

УДК 599.36+569.363](571.6)

ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ТАКСОЦЕНОВ ЗЕМЛЕРОЕК (INSECTIVORA, SORICIDAE) НА ЮГЕ ДАЛЬНОГО ВОСТОКА В ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНОЕ ВРЕМЯ

© 2002 г. В. А. Нестеренко, И. С. Шереметьев, Э. В. Алексеева

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

Поступила в редакцию 19.11.2000 г.

Принята к печати 02.04.2001 г.

Исследованы ископаемые остатки 11 видов землероек из отложений пещеры Близнец (Южное Приморье). Прослежена динамика видового состава этих млекопитающих с позднего плейстоцена до современности; обсуждена связь этих изменений с палеоклиматическими событиями голоцена. Изучены особенности структуры древних таксоценов землероек и закономерности их трансформации. Предложена гипотетическая модель путей формирования и становления многовидовых сообществ.

Изучение ископаемых мелких млекопитающих – наиболее молодое направление современной палеозоологии. Увеличение интереса к подобному роду исследованиям обусловлено тем, что становление ареалов большинства современных видов грызунов и насекомоядных происходило в позднечетвертичное время и именно ископаемый материал может стать незаменимым для познания биоразнообразия современных многовидовых сообществ этих животных.

На основе материала, полученного при раскопках в пещере Близнец Приморского края, удалось проследить особенности изменения видового состава землероек юга Дальнего Востока в позднечетвертичное время, проецируя результаты на известные палеоклиматические события позднего плейстоцена–голоцена, и изучить динамику структуры и закономерности трансформации древних таксоценов.

Пещера Близнец находится на южном склоне хребта Лозовый, являющегося отрогом Сихотэ-Алиня и расположенного в зоне хвойно-широколиственных лесов. Сведения о строении пещеры и геологическом возрасте отложений опубликованы ранее (Берсенев, 1977). Особенность этой карстовой пещеры состоит в том, что на протяжении последних нескольких тысяч лет она была своего рода “естественной ловушкой” для многих млекопитающих, так как представляет собой колодец, осадконакопление в котором происходило через входное отверстие (рис. 1, а), находящееся на высоте 300 м над уровнем моря на склоне крутизной 40–50°.

Раскопки проводились экспедициями Биолого-почвенного института ДВО РАН под руководством Э.В. Алексеевой с 1973 по 1980 годы. Описание отложений и методики сбора костных остатков приведено ранее (Тиунов, 1997).

Отдельные кости землероек встречаются с глубины 7.1 м, а в верхних слоях количество их остатков резко увеличивается (рис. 1, б). За все время раскопок из шурфа было извлечено 3008 фрагментов черепов землероек. В нашем распоряжении было 1010 фрагментов, обнаруженных на глубине от 7.1 до 1.0 м (в настоящее время эта часть коллекции хранится в Зоологическом институте РАН). Часть ископаемого материала, собранного в интервале глубин от 2.5 до 0.2 м, определена М.П. Тиуновым (1976), хранится коллекции М.В. Охотиной.

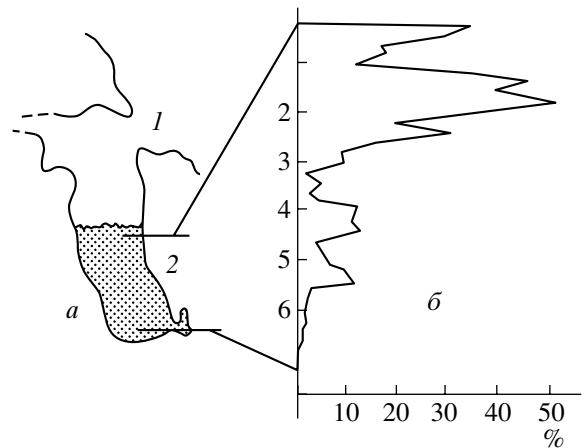


Рис. 1. Схематический профиль привходового колодца в пещере Близнец (а) и распределение костных остатков землероек (б) в отложениях. Обозначения: а: 1 – вход в пещеру, 2 – уровень дна до начала раскопок; б: по вертикали – глубина шурфа (м), по горизонтали – относительное количество костных остатков землероек в каждом слое (в % от общего числа извлеченных фрагментов).

