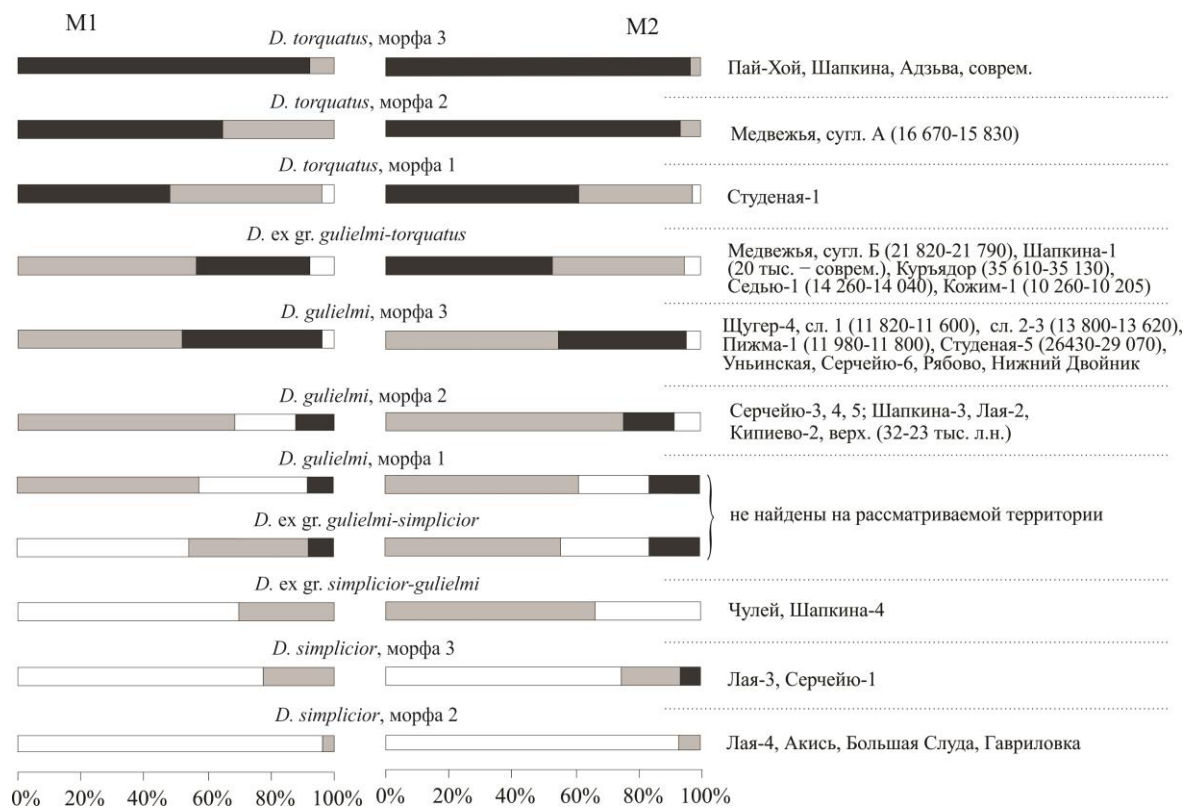


Рисунок 6 – Стадии развития зубной системы *Dicrostonyx*, определяемые по соотношению морфотипов М1 и М2 [Смирнов и др., 1997], и местонахождения, в которых были найдены остатки животных соответствующего эволюционного уровня. Три морфы выделяются внутри каждого из трёх хроновидов (*D. simplicior*, *D. gulielmi*, и *D. torquatus*), а также промежуточные формы неопределённого таксономического статуса. Морфотип *simplicior* показан белым, *henseli* серым, *torquatus* чёрным цветом. Интервал калиброванных радиоуглеродных датировок приводится для некоторых местонахождений. Для верхнего горизонта Кипиево и Шапкина-1 указан предполагаемый временной диапазон по палеогенетическим данным [Palkoroulou et al., 2016].

В местонахождениях Лая-2 и Серчейю-4 кроме остатков копытного лемминга были найдены моляры узкочерепной полевки. Форма жевательной поверхности первых нижних зубов *M. gregalis* из этих местонахождений более простая, архаичная, по сравнению со всеми другими позднеплейстоценовыми узкочерепными полевыми регионами [Ропомарев, Рuzachenko, 2017]. Среди m1 полевок из Лая-2 и Серчейю-4 наблюдается высокая (выше 50 %) доля грегалоидного морфотипа, тогда как в остальных местонахождениях она не превышает 25 %. На этом основании можно предполагать, что местонахождения Серчейю-4 и Лая-2 древнее остальных позднеплейстоценовых местонахождений и, скорее всего, сформировались в раннем валдае (МИС 5d-a-4). Интервал обитания леммингов морфы 2 *D. gulielmi* составляет, таким образом, от примерно 100 до 32–23 тыс. кал. лет.

Вторая группа представлена материалами поздневалдайских (полярных) местонахождений, для которой характерна относительно высокая изменчивость морфотипических показателей входящих в нее выборок. Большая часть этих местонахождений датирована по  $^{14}\text{C}$ , поэтому их поздневалдайский и раннеголоценовый возраст (в широком смысле, примерно от 29 до 10 тыс. кал. лет назад) не вызывает сомнений. Надо отметить, что в этом относительно коротком интервале времени представлены существенно разные стадии развития – от морфы 3 *D. gulielmi* до морфы 1 *D. torquatus*. Для большинства выборок среди обоих моляров характерно преобладание зубов морфотипа *henseli*, на втором месте *torquatus*. Примечательно, что материалы работы не демонстрируют явного преобладания более продвинутых моляров в молодых местонахождениях по сравнению с более древними. Наоборот, более древние комплексы иногда имеют немного более продвинутую морфологию. Например, моляры из Пижмы-1 датированные 11 900 кал. л.н. имеют более архаичное строение, чем зубы из горизонта бурого суглинка Б Медвежьей пещеры, которые древнее их на 10000 лет (21 800 кал. л.н.). Это говорит о том, что морфотипическая изменчивость, по крайней мере, на данном этапе эволюции зубной системы, очень велика, и имеет мозаичный характер, т.к. даже в пределах одного, хоть и довольно крупного региона наблюдается относительно высокое разнообразие морфотипов в близких по возрасту выборках. В отдельную группу входят современные выборки, характеризующиеся резким преобладанием зубов морфотипа *torquatus* и представленные морфой 3 *D. torquatus*.

