

*На правах рукописи*

**Яковлева Татьяна Ивановна**

**РЕТРОСПЕКТИВНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОЛОЦЕНОВЫХ  
СООБЩЕСТВ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ  
ЗАПАДНОГО МАКРОСКЛОНА ЮЖНОГО УРАЛА**

Специальность 03.00.16 – экология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

**Тольятти – 2009**

Работа выполнена на кафедре биологии и биологического образования  
Башкирского государственного педагогического университета им. М. Акмуллы

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
**Марат Галиханович Мигранов**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
**Владимир Александрович Книсс**

кандидат биологических наук, доцент  
**Андрей Геннадьевич Бакиев**

Ведущая организация: **Институт экологии растений и  
животных Уральского отделения РАН**

Защита диссертации состоится **23 декабря 2009 г. в 12<sup>30</sup>** часов на  
заседании диссертационного совета Д 002.251.01 при Институте экологии  
Волжского бассейна РАН по адресу:

445003, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10.

Тел. (8482) 489-977; факс (8482) 489-504; E-mail: ievbras2005@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии  
Волжского бассейна РАН, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ИЭВБ  
РАН по адресу: <http://www.ievbran.itlt.ru>

Автореферат разослан 20 ноября 2009 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



А.Л. Маленев

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Одной из основных задач исторической экологии является выяснение на основе палеонтологических материалов истории развития голоценовых экосистем и их компонентов. Актуальность подобных исследований обусловлена большой потребностью решения вопросов, связанных с историей становления и эволюцией современных популяций, экологических группировок и сообществ на протяжении голоцена, то есть в промежутке времени, непосредственно предшествующем современности (Динесман, 1999; Смирнов и др., 1990; Савинецкий, 2005). Сообщества земноводных и пресмыкающихся являются важными компонентами континентальных экосистем, но изучению их голоценовой истории на Южном Урале уделялось очень мало внимания (Сатаев, Макарова, 1998; Яковлев и др., 2000; Сатаев, 2005).

**Цель исследования** – изучение качественных и количественных характеристик голоценовых сообществ земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала.

### Основные задачи исследования.

1. Установить видовое разнообразие голоценовых сообществ земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала.

2. Изучить динамику состава сообществ земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала в течение голоцена.

3. Охарактеризовать структуру голоценовых сообществ земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала.

4. Выявить характер динамики структуры сообществ земноводных и пресмыкающихся по степени доминирования видов, по параметрам биоразнообразия, относительной численности групп видов, выделенных по местообитанию, и половую структуру голоценовых популяций бесхвостых земноводных.

**Научная новизна.** Впервые для голоцена западного макросклона Южного Урала установлены: *Lissotriton vulgaris* (Linnaeus, 1758) – обыкновенный тритон; *Triturus cristatus* (Laurenti, 1768) – гребенчатый тритон; *Bombina* sp. – жерлянка; *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) – обыкновенная чесночница; *Bufo viridis* Laurenti, 1768 – зеленая жаба; *Rana arvalis* Nilsson, 1842 – остромордая лягушка; *Rana ridibunda* Pallas, 1771 – озерная лягушка; *Eremias* cf. *arguta* (Pallas, 1773) – разноцветная ящурка; *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 – прыткая ящерица; *Coronella austriaca* Laurenti, 1768 – обыкновенная медянка; *Elaphe dione* (Pallas, 1773) – узорчатый полоз; *Natrix tessellata* (Laurenti, 1768) – водяной уж; *Vipera ursinii* (Bonaparte, 1835) – степная гадюка. Впервые охарактеризован состав сообществ земноводных и пресмыкающихся раннего, среднего и позднего голоцена. Описана динамика структуры голоценовых сообществ земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала. Установлено позднеголоценовое время формирования современной фауны земноводных и пресмыкающихся Южного Урала.

**Теоретическое значение.** Данные, изложенные в диссертации, существенно повышают точность палеоэкологических реконструкций голоценовой биоты горной части Южного Урала.

**Практическая значимость.** Материалы диссертационного исследования могут найти применение для стратиграфического расчленения голоценовых отложений Южного Урала. Результаты работы используются в учебном процессе в Башкирском государственном университете при чтении курса «Основы палеонтологии».