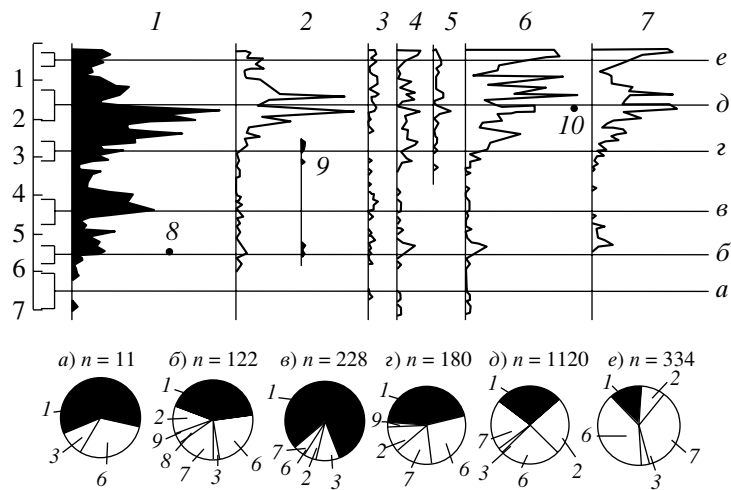


Рис. 2. Распределение костных остатков землероек по видам в отложениях пещеры Близнаец (1 – 11) и видовая структура их таксоценов (а–е) в позднечетвертичное время. Вверху: по вертикали – глубина шурфа (м), по горизонтали – количество обнаруженных в каждом слое фрагментов: 1 – *Crocidura lasiura* (черный), 2 – *C. suaveolens*, 3 – *Sorex mirabilis*, 4 – *S. isodon*, 5 – *S. unguiculatus*, 6 – группы *S. unguiculatus*–*S. isodon*, 7 – *S. caecutiens*, 8 – *S. tundrensis*, 9 – *S. roboratus*, 10 – *S. darpaenodon*. Внизу: диаграммы видового состава землероек (% от общего количества фрагментов n), обнаруженных на глубине (м): а – 7.0–6.0; б – 5.8–5.3; в – 4.7–4; г – 3.0–2.6; д – 1.9–1.1; е – 0.5–0.3

Основную часть собранных костных остатков составляют нижние челюсти, поэтому для их идентификации использовались нестандартные методики видовой диагностики, как предложенные ранее (Fredriksen et al., 1992), так и новые, например, положение подбородочного отверстия, форма вырезки между венечным и сочленовным отростками и некоторые другие.

Среди Soricidae были идентифицированы 11 видов, из которых восемь относятся к роду *Sorex*, два – к роду *Crocidura* и один – к роду *Neomys*. Распределение костных остатков обнаруженных видов землероек по глубине шурфа представлено на рис. 2.

***Sorex caecutiens* Laxmann, 1788.** На юге Дальнего Востока повсеместно доминирует среди землероек; многочисленна во всех растительных формациях, но наибольшие показатели численности отмечены для разного типа лесов.

В отложениях пещеры Близнаец было обнаружено 382 фрагмента черепов и нижних челюстей *S. caecutiens*. Они начинают встречаться с глубины 5.5 м. Хорошо выражено два интервала повышенной встречаемости: с 5.5 до 5 м процент от общего количества обнаруженных остатков землероек колеблется от 4.4 до 38.9% (в среднем 17.8%); с глубины 3.2 м фрагменты черепов этого вида встречаются постоянно, численность составляет от 3.7 до 28.6% (в среднем 18%)

***Sorex unguiculatus* Dobson, 1890.** Встречается только в лесных растительных формациях, предпочитает смешанные широколиственные леса склонов сопки и умеренно увлажненных речных плато.

Достоверно идентифицированы 42 фрагмента черепов когтистой бурозубки. Один фрагмент обнаружен на глубине 3.2 м, с глубины 2.5 м костные остатки этого вида начинают попадаться регулярно с хорошо выраженным увеличением их встречаемости выше 1.8 м.