Наиболее важным выводом из анализа этих материалов является то, что стадии развития зубной системы не строго последовательно сменяют друг друга во времени. В определенные интервалы одновременно сосуществовали лемминги с довольно различающейся морфологией зубов. Это явление хорошо заметно при анализе материалов,

датированных радиоуглеродным методом, когда в пределах региона наблюдается относительно большое разнообразие морфотипов в сравнительно одновозрастных выборках. Существенные различия рисунка жевательной поверхности зубной системы копытных леммингов из одновозрастных местонахождений, наблюдаемые в пределах одного региона, свидетельствует в пользу параллельной, мозаичной эволюции зубной системы. По-видимому, это объясняется, среди прочего, и пространственно-этологической структурой популяций копытных леммингов (наличие семейных групп), которая влияет на филогеографическую структуру популяций вида [Абрамсон, 2007]. Кроме того, эта особенность может объясняться наличием рефугиумов, где долгое время обитали лемминги с простым строением зубов.

## **7. Биостратиграфия среднего и верхнего неоплейстоцена Европейского Северо-Востока по грызунам**

Основным содержанием данной главы являются формализация биостратиграфического значения копытных леммингов в виде стратиграфических единиц, оценка возраста четвертичных отложений региона по грызунам в разрезах местонахождений и взаимопроверка биостратиграфического метода всем комплексом доступных стратиграфических данных.

Предлагается в среднем и верхнем неоплейстоцене выделять филозоны (зоны родословной), устанавливаемые на основании стадий эволюции зубной системы копытных леммингов, как уровней в пределах эволюционной тенденции. При этом филозоны удобно именовать так же, как и стадии зубной системы по примеру Н. Г. Смирнова и др. [1997], как морфы неопределенного таксономического ранга в пределах видов *D. simplicior*, *D. gulielmi* и *D. torquatus* и промежуточные переходные морфы между видами. Выделяемые зоны являются, очевидно, региональными, но их масштаб установить более точно пока невозможно, т.к. для этого требуется провести гораздо более широкое исследование. Что касается смыкаемости зон, то в тех случаях, когда имеется обширный одновозрастный хорошо датированный материал, как для позднего неоплейстоцена, то выявляется несмыкаемость зон, являющаяся следствием мозаичного характера эволюции копытных леммингов. Однако, следует отметить в целом относительно незначительный масштаб перекрывания эволюционных стадий развития и, соответственно, филозон. В целом, вопрос смыкаемости зон остается пока полностью нерешенным. Предлагаемый вариант выделения филозон по копытному леммингу и сопоставление их с основными стратиграфическими подразделениями приводится на Рисунке 8.

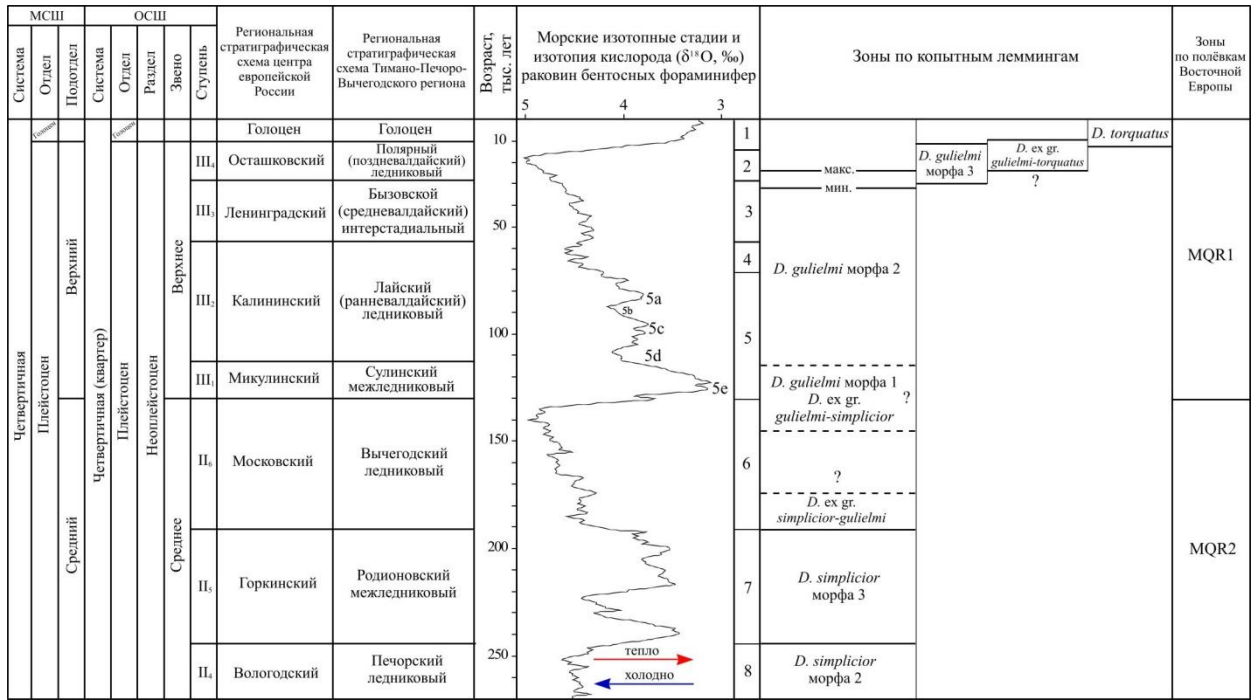


Рисунок 8 – Сопоставление Международной [по Cohen, Gibbard, 2011] и Общей [Постановления ..., 2008] стратиграфических схем квартера, горизонтов региональной стратиграфической схемы четвертичных отложений северо-востока Европы [Решение..., 1986] с региональными горизонтами центра европейской России [Постановления..., 2002], динамикой климата по данным изотопии кислорода в раковинах бентосных фораминифер и морскими изотопными стадиями [Lisiecki, Raymo, 2005], биохронологическими зонами по полевкам Восточной Европы [Вангенгейм, Тесаков, 2008] и филозонами по копытным леммингам. Пунктирная линия – предполагаемая граница. Мин., макс. – минимальная и максимальная граница данной зоны в регионе.