**Реализация результатов исследования.** Результаты использованы при биостратиграфических исследованиях позднекайнозойских отложений Южного Урала.

**Связь темы диссертации с плановыми исследованиями.** Представленная работа связана с планом научно-исследовательской работы кафедры биологии и биологического образования БГПУ им. М.Акмуллы по теме «Биоразнообразие фауны Республики Башкортостан», а также с темой «Обоснование стратиграфического расчленения верхнего плейстоцена и голоцена южноуральского региона» (№ гос. регистрации 01.200508701), разрабатываемой лабораторией геологии кайнозоя Института геологии УНЦ РАН.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были доложены на научно-практической конференции «Университетская наука – Республике Башкортостан», посвященной 95-летию основания Башкирского государственного университета (Уфа, 2004); на региональной научно-практической конференции «Проблемы сохранения биоразнообразия на Южном Урале» (Уфа, 2004); на Всероссийской научно-практической конференции «Уралэкология, природные ресурсы – 2005» (Уфа-Москва, 2005); на международной конференции INQUA SEQS – 2006 «Quaternary Stratigraphy and Evolution of the Alpine Region in the European and Global Framework» (Milan, 2006); на III Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы экологии Южного Урала» (Оренбург, 2007); на VI Всероссийском совещании по изучению четвертичного периода «Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований» (Новосибирск, 2009).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 15 работ, в том числе 2 статьи в изданиях, рекомендуемых ВАК РФ.

**Декларация личного участия автора.** Автором лично проведены: полевые работы в 1993-1997, 2000 гг. на местонахождениях Аша 1а, Лемеза I, Лемеза II, Лемеза III, Лемеза IV, Заповедная III; камеральная обработка и определение собственных материалов и материалов из 24 местонахождений, хранящихся в Институте геологии УНЦ РАН и в Институте экологии растений и животных УрО РАН; обобщение литературных данных и интерпретация всех полученных результатов. Лично собрано около 60% материала. Обсуждение результатов исследований проводилось с научным руководителем д.б.н. М.Г.Миграновым. Написание текста диссертации и формулировка выводов

сделаны автором единолично. Доля личного участия автора в совместных публикациях пропорциональна числу авторов.

**Основные положения, выносимые на защиту.**

1. Сообщества земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала изменялись в течение голоцена, что проявлялось в изменении видового состава и соотношения долей видов.

2. Современный состав сообществ земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала сформировался в конце позднего голоцена.

3. Изменение состава и структуры сообществ земноводных и пресмыкающихся в течение голоцена в южной части западного макросклона Южного Урала отличалось большим масштабом по сравнению с сообществами северной части.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка использованной литературы и приложения. Общий объем диссертации составляет 198 страниц. Основная часть изложена на 150 страницах машинописного текста. Работа содержит 51 таблицу и 17 рисунков. Список литературы включает 129 источников, в том числе 13 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

**1.1. Физико-географические условия.** Приводится общая характеристика рельефа, геологии, климата и растительности западного макросклона Южного Урала.

**1.2. Современная фауна земноводных. 1.3. Современная фауна пресмыкающихся.** Представлен обзор литературных источников по видовому составу земноводных и пресмыкающихся южноуральского региона.

**1.4. Периодизация голоцена.** В работе использовано общепринятое стратиграфическое деление голоценовых отложений и, соответственно, временных интервалов: ранний голоцен (8000-10200 лет назад), средний голоцен (2600-8000 лет назад), поздний голоцен (0-2600 лет назад) (Стратиграфический кодекс..., 2006).

**1.5. Палеоландшафты западного макросклона Южного Урала в конце позднего неоплейстоцена и в голоцене.** На основе спорово-пыльцевых исследований поздненеоплейстоценовых и голоценовых отложений Южного Урала рассматривается изменение климата и развитие экосистем западного макросклона в голоцене (Панова, 1981; Смирнов и др., 1990; Данукалова и др., 2002; Эволюция экосистем..., 2008).