***Sorex isodon* Turov, 1924.** В лесных таксоценох землероек Дальнего Востока достигает высоких показателей численности и почти повсеместно является содоминантом средней бурозубки, *S. caecutiens*.

По количеству обнаруженных костных остатков (185 экз.) *S. isodon* занимает второе место среди бурозубок. Встречается с глубины 7.1 м, и в самых нижних слоях (7.1–6.4 м) ее остатки суммарно составляют 36.4% от всех обнаруженных остатков землероек. Как и у средней бурозубки ясно выражены два интервала повышенной встречаемости: от 5.8 до 4.9 м и выше с 3.0 м.

Учитывая схожесть строения и размеров нижних челюстей *S. isodon* и *S. unguiculatus*, в ряде случаев мы не смогли достоверно определить видовую принадлежность остатков. Всего таких фрагментов оказалось 29, все они обнаружены на глубине 2.8 м и выше. С учетом костных остатков этих двух видов, не разделявшихся Тиуновым (1976), их общее количество составило 253 экз.

***Sorex mirabilis* Ognev, 1937.** На Дальнем Востоке встречается только в первичных широколиственных лесах долин, где доля его участия в составе таксоценов землероек не превышает в настоящее время 0.4%.

Всего в пещере было найдено 68 фрагментов черепов гигантской бурозубки. Остатки, принад-

лежащие этому виду, начинают встречаться с глубины 6.7 м. Наибольшее их количество приходится на интервал от 5.2 до 4.0 м, где ее доля достигает в отдельных слоях 25%, составляя в среднем на этом участке раскопа 8.8%. С глубины 1.8 м остатки черепов *S. mirabilis* вновь попадают регулярно, но в гораздо меньшем количестве, составляя в среднем 2.7%.

***Sorex daphaenodon* Thomas, 1907.** На юге Дальнего Востока заселяет разнотравные луга лесостепной зоны и слабо облесенные участки межгорных долин.

На глубине 1.7 м было обнаружено всего два костных фрагмента этого вида: один обломок осевого черепа с сохранившимися промежуточными зубами и одна нижняя челюсть.

***Sorex roboratus* Hollister, 1913.** В лесостепной зоне Дальнего Востока не достигает большой численности, преимущественно обитая на экотонных участках кустарниковых лугов и куртин леса.

Было обнаружено всего 5 фрагментов: две нижние челюсти на глубине 5.5 и 5.3 м и три – на глубине от 3.1 до 2.6 м.

***Sorex tundrensis* Merriam, 1900.** Группа южных популяций была изолирована от основного ареала вида в плейстоцене. Встречается только в лесостепных ландшафтах, где в таксоценозах землероек является содоминантом.

Все три обнаруженные нижние челюсти *S. tundrensis* были добыты на глубине 5.5–5.6 м. При сравнительно небольшом количестве остатков землероек с этой глубины (43) процент встречаемости этого вида оказался неожиданно высок – 7%.

***Crocidura suaveolens* Pallas, 1811.** Обитает как в лесных, так и в открытых растительных формациях юга Дальнего Востока; в настоящее время тяготеет к антропогенизированным территориям.

Остатки черепов *C. suaveolens* встречаются с глубины 5.8 м с максимумом в интервале от 2.0 до 1.0 м. Всего обнаружено 398 фрагментов.

***Crocidura lasiura* Dobson, 1890.** В Приморье с наибольшей численностью заселяет увлажненные речные долины и разнотравные луга; являясь “промежуточной” формой между представителями тундрово-степной и неморальной фаунами, довольно широко распространена в долинных широколиственных лесах.

В отложениях пещеры начинает встречаться с глубины 7.0 м и количественно доминирует в большей части интервалов. Заметное сокращение встречаемости остатков *C. lasiura* начинается с глубины 1.7 м. Всего найдено 1036 фрагментов.

Прочие виды. Тиуновым (1976) на разных уровнях выше 2.5 м были обнаружены восемь фрагментов нижних челюстей *Neomys fodiens*, а

на глубине от 23 до 1.6 м – четыре фрагмента *Sorex minutissimus*.