На Европейском Северо-Востоке России фауны грызунов среднего неоплейстоцена выявлены в стратиграфическом интервале между двумя моренными горизонтами: печорским и вычегодским. Эволюционный уровень моляров леммингов хорошо сопоставляется с оценками возраста морен, установленных по литологическим признакам, а в бассейне р. Шапкиной и термолюминесцентными датировками [Андреичева, 2007]. По соотношению морфотипов *simplicior* и *henseli* на M1 и M2 все ископаемые комплексы подразделены на три группы, которым соответствуют три стадии развития зубной системы, представленные морфами: *D. simplicior* морфа 2 (Гавриловка, Большая Слуда, Акись, Лая-4), *D. simplicior* морфа 3 (Серчейю-1, Лая-3) и *D. ex gr. simplicior-guillemi* (Шапкина-4, Чулей, нижний горизонт Кипиево). Эти эволюционные стадии, на основе которых выделяются филозоны, отвечают соответственно позднепечорскому (МИС 8), родионовскому (МИС 7) и ранневычегодскому (МИС 6) интервалам. С учетом



расположения местонахождений в высоких широтах палинологические данные свидетельствуют о высокой вероятности существования в регионе лемминговых фаун в родионовское время.

Для поздневычегодского (позднемосковского) интервала, по-видимому, характерны лемминги с молярами стадий *D. gulielmi* морфа 1 и/или *D. ex gr. gulielmi-simplicior*, которые не представлены в ископаемой летописи региона. Возможно также, что обе эти стадии или одна из них были пройдены в теплое сулинское (микулинское) межледниковье (МИС 5e), когда произошло сильное сокращение ареала и численности популяций [Смирнов и др., 1997].

Возрастные оценки поздненеоплейстоценовых стадий развития зубной системы копытного лемминга проверяются палеогенетическими данными, радиоуглеродными датировками и морфологией m1 узкочерепной полевки. Рассмотрение всех этих признаков позволяет уточнить относительный возраст большинства местонахождений, за исключением Серчейю-3, 5, 6 и Шапкина-3, которые датируются широким валдайским интервалом (МИС 5d-a-2). Так, местонахождение Нижний Двойник сформировалось, скорее всего, в последний ледниковый максимум; Рябово – в полярное время (МИС 2) или позднеледниковье; Шапкина-1 – в полярный интервал или, что более вероятно, позднеледниковье (последние 20 тыс. лет по палеогенетическим данным) [Palkoroulou et al., 2016]. Ранневалдайский (лайский) (МИС 5d-a-4) возраст можно предполагать только для двух местонахождений – Лаи-2 и Серчейю-4, где это предположение строится на морфологии моляров не только копытного лемминга, но и узкочерепной полевки (доля зубов грегалоидного морфотипа около 50%). Возраст пещерных местонахождений: Кожим-1, 2; Пижма-1, 3, 4; Щугер-1, 2, 4, 5, Студеная и Медвежья пещеры, Седью-1, 2; Соколиный надёжно установлен радиоуглеродными датировками, а ископаемый комплекс Курьядора, вероятно, моложе вмещающей породы и датируется последним ледниковым максимумом.

В верхнем неоплейстоцене и голоцене выделяются следующие филозоны по копытным леммингам: *D. gulielmi* морфа 2 (лайский – бызовской горизонты, МИС 5d-a-3), *D. gulielmi* морфа 3 (конец бызовского времени – позднеледниковье), *D. ex gr. gulielmi-torquatus* (последний ледниковый максимум–позднеледниковье), *D. torquatus* (голоцен–современность). Кроме того, установлено биостратиграфическое значение остатков узкочерепной полевки, по эволюционному развитию первого нижнего моляра которой различаются лайский и более поздние интервалы позднего неоплейстоцена. Так, ранневалдайские полевки отличаются высокой (более 50%) долей первых нижних коренных зубов архаичного, грегалоидного морфотипа, тогда как для всех средне-

поздневалдайских (МИС 3-2) и современных узкочерепных полевок характерна невысокая (менее 25%) доля грегалоидного морфотипа среди m1.

Таким образом, в пределах биостратиграфических зон Восточной Европы по полёвкам MQR 1 и 2 предложена более дробная схема среднего и верхнего квартала региона на основе выделения филозон по стадиям эволюционного развития зубов в роде *Dicrostonyx*, а также у вида *Microtus gregalis* по морфологии m1. Благодаря исключительно высокой скорости эволюции копытных леммингов и, в значительно меньшей степени, узкочерепной полёвки данная биостратиграфическая схема превосходит по степени детальности зональную шкалу по млекопитающим (Рисунок 8).

### **8. Развитие фауны грызунов Европейского Северо-Востока в среднем и позднем неоплейстоцене и голоцене**

В главе рассматривается история развития фауны мелких млекопитающих Европейского Северо-Востока России со среднего неоплейстоцена до современности. Приводятся подробные сведения об экологических и биологических свойствах современных видов микромаммалий, выделяются группы видов по биотопической и зональной приуроченности, предпочитаемым кормам, по отношению к основным климатическим факторам – температуре и влажности, а также детально обсуждается возможная эволюция экологических свойств видов. Несмотря на прямолинейность такого рода суждений, без надежных свидетельств противного, принимается, что экологические свойства видов за время со среднего неоплейстоцена не изменились. Динамика видов и видовых комплексов рассматривается совместно с изменениями климата и ландшафтов.

На массовом материале из пещерных местонахождений показано, что в истории фауны растительноядных мелких млекопитающих крайнего северо-востока Европы в позднем неоплейстоцене выделяются три основных типа фауны – с преобладанием копытного лемминга, сибирского лемминга и фауны с содоминированием узкочерепной полёвки и одного из видов леммингов. Сообщества с доминированием копытного лемминга (74 – 90% остатков всех видов) сопоставляются с интервалом максимума последнего оледенения (Рисунок 9, локальные фауны 20 и 21). Фауны с преобладанием сибирского лемминга (до 62% остатков всех видов) соотносятся с эпизодами климата, схожего с условиями современной влажной моховой тундры. Это сообщества бызовского времени, периода дегляциации (позднеледниковья), бёллинга-аллерёда, позднего голоцена и современной арктической тундры (Рисунок 9; 18, 22). Фауны с явным доминированием узкочерепной полёвки, как на Среднем или Южном Урале или в Пермском Предуралье, на территории региона не известны. Третий основной тип фауны представлен сообществами,

где узкочерепная полевка выступает одним из содоминантов (30% остатков всех видов). Такие фауны существовали в периоды с относительно мягким, но сухим климатом, например, в позднеледниковье, в бёллинг-аллерёде, в позднем дриасе (Рисунок 9; 13, 14, 16, 17, 19). Лесные сообщества преобладают в голоцене современной таежной зоны (Рисунок 9; 2 – 5). В оптимумы голоцена в фауне тундры доминировали лесные виды (Рисунок 9; 6 – 9). Находки остатков тундровых видов в позднеголоценовой фауне на севере таежной зоны могут свидетельствовать о том, что такие виды, как копытный лемминг и узкочерепная полевка в отдельные годы встречались на севере лесной зоны. Их остатки найдены в слоях местонахождений Пижма-1, Щугер-2, Кожим-2. Для радиоуглеродного датирования этих остатков пока недостаточно материала.