**1.6. Состояние изученности позднекайнозойской фауны земноводных и пресмыкающихся Южного Урала и сопредельных территорий.** В разделе приводится краткий обзор литературы по видовому составу земноводных и пресмыкающихся голоцена Восточно-Европейской равнины, поздненеоплейстоцена Южного Предуралья и голоцена Южного Урала.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**2.1. Характеристика материала.** В работе использованы оригинальные данные из 30 пещерных местонахождений, расположенных на западном макросклоне Южного Урала, которые содержат 8020 определимых костных остатков земноводных и 5051 остаток пресмыкающихся (рис. 1). Хронологически местонахождения распределены следующим образом: 3 – раннего голоцена, 6 – среднего голоцена, 1 – конца среднего-начала позднего голоцена, 13 – позднего голоцена, 3 – конца позднего голоцена, 4 – современные (субрецентные).

Под местонахождением в работе принимается точка нахождения костных остатков, однородная в возрастном отношении. В одной точке сбора может быть несколько местонахождений, если установлено наличие нескольких разновозрастных слоев. Для каждого местонахождения описаны элементарные ископаемые сообщества для земноводных и для пресмыкающихся. Элементарные сообщества, происходящие из одновозрастных местонахождений, расположенные в относительной близости друг от друга, объединялись в локальные сообщества. Одновозрастные локальные сообщества объединены в региональные сообщества. Из-за значительной меридиональной протяженности и градиента современных природных условий территория исследований была разделена на северную и южную части по 54° с.ш.

**2.2. Описание точек сбора материала.** Для каждой точки сборов приведены: сведения о географическом расположении, морфологическое описание карстовой полости, геологическое описание отложений, относительный возраст элементарных сообществ земноводных и пресмыкающихся, тафономические особенности местонахождения, таксономический состав костных остатков земноводных и пресмыкающихся с указанием общего количества определимых остатков. В Приложении указана анатомическая принадлежность и послойное нахождение каждой определимой кости.

**2.3. Методы отбора костных остатков земноводных и пресмыкающихся.** Сбор материала производился по стандартной палеонтологической методике (Князев, 1979). Все работы в карстовых полостях проводились совместно с геологами, изучающими стратиграфию отложений. Временные рамки, вмещающих костные остатки отложений, устанавливались на биостратиграфической основе и с использованием абсолютных датировок.

**2.4. Методы определения костных остатков земноводных и пресмыкающихся.** Определение остатков земноводных и пресмыкающихся производилось по костям черепа, позвонкам, костям конечностей путем их сравнения с эталонной коллекцией современных видов и анализа литературы (Гуртовой, Матвеев, Держинский, 1978; Татаринев, 1979; Ноздрачев, Поляков, 1994; Ратников, 2002; Böhme, Günther, 1979; Szyndlar, 1984; Holman, 1985). Из-за неполной сохранности ископаемого материала часть костей определена по открытой номенклатуре. В диссертации использована систематика,

предложенная С.Л. Кузьминым и Д.В. Семеновым (2006) – для земноводных, для пресмыкающихся – Н.Б.Ананьевой и соавторами (1998).