Таким образом, из 12 обитающих в настоящее время в Приморье видов землероек в отложениях пещеры Блинец обнаружено 11 и не найден (или не определен) только один вид – *Sorex gracillimus*.

В интервале глубин от 7.9 до 6.0 м обнаружено 14 фрагментов черепов землероек трех видов: *S. mirabilis* (1 фрагмент), *S. isodon* (7), являющихся типичными представителями фауны хвойно-широколиственных лесов, и *C. lasiura* (6). Такая видовая структура таксоценозов землероек может свидетельствовать о том, что в период захоронения животных господствовали широколиственные леса в условиях теплого и влажного климата. Подтверждением этому могут служить находки в рассматриваемом слое костных остатков других мелких млекопитающих: *Apodemus peninsulae* и *Rattus norvegicus* (Rodentia) (Алексеева, 1986а, б), а также обнаруженные на этой глубине единичные кости *Rhinolophus ferrumequinum* (Chiroptera), встречающегося в Дальневосточном регионе в настоящее время только на юге Японии и в Корее (Тиунов et al., 1992).

Начало появления в отложениях пещеры остатков землероек соответствует фазе климатического оптимума (43–33 тыс. н.) черноручьинского этапа (средний вюрм) с климатом, похожим на таковой в оптимуме голоцена (Короткий и др., 1996). В позднем плейстоцене именно черноручьинский термохрон характеризовался частыми и значительными климатическими колебаниями; резкие перепады температуры и влажности и могли вызвать вскрытие полости пещеры.

На глубинах 6.2–5.8 м остатки землероек почти не встречаются: обнаружено лишь 3 черепных фрагмента *C. lasiura* при полном отсутствии типично лесных представителей фауны. Осадконакопление в указанном интервале происходило во время резкого похолодания, соответствующего, по-видимому, поздневюрмскому (партизанскому) этапу с главным климатическим минимумом плейстоцена (со среднегодовой температурой до –5°C, суммой осадков 400 мм) на рубеже 18–20 тыс. л. н.

Таким образом, в конце плейстоцена осадконакопление в пещере Блинец происходило очень медленно из-за малой величины входного отверстия колодца. По этой же причине не могли попасть в пещеру крупные животные плейстоценовых фаунистических комплексов (представители так называемой “мамонтовой” фауны), обнаруженные в других пещерах южного Приморья (Оводов, 1977). В эту “ловушку” изредка попадались лишь немногочисленные *Crocidura*, видимо, единственные из землероек, которые могли в фазы потеплений конца плейстоцена населять березово-лиственничные редколесья.

Заметное увеличение количества костных остатков землероек начинается с глубины 5.8 м. Вновь появляются *S. mirabilis* и *S. isodon*, причем доля лесных видов суммарно увеличивается до 50% (рис. 2, б). Вместе с тем, высокое содержание остатков белозубок свидетельствует о том, что наряду с восстановлением широколиственных лесов значительную роль в растительности играли лесостепные ассоциации. Подтверждением этому может служить находка на глубине 5.6–5.5 м трех фрагментов *S. tundrensis*. Состав фауны землероек в данный период свидетельствует о резкой смене климатической обстановки, которую мы отождествляем с пребореалом, когда на рубеже 10.5–10.2 тыс. л. н. произошло интенсивное потепление.

После похолодания на рубеже 9.5 тыс. л. н. потепление продолжилось в бореале, когда по термическому режиму климат был несколько теплее современного. Именно в этот период, по-видимому, произошло очередное обрушение пород с расширением входа. Доказательством этому могут служить увеличение в отложениях как глыб известняка, так и общего количества костей мелких млекопитающих: на уровне 5.5 м число фрагментов черепов землероек увеличивается по сравнению с нижележащими слоями в 4 раза, а по сравнению со слоями ниже 6 м – в 15 раз.

Дальнейшие изменения количества обнаруженных костных остатков, отраженные на графиках (рис. 2), связаны как с естественными колебаниями численности землероек при формировании многовидовых сообществ нового типа, так и с климатическими пульсациями, например, кратковременным похолоданием на рубеже бореала и атлантика.