Многомерные статистические методы применяли для анализа динамики локальных микротириофаун, датированных по  $^{14}\text{C}$  [Ponomarev et al., 2013]. В разных вариантах анализа были выявлены 4 или 5 главных факторов (макропеременных), описывающих от 98% варьирования частот встречаемости видов.

Самой значимой при этом является первая компонента (E1, K1, PC1), отражающая связь состава и структуры локальных фаун мелких млекопитающих с глобальной температурой и географической долготой. Остальные виртуальные переменные несут информацию о географическом положении сообществ, не связанном с динамикой температуры или коррелируют с частотами встречаемости отдельных видов.

Главный тренд фаунистической динамики, описываемый основными факторами статистической модели, заключался в переходе от фаун холодных открытых пространств к сообществам таежного типа, который произошел в раннем голоцене, на фоне глобального потепления климата в начале голоцена. Отклонения от этой тенденции связаны, в основном, с географическим положением того или иного местонахождения. Интересно отметить необычную зональность, возникающую в направлении «запад – восток», что связано с региональным влиянием Уральских гор, способствовавших сохранению относительно богатых фаун в экстремально холодные климатические интервалы за счет наличия большого количества локальных местообитаний.

Классификация местонахождений на основе многомерного анализа показала, что они группируются в три основных кластера: 1 – местонахождения голоценового возраста, 2 – плейстоценовые местонахождения, относящиеся к экстремально холодному интервалу, 3 – плейстоценовые местонахождения, относящиеся к периодам с более мягким климатом (все тундроподобные фауны). Основные временные тренды динамики сообществ оказались сильно (от 50% до 65 %) скоррелированными с динамикой глобальной температуры.

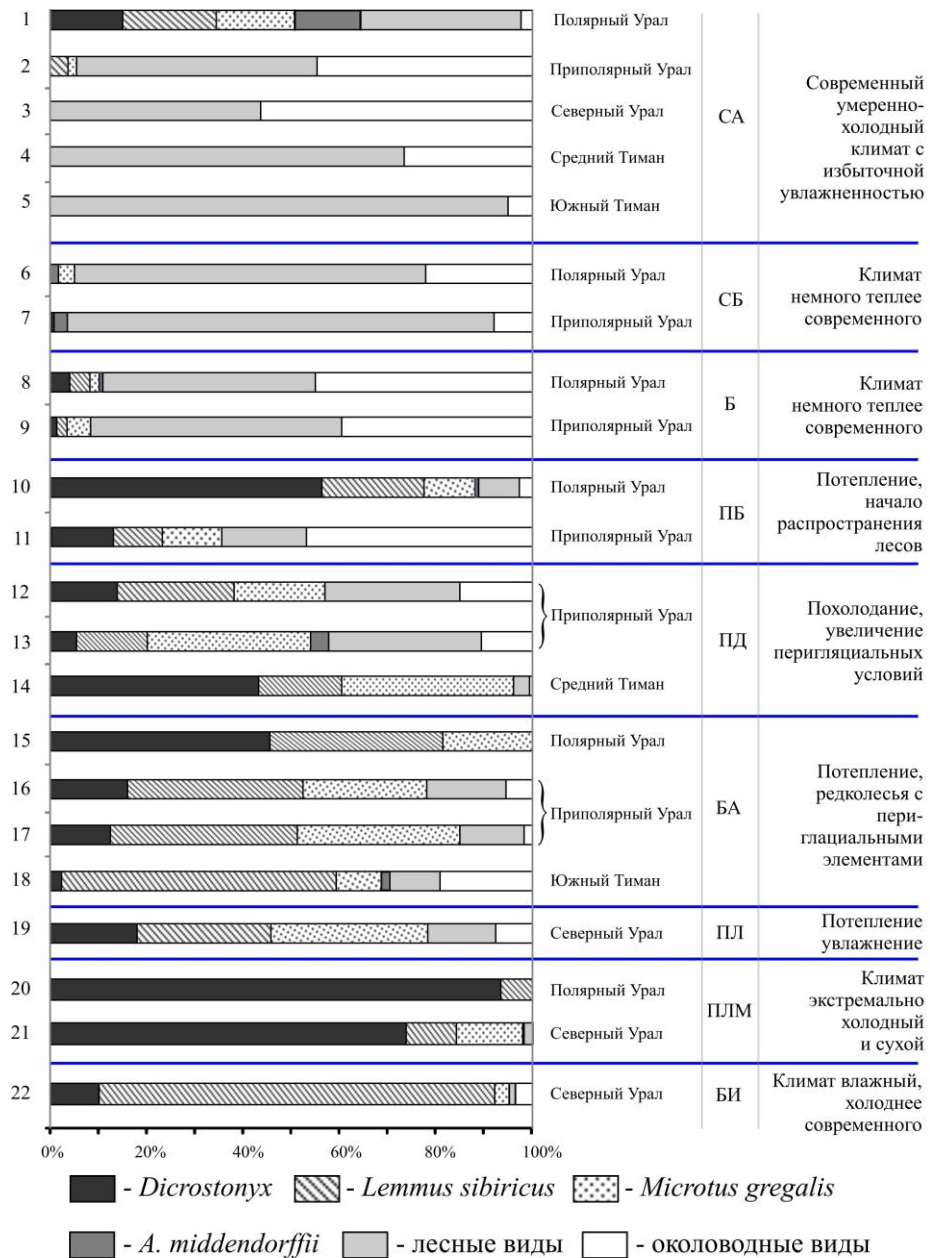


Рисунок 9 – Соотношение остатков грызунов в местонахождениях позднего неоплейстоцена и голоцена. БИ – бызовской интерстадиал, ПЛМ – последний ледниковый максимум, ПЛ – позднеледниковье (дегляциация), БА – бёллинг-аллеред, ПД – поздний дриас, ПБ – пребореал, Б – бореал, СБ – суббореал, СА – субатлантик.