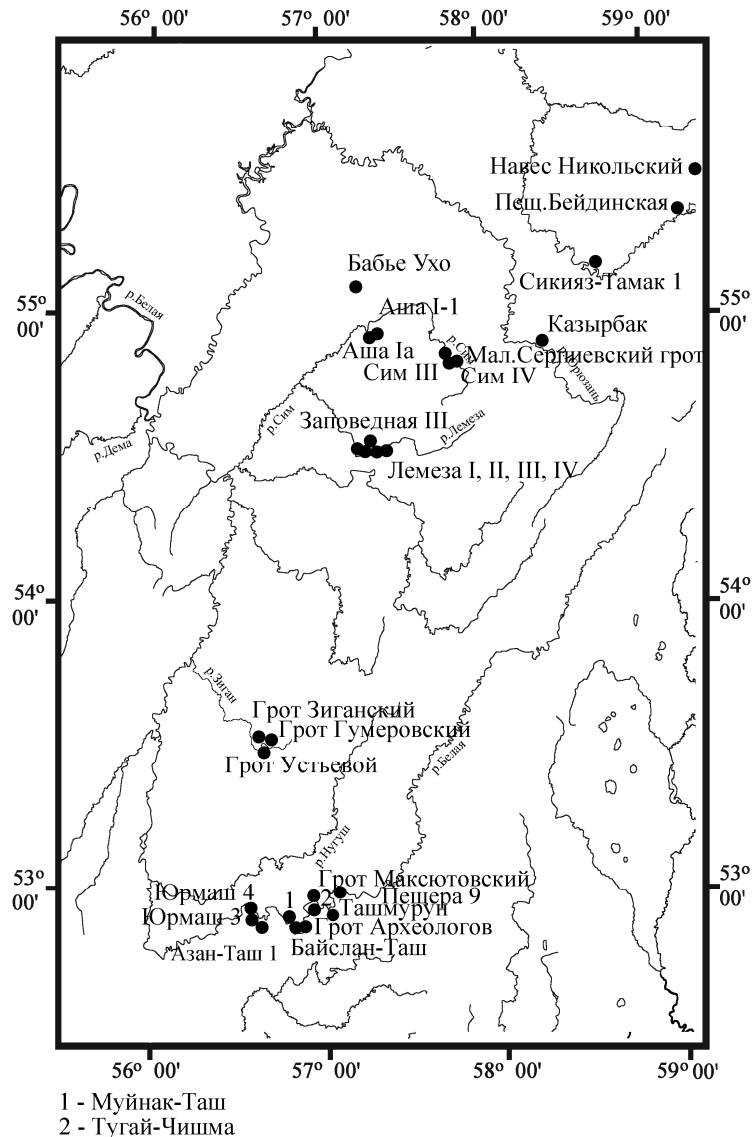


Рис. 1. Расположение местонахождений голоценовых остатков земноводных и пресмыкающихся на западном макросклоне Южного Урала

**2.5. Методы палеоэкологического анализа.** Для подсчета долей видов в голоценовых сообществах земноводных и пресмыкающихся за основу бралась доля всех определяемых остатков каждого вида в локальных и региональных сообществах. При оценке структуры и динамики сообществ земноводных и пресмыкающихся использовались словесные оценки доминирования видов (Кузякин, 1962; Малеева, 1982, 1983).

Для характеристики структуры локальных сообществ земноводных и пресмыкающихся применены индексы видового разнообразия Маргалефа ( $d$ ) и выравнинности долей видов – индекс Пиелу ( $e$ ) (Одум, 1975, Мэгарран, 1992; Смирнов, 1992; Смирнов, Маркова, 1996; Smirnov, 1998).

Для определения сходства голоценовых локальных сообществ был использован кластерный анализ долей остатков видов в локальных сообществах. Расчеты проводились с помощью программы «Statistica 6.0».

### ГЛАВА 3. ДИНАМИКА СОСТАВА СООБЩЕСТВ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ЗАПАДНОГО МАКРОСКЛОНА ЮЖНОГО УРАЛА В ГОЛОЦЕНЕ

**3.1. Динамика состава сообществ земноводных.** На западном макросклоне Южного Урала на протяжении голоцена, вплоть до современности, постоянно обитали: серая жаба, остромордая лягушка и травяная лягушка. К видам с флуктуирующей динамикой наличия-отсутствия в течение голоцена в сообществах земноводных отнесены: обыкновенная чесночница и озерная лягушка. Редкими голоценовыми видами, каждый из которых обнаружен только в одном из локальных сообществ земноводных, являются: обыкновенный тритон, гребенчатый тритон, жерлянка и зеленая жаба (табл. 1). Сообщества земноводных с южной части западного макросклона отличаются большим количеством видов, присутствием обыкновенного тритона, обыкновенной чесночницы и зеленой жабы. Современный видовой состав сообществ земноводных западного макросклона Южного Урала сложился в конце позднего голоцена, вероятно, в историческое время, когда в горную часть по антропогенным биотопам стали проникать виды, более характерные для лесостепного Предуралья – тритоны, жерлянки, озерные лягушки.

**3.2. Характеристика видов земноводных.** В разделе рассматривается распространение на изученной территории каждого обнаруженного вида с раннего голоцена и до настоящего времени.