Наиболее интересен видовой состав землероек, костные остатки которых обнаружены в интервале 4.7–4.0 м (рис. 2, в). При абсолютном преобладании рода *Crocidura* (87.6 % от общего количества), доминантом среди видов рода *Sorex* является *S. mirabilis* (9.8%), в четыре раза превосходящий по численности остальные лесные виды рода. Можно предположить, что такой состав таксоценов землероек мог существовать во время оптимума голоцена (примерно 8–5 тыс. л. н.), когда среднегодовые температуры превышали современные на 5°C, и, что важнее, климат был гораздо более влажным – количество осадков в прибрежной зоне составляло 900–1200 мм (Короткий и др., 1996). Широкое развитие получили не только полидоминантные леса с термофильными породами, но и обширные участки влажной лесостепи на понижениях рельефа. Как видно из диаграмм (рис. 2, а, в) состав таксоценов землероек в данный период близок с сопоставимым по климатическому режиму оптимумом позднего плейстоцена.

То, что время отложения осадков в интервале 4.7–4.0 м соответствует оптимуму голоцена, подтверждают и данные по другим группам мелких млекопитающих. На этих глубинах вновь найдены остатки теплолюбивых *Chiroptera* – *Rhinolophus ferrumequinum* и *Myotis formosus*, встречающейся сейчас значительно южнее (Тиунов, 1997). На глубине 4.4 м впервые начинают встречаться костные остатки *Mogera robusta* (*M. wogura*?) (*Talpidae*). Кроме того, происходит увеличение численности *Rattus norvegicus*, что отражено максимумом встречаемости костей этого вида на той же глубине – 4.4 м.

Анализ остатков землероек, обнаруженных на глубине 4.0–3.2 м свидетельствует, что в палеографической обстановке Южного Приморья вновь происходят изменения, соответствующие, вероятно, похолоданию на границе атлантика и суббореала (4.7–4.1 тыс. л. н.). На фоне общего четырехкратного уменьшения количества костных остатков землероек резко сокращается доля участия всех лесных видов (до 5%), тогда как численность *C. lasiura* меняется слабо.

Синхронно с изменением состава таксоценов землероек происходят существенная трансформация и в фауне других групп млекопитающих. Именно в это время (Тиунов, 1997; Tiunov et al., 1992) исчезают теплолюбивые виды *Chiroptera* (2 вида *Pipistrellus* на глубине 4.0 м, *Myotis formosus* на глубине 3.8 м и *Rhinolophus ferrumequinum* на глубине 3.2 м), в этот же период появляется *Ambliotus nilsoni* (4.3 м), в настоящее время обитающий только на севере Приморья. С глубины 3.2 м резко падает численность *Rattus norvegicus*, одновременно с существенным (до 70% от всех *Rodentia*) увеличением численности представителей рода *Clethrionomys* (*Rodentia*) (Алексеева, 1986а), кратковременным появлением *Microtus maximowiczii*, обитающей в настоящее время в Амурской области, *M. oeconomus* (Алексеева, Голенищев, 1986).

Видовой состав землероек, обнаруженных на глубине выше 3.0 м (рис. 2г) соответствует суббореалу. Численность влаголюбивых *Crocidura* резко сокращается: доля их участия в фауне падает до 28.6% на глубине 3.2 м по сравнению с 95% в нижележащих горизонтах, а потом постепенно увеличивается до 40–45%. Одновременно наблюдается значительный рост численности лесных видов. Впервые появляется достоверно определенный *S. unguiculatus*, а суммарное количество костных остатков группы видов *S. isodon* – *S. unguiculatus* увеличивается до 33.4%; встречаемость на глубине 3.0 м *S. caecutiens* достигает 18.5%; вновь обнаруживаются остатки *S. goboratus* при полном отсутствии *S. mirabilis*.