1 – Зверобой, слой 1 [Golovachov, Smirnov, 2009]; 2 – Щугер-2; 3 – Пихтовка [Смирнов, Садыкова, 2003]; 4 – Пижма-1, слой 2; 5 – Седью-2, слой 1; 6 – Зверобой, слой 4 [Golovachov, Smirnov, 2009]; 7 – Соколиный, слой 1; 8 – Пымвашор, слой 3 [Golovachov, Smirnov, 2009]; 9 – Кожим-1, слой 1; 10 – Пымвашор, слой 4 [Golovachov, Smirnov, 2009]; 11 – Кожим-1, слой 2; 12 – Щугер-4, слой 1; 13 – Соколиный, слой 2; 14 – Пижма-1, слой 5; 15 – Пымвашор, слой 5 [Golovachov, Smirnov, 2009]; 16 – Щугер-4, слой 2; 17 – Соколиный, слой 3; 18 – Седью-1; 19 – Медвежья пещера, бурый суглинок А [Кочев, 1993]; 20 – Пымвашор, слой 6 [Golovachov, Smirnov, 2009]; 21 – Медвежья пещера, бурый суглинок Б [Кочев, 1993], 22 – нижняя часть разреза навеса Студеного [Кочев, 1993].

Самые значимые события в истории развития природной среды и климата на северо-востоке Европы – это экстремальное похолодание последнего ледникового максимума и голоценовое потепление. С этими событиями связаны основные переломные моменты в истории фауны грызунов. Так, наиболее сильная трансформация эволюционного масштаба состояла в смене доминирующей группы видов, характерных для мамонтовой степи: узкочерепной полевки, копытного и сибирского леммингов, на лесные виды. Эта крупная трансформация в регионе произошла между пребореалом и бореалом около 9000  $^{14}\text{C}$  лет назад.

Изменения меньшего масштаба происходили при переходе от бызовского интерстадиала к последнему ледниковому максимуму и затем от максимума холода к позднеледниковью и заключались в смене доминантов с сибирского лемминга на копытного лемминга и с копытного лемминга на содоминирование копытного лемминга и узкочерепной полевки на большей части региона. Эти преобразования произошли около 25 тыс лет назад и от 20 тыс. до 12 000 лет назад. Сравнение динамики фаун крупных и мелких млекопитающих северо–востока Европы на протяжении последних 35 000 лет выявило синхронность и однонаправленность реакций двух групп фауны на климатические изменения [Ponomarev et al., 2013].

В зональном отношении Европейский Северо-Восток существенно отличается от более южных территорий. Граница между фаунами региона (условно субарктического) и заметно отличающимися более южными фаунами проходит примерно по 60° с.ш. Южнее этого рубежа в позднем плейстоцене встречаются такие виды, которые не известны севернее: пеструшка, хомячок, хомяк, суслик. Если основной тренд в изучаемом регионе заключался в смене тундровых ассоциаций на северо-таежные, то уже на территории Среднего Урала динамика фауны была значительно более сложной за счет присутствия в составе животного населения степных видов, некоторые из которых сохранялись там вплоть до исторического периода [Смирнов и др., 2014; Изварин, 2017].

В пределах северо-востока Европы (севернее 60° с.ш.) также наблюдаются заметные зональные различия животного населения на протяжении позднего неоплейстоцена и голоцена. Они связаны как с распространением видов, так и со структурой сообществ. Различия в соотношении зональных групп фауны и доминантов среди тундровой группы видов ярко проявляются на материалах, характеризующих фауны позднеледниковья и позднего голоцена Северного, Приполярного и Полярного Урала (Рисунок 9). Так, заметна более высокая доля остатков тундровых видов (включая узкочерепную полевку) в разные отрезки рассматриваемого интервала на Полярном Урале. В группе тундровых видов с

севера на юг существенно меняется соотношение остатков с резкого преобладания копытного лемминга в северной части, на содоминирование копытного лемминга и двух других видов южнее – на Приполярном и Северном Урале. И в позднем неоплейстоцене и в позднем голоцене наиболее резко различия проявляются на границе между современными зонами тундры и тайги, которая наиболее отчетливо заметна на материалах из местонахождений Полярного и Приполярного Урала.

Многомерные статистические методы применялись к анализу не только динамики видовых комплексов, но и динамики видов [Ponomarev et al., 2013]. По этим данным все виды мелких млекопитающих можно разделить на те, динамика которых обусловлена в основном изменениями глобальной температуры и те, в динамике которых существенную роль играют и другие факторы. Признаком сильной связи с температурой выступает корреляция встречаемости остатков видов с основными факторами многомерной модели, которые, в свою очередь, показывают высокую корреляцию с изменениями глобальной температуры. К первой группе видов относятся *Dicrostonyx* ( $r = 0.82 - 0.97$ ), *Craseomys rufocanus* ( $r = 0.83 - 0.93$ ), *Myopus schisticolor* ( $r = 0.72 - 0.9$ ), *Arvicola terrestris* ( $r = 0.62 - 0.79$ ), *Alexandromys oeconomus* ( $r = 0.78 - 0.84$ ), *Microtus agrestis* ( $r = 0.87 - 0.9$ ), *Myodes* ex gr. *rutilus-glareolus* ( $r = 0.83 - 0.91$ ). Среди видов второй группы встречаются как обычные, так и относительно редкие виды: узкочерепная полевка ( $r = 0.18 - 0.41$ ), сибирский лемминг ( $r = 0.22 - 0.24$ ), пищуха ( $r = 0.04 - 0.12$ ). Для таких видов в качестве ведущих специфических факторов можно было бы предполагать не внешние по отношению к биологической системе факторы, такие, как температура, а внутренние, имманентные ей самой, например, изменения в самой структуре экосистемы, трансформации взаимоотношений между видами (конкуренция) и т.п. Однако, наиболее вероятным объяснением является действие такого климатического параметра, как влажность. На это указывает тот факт, что в число видов второй группы попали виды-индикаторы условий влажности: виды сухих степных местообитаний – серый хомячок, пищуха, узкочерепная полевка, а также сибирский лемминг, как вид, тесно связанный с влажными моховыми местообитаниями.

### Заключение

Исследование изменчивости размерных и морфотипических признаков коренных зубов *Lemmini* позволило выявить ряд особенностей изученных выборок представителей трибы. Установлены размерные и морфотипические различия между родами *Myopus* и *Lemmus*, которые можно использовать для диагностики остатков этих родов из четвертичных местонахождений региона. По размерам и пропорциям ископаемых зубов средне-, позднеплейстоценовые и современные сибирские лемминги северо-востока

европейской части России не отличаются друг от друга. Установлено определенное своеобразие морфотипических характеристик средне-, позднеплейстоценовых и современных сибирских леммингов региона. Выявлены морфотипические различия между географически разобщенными современными популяциями норвежского лемминга.

У узкочерепных полевок северо-востока Европы на фоне высокого разнообразия морфотипов *m1* не выявлены устойчивые временные тренды в соотношениях «архаичных» грегалоидных и «продвинутых» микротидных морфотипов *m1* для последних 50-45 тыс. лет. Лайский (ранневалдайский) этап эволюции формы первого нижнего коренного зуба характеризуется высокой долей архаичных зубов грегалоидного морфотипа (более 50%). Установлено, что форма антероноида и размеры *m1* варьировали независимо друг от друга. Размеры первого нижнего моляра полевок из позднеплейстоценовых местонахождений в среднем меньше, чем у современных, но варьируют в широких пределах.

История морфотипических изменений формы жевательной поверхности первого и второго коренных зубов копытных леммингов описана в терминах стадий развития зубной системы. Применение данной схемы является удобным способом описания морфологических преобразований в роде *Dicrostonyx* для среднего и позднего плейстоцена.

Установлено, что стадии развития зубной системы средне-позднеплейстоценовых и современных копытных леммингов в регионе не всегда последовательно сменяли друг друга, а часто одновременно сосуществовали популяции, находящиеся на разных стадиях. Существенные различия рисунка жевательной поверхности зубной системы *Dicrostonyx* из одновозрастных местонахождений, наблюдаемые в пределах одного региона, свидетельствуют о мозаичном характере морфотипической изменчивости и относительно параллельной эволюции зубной системы в популяциях копытных леммингов.

На основе эволюционных изменений копытных леммингов на северо-востоке европейской части России выделяются семь филогон в среднем и верхнем квартале от верхнепечорского горизонта до современности: *D. simplicior* морфа 2 (верхнепечорский горизонт, МИС 8), *D. simplicior* морфа 3 (родионовский горизонт, МИС 7), *D. ex gr. simplicior-guilielmi* (верхневычегодский горизонт, МИС 6), *D. guilielmi* морфа 2 (лайский – бызовской горизонты, МИС 5-3), *D. guilielmi* морфа 3 (конец бызовского интервала – позднеледниковье), *D. ex gr. guilielmi-torquatus* (последний ледниковый максимум – позднеледниковье), *D. torquatus* (голоцен–современность). По эволюционному уровню

моляров узкочерепной полевки различаются лайский (ранневалдайский) и более поздние интервалы позднего неоплейстоцена.

Основной тренд динамики фауны грызунов с позднего неоплейстоцена до современности заключался в переходе фаун холодных открытых пространств к фаунам таежного типа в раннем голоцене вследствие потепления климата. В холодные интервалы позднего неоплейстоцена на крайнем северо-востоке Европы сменялись три основных типа фауны грызунов: с преобладанием копытного лемминга, сибирского лемминга и фауны с содоминированием узкочерепной полевки и одного из видов леммингов. Фауна с доминированием копытного лемминга сопоставляется с интервалом максимума оледенения. Сообщества с преобладанием сибирского лемминга обитали в интервалы с климатом, схожим с климатом современной влажной моховой тундры, предположительно в бызовское время, в периоде дегляциации (позднеледниковье), в бёллинг-аллерёде, в позднеголоценовой и современной фаунах тундры. Третий основной тип фауны представлен сообществами, где узкочерепная полевка выступает одним из содоминантов. Такая фауна существовала в периоды с относительно мягким, но сухим климатом, например, в позднеледниковье, в бёллинг-аллерёде, в позднем дриасе. Лесные сообщества преобладают в голоцене современной таежной зоны. В оптимумы голоцена в фауне тундры доминировали лесные виды.

Фаунистический анализ с применением многомерных статистических методов показал, что пространственно-временная динамика видов грызунов зависит главным образом от основных параметров климата – температуры и влажности.

Граница между фаунами северо-восточной части Европы и существенно отличающимися более южными фаунами проходит примерно по 60° с.ш. и связана с зональным рубежом распространения на север степных и умеренных видов. В пределах региона (севернее 60° с.ш.) также наблюдаются заметные зональные различия животного населения на протяжении позднего неоплейстоцена и голоцена. Они проявляются в различиях видового состава и структуры сообществ.

#### **Список основных работ, опубликованных автором по теме диссертации**

*Статьи в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук:*

1. Смирнов Н. Г. Новое о прошлом распространении выхухоли (*Desmana moschata* L.) / Н. Г. Смирнов, Д. В. Пономарев // ДАН. – 2007. – Т. 414. – № 1. – С. 140–141. – 0,3 / 0,06 а.л.