Осадконакопление на глубине 2.9–2.1 м соответствует, вероятно, периоду климатических

флуктуаций второй половины голоцена, когда потепления чередовались с похолоданиями (например, на границе суббореала-субатлантика). Именно в это время, когда уровень дна пещеры находился на отметке 2.4–2.5 м произошло, вероятно, последнее существенное обрушение кровли, приведшее к увеличению площади входного отверстия, что обусловило ускорение осадконакопления и увеличение количества костных остатков землероек в отложениях. Характерной особенностью этой стадии преобразований структуры таксоценов землероек являлось постепенное увеличение численности *S. caecutiens* и *S. unguiculatus*, а также появление *S. minutissimus*.

Очередным этапом трансформации таксоценов землероек можно считать уровень 1.9 м (рис. 2, д), соотносимый нами с периодом иссушения климата на фоне повышения температур примерно 2 тыс. л. н. Заметно явное снижение встречаемости *C. lasiura*, хотя доля ее участия еще довольно высока и колеблется от 20.8 до 34%. Следует отметить, что это единственный промежуток, когда *C. suaveolens*, хотя и незначительно, но превалировала над *C. lasiura*. В отложениях попадают костные остатки *S. darpaenodon*. Встречаемость *S. caecutiens* стабильно выше 20%, а доля участия *S. mirabilis* не превышает 5%.

Подтверждением тому, что синхронно с изменением климата происходит коренная смена структуры сообществ мелких млекопитающих являются данные по другим видам, костные остатки которых обнаружены в интервале 2.0–1.0 м. Численность *Rattus norvegicus* сокращается, и ее доля в отложениях уже больше не превышает 1% от всех *Rodentia* (Алексеева, 1986б). Обнаружены остатки *Microtus mongolicus*, хотя и распространенной сейчас несколько севернее, но приуроченной к остепненным растительным формациям. На глубине 1.9 м впервые попадают костные остатки еще одного типичного обитателя лесостепных ландшафтов – *Tscherskia triton* (*Rodentia*) (Картавцева, Алексеева, 1987), представителя даурско-монгольской фауны.

По данным спорово-пыльцевого анализа на юге Дальнего Востока 1200 л. н. господствовал лесостепной тип растительности (Верховская, 1990), но на повышенных участках рельефа преобладали хвойно-широколиственные леса. Существенное облесение началось, вероятно, около 800–900 л. н., этому в отложениях пещеры Близнец соответствует верхний слой мощностью 1 м.

В позднем голоцене сформировались ландшафты, близкие к современным, и климатические флуктуации субатлантики уже почти не влияли на структуру растительности. Состав таксоценов землероек в самых верхних слоях отложений пещеры (рис. 2, е) также почти соответствует современному: при доминировании *S. caecutiens*

(34.6%) на долю *S. unguiculatus* – *S. isodon* приходится суммарно 39.6% (судя по достоверно определенным костным фрагментам, *S. isodon* минимум в два раза многочисленней *S. unguiculatus*), резко падает численность видов рода *Crocidura* – доля участия в фауне *C. lasiura* составляет 13.2%, а *C. suaveolens* – 9.4%.

Охарактеризованные выше материалы дают общее представление о динамике численности и видового состава землероек в позднечетвертичное время. Вполне очевидно, что историко-фаунистические исследования, опирающиеся на палеонтологический материал, и призваны проследить конкретный ход, этапы и закономерности развития изучаемого объекта. Однако остается практически неразработанным направление исследований, когда в качестве объекта выступают не отдельные виды, а биосистемы надвидового уровня, такие как многовидовые сообщества животных в целом и таксоцены – исторически связанные с определенным типом биоценозов надвидовые биосистемы, в которых каждая видовая популяция является частью многовидового сообщества, функционирующего в данных экосистемах как единое целое.

При этом следует учитывать, что некоторые определенные ископаемые виды могут не соответствовать современным. Встречаемость *S. isodon* в самых нижних слоях пещерных отложений, да еще в сочетании с *C. lasiura* и *S. mirabilis*, свидетельствует либо о том, что этот вид – гораздо более древний обитатель Юго-Восточной Азии, чем это считалось ранее, либо о том, что в состав доголоценовых таксоценов входил не *S. isodon*. Последнее не так уж невероятно, если допустить, что в плейстоцене на юге Дальнего Востока был распространен морфометрически сходный с *S. isodon* вид *S. sinalis*, в настоящее время изолированно обитающий в Центральном Китае (Долгов, 1985), а инвазия собственно *S. isodon* началась гораздо позже, в голоцене. В этом случае вполне вероятно, что более детальные палеонтологические исследования в Японии могут подтвердить факт встречаемости там в прошлом рассматриваемого вида. Существенные экологические различия современных популяций *C. suaveolens* также могут свидетельствовать об объединении под одним названием двух видов, автохтонного и более молодого, расселение которого из южных рефугиумов происходило в оптимум голоцена.