2. **Пономарев Д. В.** Мелкие млекопитающие позднего плейстоцена и голоцена из местонахождений на р. Щугер (Приполярный Урал) / Д. В. Пономарев, И. В. Кряжева // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. – 2011. – №7. – С. 9–13. – 0,625 / 0,5 а.л.
3. **Пономарев Д. В.** Материалы к родовой диагностике леммингов *Lemmus* и *Myopus* / Д. В. Пономарев, К. И. Исайчев, Г. В. Бикбаева, И. В. Кряжева // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. – 2011. – №11. – С. 6–7. – 0,3 / 0,2 а.л.
4. Кряжева И. В. История формирования современных сообществ микромаммалий Приполярного Урала / И. В. Кряжева, **Д. В. Пономарев**, Т. ван Кольфсхотен, Й. ван дер Плихт // Экология. – 2012. – № 6. – с. 434–441. – 1,0 / 0,8 а.л.
5. **Ponomarev D.** Late glacial and Holocene micromammals of northeastern Europe / D. Ponomarev, T. van Kolfschoten, J. van der Plicht // Russian Journal of Theriology. – 2012. – Vol. 11 (2). – P. 121–130. – 1,25 / 1,2 а.л. (*Scopus*)
6. **Ponomarev D.** Late Glacial and Holocene small mammals of the Timan Ridge (Komi Republic, Russia) / D. Ponomarev, T. van Kolfschoten, J. van der Plicht // Quaternary International. – 2013. – Vol. 284. – P. 177–183. – 1,0 / 0,95 а.л. (*Web of Science*)
7. **Ponomarev D.** Mammal fauna during the Late Pleistocene and Holocene in the far northeast of Europe / D. Ponomarev, A. Puzachenko, O. Vachura, P. Kosintsev, J. van der Plicht // Boreas. – 2013. – Vol. 42. – Issue 3. – P. 779–797. – 1,6 / 0,9 а.л. (*Web of Science*)
8. Кряжева И. В. Позднечетвертичная микротериофауна бассейна р. Кожым (Приполярный Урал) / И. В. Кряжева, **Д. В. Пономарев** // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. – 2014. – №5. – С. 3–8. – 0,7 / 0,3 а.л.
9. **Ponomarev D.** Morphotypic variability of masticatory surface pattern of molars in the recent and Pleistocene *Lemmus* and *Myopus* (Rodentia, Cricetidae) of Europe and Western Siberia / D. Ponomarev, A. Puzachenko, K. Isaychev // Acta Zoologica. – 2015. – Vol. 96. – Issue 1. – P. 14–29. – 1,3 / 0,8 а.л. (*Web of Science*)
10. **Ponomarev D.** Lateglacial desman discovered in Sed'yu-1 (Komi Republic, Russia), a site in the far northeast of Europe / D. Ponomarev, T. van Kolfschoten, J. van der Plicht, P. Kosintsev // Quaternary International. – 2015. – Vol. 378. – P. 88–98. – 1,0 / 0,8 а.л. (*Web of Science*)
11. **Ponomarev D.** Evolution of occlusal shape of the first and second upper molars of Middle-Late Pleistocene collared lemmings (*Dicrostonyx*, Arvicolinae, Rodentia) in northeast European Russia / D. Ponomarev, A. Puzachenko // Boreas. – 2015. – Vol. 44. – P. 741–759. – 1,6 / 1,2 а.л. (*Web of Science*)
12. Palkopoulou E. Synchronous genetic turnovers across Western Eurasian Late Pleistocene collared lemmings / E. Palkopoulou, M. Baca, N. I. Abramson, M. Sablin, P. Socha,

A. Nadachowski, S. Prost, M. Germonpré, P. Kosintsev, N. G. Smirnov, S. Vartanyan, **D. Ponomarev**, J. Nyström, P. Nikolskiy, C. N. Jass, Y. N. Litvinov, D. C. Kalthoff, S. Grigoriev, T. Fadeeva, A. Douka, T. F. G. Higham, E. Ersmark, V. Pitulko, E. Pavlova, J. R. Stewart, P. Węgleński, A. Stankovic, L. Dalén *Global Change Biology*. – 2016. – Vol. 22. – Issue 5. – P. 1710–1721. – 1,8 / 0,05 а.л. (*Web of Science*)

13. Кряжева И. В. Позднеголоценовые мелкие млекопитающие из местонахождений долины реки Шарью (гряда Чернышева) / И. В. Кряжева, **Д. В. Пономарев**, Т. ван Кольфсхотен, Й. ван дер Плихт // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. – 2016. – №12. – С.16–22. – 0,7 / 0,2 а.л.

14. **Ponomarev D.** 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 / D. Ponomarev, A. Puzachenko // *Quaternary International*. – 2017. – Vol. 436. – P. 239–252. – 1,25 / 0,8 а.л. (*Web of Science*)

15. **Пономарев Д. В.** Биостратиграфия верхнего неоплейстоцена Европейского Северо-Востока России / Д. В. Пономарев, Л. Н. Андреичева // Известия Коми научного центра УрО РАН. – № 2 (30). – 2017. – С. 61–77. – 1,8 / 1,0 а.л.

16. Андреичева Л. Н. Лито- и биостратиграфия среднего неоплейстоцена на Европейском Северо-Востоке России / Л. Н. Андреичева, **Д. В. Пономарев** // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2018. – Т. 26. – №5. – С. 82–96. – 1,6 / 0,8 а.л.

17. **Ponomarev D.** Middle-Upper Quaternary stratigraphy in the northeast of European Russia inferred from rodent record and lithology of tills / D. Ponomarev, L. Andreicheva // *Quaternary International*. – 2019. – Vol. 534. P. 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.11.025> – 1,9 / 1,0 а.л. (*Web of Science*)

*Статьи в прочих научных журналах:*

18. Кряжева И. В. Остатки мелких млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из местонахождений Седью-1, 2 (Южный Тиман) / И. В. Кряжева, **Д. В. Пономарев** // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. – 2008. – №7. – С. 15–18. – 0,4 / 0,2 а.л.

*Статьи в сборниках научных трудов:*

19. **Пономарев Д. В.** Фауна мелких млекопитающих из грота Пижма-1 (Средний Тиман) / Д. В. Пономарев, Н. Г. Смирнов, И. Б. Головачев, Т. П. Коурова, Е. А. Кузьмина // Труды / Институт геологии Коми научного центра УрО РАН. – Вып. 117. – Сыктывкар, 2005 : Сыктывкарский палеонтологический сборник. – № 6. – С. 86–97. – 1,9 / 1,0 а.л.

20. **Пономарев Д. В.** Позднечетвертичные мелкие млекопитающие европейского северо-востока / Д. В. Пономарев // Биogeология, эволюция организмов и биоразнообразие

в геологической истории Тимано-Североуральского региона. – Сыктывкар, 2011. – С. 193–206. – 0,6 а.л.

21. **Пономарев Д. В.** Опорные разрезы плейстоцена и основные местонахождения остатков четвертичных млекопитающих реки Печоры / Д. В. Пономарев // Материалы «Комплексной Печорской экспедиции». Известия Коми республиканского отделения РГО. – Вып. 1 (17) / ред. В.Н. Лаженцев, А.М. Асхабов, П.П. Юхтанов. – Сыктывкар, 2016. – С. 70–72. – 0,4 а.л.

*Статьи в сборниках материалов научных конференций:*

*международные:*

22. Кряжева И. В. Позднечетвертичные мелкие млекопитающие из местонахождений долины р. Щугер (Приполярный Урал) / И. В. Кряжева, **Д. В. Пономарев** // ЭКОЛОГИЯ – 2011. Материалы докладов IV Международной молодежной научной конференции. Архангельск, 06–11 июня 2011 г. – Архангельск, 2011. – С. 169–170. – 0,2 / 0,1 а.л.

23. Puzachenko A. Morphotypic molar variability of Pleistocene and recent Lemmus and Myopus from some regions of Europe and Siberia / A. Puzachenko, **D. Ponomarev**, K. Isaychev // The 13th Rodens et Spatium – International conference on rodent biology. Rovaniemi, July 16–20 2012. – Rovaniemi, Finland, 2012. – P. 62. – 0,06 / 0,02 а.л.

*всероссийские:*

24. **Пономарев Д. В.** Остатки мелких млекопитающих из грота Соколиный (Приполярный Урал) / Д. В. Пономарев // Квартер-2005. Материалы IV Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Сыктывкар, 23–26 августа 2005 г. – Сыктывкар, 2005. – С. 334–336. Р. 62. – 0,2 а.л.

25. Пузаченко А. Ю. Динамика состава локальных фаун мелких млекопитающих позднего плейстоцена-голоцена на северо-востоке Европы: многомерный анализ / А. Ю. Пузаченко, **Д. В. Пономарев** // Квартер во всем его многообразии. Фундаментальные проблемы, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы VII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Апатиты, 12–17 сентября 2011 г. – Апатиты, 2011. – Т. 2. – С. 174. – 0,2 / 0,1 а.л.

26. Кряжева И. В. Мелкие млекопитающие позднего плейстоцена и голоцена бассейна реки Кожим (Приполярный Урал) / И. В. Кряжева, **Д. В. Пономарев** // Восьмая Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Москва, 3–5 октября 2011 г. – Москва, 2011. – С. 26–27. 0,2 / 0,1 а.л.

27. Кряжева И. В. Предварительные итоги изучения позднечетвертичной фауны Приполярного Урала / И. В. Кряжева, **Д. В. Пономарев** // Экология древних и

традиционных обществ: сборник докладов конференции. Тюмень, 15–17 ноября 2011 г. – Тюмень, 2011. – Вып. 4. – С. 54–55. 0,2 / 0,1 а.л.

28. Кряжева И. В. Материалы к истории формирования современной микротерофауны Приполярного Урала / И. В. Кряжева, **Д. В. Пономарев** // Современные вопросы геологии. 4-е Яншинские чтения, посвященные 100-летию со дня рождения академика А. Л. Яншина. Материалы молодежной конференции. Москва, 9–11 ноября 2011 г. – Москва, 2011. – С. 95–98. 0,2 / 0,1 а.л.

29. **Пономарев Д. В.** Морфотипические особенности первого и второго верхних моляров копытных леммингов плейстоцена европейского северо-востока / Д. В. Пономарев, А. Ю. Пузаченко // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы IX Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Иркутск, 15–20 сентября 2015 г. – Иркутск, 2015. – С. 370–371. – 0,2 / 0,1 а.л.

30. **Пономарев Д. В.** Морфология первого нижнего моляра узкочерепных полевок позднего плейстоцена европейского северо-востока / Д. В. Пономарев, А. Ю. Пузаченко // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы IX Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Иркутск, 15–20 сентября 2015 г. – Иркутск, 2015. – С. 371. 0,08 / 0,04 а.л.

31. Андреичева Л. Н. Литологические и биостратиграфические критерии расчленения неоплейстоцена на северо-востоке Европейской России / Л. Н. Андреичева, **Д. В. Пономарев** // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы X Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Москва, 25–29 сентября 2017 г. – Москва, 2017. – С. 15–16. – 0,2 / 0,1 а.л.

*региональные:*

32. Головачев И. Б. К истории современных подвидов узкочерепной полевки / И. Б. Головачев, Н. Г. Смирнов, Э. В. Добышева, **Д. В. Пономарев** // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии. Материалы конференции молодых ученых. Екатеринбург, 23–27 апреля 2001 г. – Екатеринбург, 2001. – В. 2. – С. 49–57. – 0,2 / 0,02 а.л.

33. **Пономарев Д. В.** Местонахождения остатков четвертичных позвоночных Республики Коми – памятники природы / Д. В. Пономарев // Изучение, сохранение и использование объектов геологического наследия северных регионов (Республика Коми):

Материалы научно-практической конференции. Сыктывкар, 4–8 сентября 2007 г. – Сыктывкар, 2007. – С. 55–57. – 0,3 а.л.

34. **Пономарев Д. В.** Микротериофауна из местонахождения Седью-2 (Южный Тиман) / Д. В. Пономарев, И. В. Панченко // Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента. Материалы XVI научной конференции. Сыктывкар, 12–14 декабря 2007 г., Сыктывкар, 2007. – С. 162–164. – 0,2 а.л.

35. **Пономарев Д. В.** Новые данные о возрасте местонахождения Седью-1 на Южном Тимане / Д. В. Пономарев, И. В. Кряжева // Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента. Материалы XVII научной конференции. Сыктывкар, 10–12 декабря 2008 г. – Сыктывкар, 2008. – С. 200–202. – 0,2 / 0,1 а.л.

36. **Пономарев Д. В.** Микротериофауна позднеледниковья и голоцена из местонахождений Среднего и Южного Тимана / Д. В. Пономарев // Геология и минеральные ресурсы Европейского Северо-Востока России. Материалы XV Геологического съезда Республики Коми. Сыктывкар, 16–16 апреля 2009 г. – Сыктывкар, 2009. – Т. II. – С.44–48. – 0,25 а.л.

37. **Пономарев Д. В.** Морфотипика жевательной поверхности моляров современных и плейстоценовых *Lemmus* и *Myopus* Европы и Западной Сибири / Д. В. Пономарев, А. Ю. Пузаченко, К. И. Исайчев // Геология и минеральные ресурсы Европейского Северо-Востока России: Материалы XVI Геологического съезда Республики Коми. Сыктывкар, 15–17 апреля 2014 г. – Сыктывкар, 2014. – Т. II. – С. 195–198. – 0,25 / 0,08 а.л.

38. **Пономарев Д. В.** Плейстоценовые копытные лемминги северо-востока Европы / Д. В. Пономарев, А. Ю. Пузаченко // Геология и минеральные ресурсы Европейского Северо-Востока России: Материалы XVI Геологического съезда Республики Коми. Сыктывкар, 15–17 апреля 2014 г. – Сыктывкар, 2014. – Т. II. – С. 198–201. – 0,25 / 0,15 а.л.