Как видно из диаграмм (рис. 2, а–е), структура древних таксоценов землероек на протяжении позднечетвертичного времени несколько раз претерпевала существенные перестройки. Анализ этой динамики хорошо согласуется с моделью путей формирования и становления многовидовых комплексов землероек, разработанной на основе исследований современной трансформации

ции таксоценов в условиях антропогенных изменений лесостепных экосистем и островных сообществ насекомоядных (Нестеренко, 1999).

Образование нового таксоцена всегда происходит после распада предшествующего. Дестабилизация таксоценов – процесс медленный и его продолжительность напрямую связана с темпами преобразования биогеоценозов. По мере трансформации среды происходит увеличение количества характеризующихся иным составом растений и животных интразональных участков, по которым могут расселяться нетипичные для данных экосистем виды. Постепенно мозаичность ландшафта увеличивается, интразональные участки сливаются, “разрывая” некогда единый биогеоценоз на сеть изолированных биотопов со все более проницаемыми границами. На этой стадии дезинтеграции на одной территории могут обитать экологически взаимоисключающие друг друга виды.

Хорошо известно, что в прошлом иногда сосуществовали виды, у которых в настоящее время даже не перекрываются ареалы. Считается, что такие “смешанные” фауны были характерны для юга Дальнего Востока в плейстоцене (Оводов, 1977), во время господства не имеющих аналогов современным перигляциальных ландшафтов. Анализ костных остатков из пещеры Близнец убеждает, что так называемые “дисгармоничные” фауны существовали и в голоцене. Так, на глубине около 3.2 м, соответствующей периоду, который мы соотносим с похолоданием на рубеже атлантика и суббореала (примерно 4 тыс. л. н.), одновременно встречались *S. mirabilis* и *S. roboratus*, *Rhinolophus ferrumequinum* и *Ambliotus nilsoni*, *Clethrionomys rutilus* и *Microtus fortis*, то есть видовые сочетания, “запрещенные” с точки зрения знания особенностей современного распространения и экологии названных видов. Подобная ситуация наблюдалась и в позднем голоцене (глубина пещерных отложений 1.8–1.6 м). Сам факт совместной встречаемости видов с резко различными экологическими характеристиками говорит о прохождении таксоценом стадии дезинтеграции.

Эта стадия в ряде случаев может заканчиваться *стадией распада*, когда полностью элиминируются виды, условия существования которых не соответствуют параметрам новой среды. По ископаемым материалам из пещеры Близнец можно выделить лишь один временной интервал, когда дезинтеграция таксоцена заканчивалась стадией распада: в период позднеплейстоценового климатического минимума (ему соответствуют слои на глубине около 6 м) землеройки почти отсутствовали в прибрежных районах и лишь во время незначительных потеплений их вновь осваивала *S. lasiura*. Вполне вероятно, что распад таксоценов происходил и в более поздние периоды, но до-

стоверно судить об этом по обнаруженным костным остаткам не представляется возможным.

По мере установления новых границ биома и биогеоценозов стадия дезинтеграции (иногда минувшая стадию распада) сменяется *стадией оптимизации*, когда процесс пространственной консолидации элементов (видовых популяций) с определенного времени начинает утрачивать зависимость от внешней среды, и важнейшим фактором становятся внутренние свойства элементов.

Характерной особенностью периода распада является оформление резко преобладающего по численности (так как для него типична та или иная форма “экологического высвобождения”) вида-доминанта, который на стадии оптимизации функционирует как “организатор”, становясь своего рода “интегрирующим центром”, по которому идет подстройка остальных элементов. На протяжении позднего плейстоцена и почти всего голоцена таким видом являлась *S. lasiura* (рис. 2, а–г). Вероятно, именно потому, что вид-доминант оставался прежним, вне зависимости от предшествующей степени дезинтеграции, с восстановлением ландшафтно-климатической обстановки восстанавливалась и прежняя структура таксоцена. Лишь смена вида-доминанта (*S. caecutiens*) в конце голоцена (рис. 2, е) обусловила последующее изменение структуры таксоценов землероек.

На заключительном этапе преобразования таксоцена – *стадии настройки* – происходит “закрывание” биосистемы и начинается период медленных изменений при все возрастающем уровне адаптации к условиям внешней среды. Последнюю тысячу лет имело место прогрессирующее сокращение численности и доли участия в фауне *S. mirabilis* и обоих видов *Crocidura* на фоне увеличения численности доминирующего *S. caecutiens* и нормирования соотношения в паре *S. isodon* – *S. unguiculatus*. Таким образом, можно заключить, что видовая структура таксоценов, близких современным и кардинально отличных от таковых в позднем плейстоцене – начале голоцена, сложилась около 2 тыс. л. н. и продолжала медленно изменяться вплоть до настоящего времени.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Э.В. Фауна ископаемых грызунов Приморья // IV Съезд Всесоюз. териол. об-ва. М., 1986а. Т. 1. С. 5.
- Алексеева Э.В. Численность ископаемой серой крысы в Южном Приморье // Там же. 1986б. Т. 2. С. 255–256.
- Алексеева Э.В., Голенищев Ф.Н. Ископаемые остатки серых полевок рода *Microtus* из Южного Приморья (пещера “Близнец”) // Грызуны и зайцеобразные позднего кайнозоя. Тр. Зоол. ин-та. 1986. Т. 156. С. 134–142.

- Берснев Ю.И.* Путешествие в подземный мир // По земле дальневосточной. Владивосток. 1977. С. 129–158.
- Верховская Н.Б.* О растительности южного Сихотэ-Алиня в средневековье // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1555–1564.
- Долгов В.А.* Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во МГУ, 1985. 221 с.
- Картавцева И.В., Алексеева Э.В.* Подвиды крысовидного хомячка *Tscherskia triton* de Winton, 1899 (Rodentia, Cricetidae) на территории Дальнего Востока СССР и его ископаемые остатки из Южного Приморья // Вопросы эволюционной зоологии и генетики млекопитающих. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 96–106.
- Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарь В.С. и др.* Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен – плейстоцен). Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1996. 57 с.
- Нестеренко В.А.* Многовидовая ассоциация землероек как биосистема. Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 1999. 99 с.
- Оводов Н.Д.* Позднеантропогенная фауна млекопитающих (Mammalia) юга Уссурийского края // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 157–178.
- Тиунов М.П.* Изменение относительной численности некоторых видов насекомоядных (Mammalia, Insectivora) Южного Приморья в голоцене // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток, 1976. С. 203–206.
- Тиунов М.П.* Рукокрылые Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1997. 134 с.
- Fredriksen T., Langhelle G., Frajford K.* Identifying Norwegian shrews (Soricidae) from non-dental mandibular characters // Fauna norv. Ser. A. 1992. V. 13. P. 19–22.
- Тiuнов М.П., Kosmach A.V., Alexeeva E.V.* On the formation of the bat fauna in the south of the Soviet Far East // Prague studies in Mammalogy. Praha: Charles Univ. Press., 1992. P. 207–211.

The Dynamics of Shrew Taxocene Structure in the South of the Far East in Late Quaternary Period

V. A. Nesterenko, I. S. Sheremetyev, E. V. Alexeeva

Institute of Biology and Soil Science, FEBRAS. 159, Stoletiya Vladivostoka St., Vladivostok, 690022

The paper surveys the fossil remains of 11 shrew species, which were obtained from deposits of Bliznets cave (southern Primorye). The dynamics of shrew species composition are traced from the Upper Pleistocene to present days; relationship of these changes with Holocene paleoclimate events are discussed. The features of ancient shrew taxocene structure and its transformation were investigated. Hypothetical model of multispecies community formation ways are suggested.