**3.3. Динамика состава сообществ пресмыкающихся.** На западном макросклоне Южного Урала на протяжении голоцена, вплоть до современности, постоянно обитали следующие виды: веретеница ломкая, прыткая ящерица, живородящая ящерица, обыкновенная медянка, обыкновенный уж и обыкновенная гадюка. К видам с флуктуирующей динамикой наличия-отсутствия в сообществах пресмыкающихся в течение голоцена отнесены: узорчатый полоз, водяной уж и степная гадюка. К редкому голоценовому виду, который обнаружен только в одном локальном сообществе, относится разноцветная ящурка (табл. 2). Южные сообщества, по сравнению с северными сообществами, характеризуются большим количеством видов, наличием разноцветной ящурки, узорчатого полоза, большей представленностью в разные этапы голоцена прыткой ящерицы, водяного ужа и степной гадюки. Современный видовой состав сообществ пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала сложился в конце позднего голоцена, когда из состава сообществ исчезли виды, характерные для степных биотопов – узорчатый полоз, водяной уж и степная гадюка. Степная гадюка в настоящее время сохранилась только в крайней южной части горно-лесостепного пояса западного макросклона.



**3.4. Характеристика видов пресмыкающихся.** В разделе рассматривается распространение на изученной территории каждого обнаруженного вида с раннего голоцена и до настоящего времени.

#### ГЛАВА 4. ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ЗАПАДНОГО МАКРОСКЛОНА ЮЖНОГО УРАЛА В ГОЛОЦЕНЕ

**4.1. Изменения структуры сообществ земноводных по степени доминирования видов.** В голоцене стабильную численность и доминирующее положение в сообществах земноводных занимала травяная лягушка (табл. 1). Серая жаба в этих сообществах была субдоминантом и также имела относительно постоянную численность. В категорию вида с флуктуирующей численностью, от очень редкого до доминирующего, отнесена только остромордая лягушка. Остальные виды в течение голоцена были редкими или очень редкими – обыкновенный тритон, жерлянка, обыкновенная чесночница, зеленая жаба и озерная лягушка. Структура доминирования региональных и локальных сообществ северной части макросклона сходная. В сообществах южной части макросклона остромордая лягушка с категории доминанта в раннем голоцене переходит в разряд субдоминантов к позднему голоцену. Травяная лягушка постоянно остается содоминантом. Серая жаба только к концу голоцена становится субдоминантом (рис. 2).

**4.2. Изменения структуры сообществ пресмыкающихся по степени доминирования видов.** В голоцене в сообществах пресмыкающихся стабильную численность и субдоминирующее положение занимали только водяной уж и обыкновенная гадюка. Не изменялась относительная численность редкой в голоцене живородящей ящерицы. Узорчатый полоз на рубеже раннего – среднего голоцена изменяет категорию численности с редкой до очень редкой. Численность других видов флуктуировала в значительных пределах. Веретеница ломкая и обыкновенная медянка к позднему голоцену увеличивают численность с субдоминантов до содоминантов. Степень доминирования прыткой ящерицы и степной гадюки изменилась в сообществах с раннего голоцена до позднего голоцена от содоминанта до субдоминанта. Значительно флуктуировала в течение голоцена в сообществах относительная численность обыкновенного ужа. В раннем голоцене обыкновенный уж входил в категорию редких видов, в среднем голоцене был доминантом, а в позднеголоценовых сообществах являлся субдоминантом (табл. 2). В южной части западного макросклона Южного Урала структура локальных сообществ отличается от региональных незначительно.

**4.3. Параметры биоразнообразия локальных сообществ земноводных западного макросклона Южного Урала.** Во всех сообществах установлено крайне неравномерное распределение по выравненности долей видов (рис. 3). Самые низкие показатели выравненности (индекс «е» менее 0,15) отмечены

Таблица 1. Состав и структура голоценовых региональных сообществ земноводных (%) западного макросклона Южного Урала

Таксоны	1*	2	3	4	5	6
Отр. CAUDATA						
Сем. Salamandridae						
<i>Lissotriton vulgaris</i>	-	0,43	-	-	-	-
<i>Triturus cristatus</i>	-	-	-	-	-	1,85
Отр. ANURA						
Сем. Bombinatoridae						
<i>Bombina</i> sp.	-	-	-	0,01	-	-
Сем. Pelobatidae						
<i>Pelobates fuscus</i>	0,18	-	-	0,01	-	-
Сем. Bufonidae						
<i>Bufo bufo</i>	4,25	4,35	12,59	6,14	2,08	3,70
<i>B. viridis</i>	-	0,43	-	-	-	-
Сем. Ranidae						
<i>Rana arvalis</i>	3,89	6,96	42,66	0,15	2,67	-
<i>R. ridibunda</i>	-	0,43	-	0,01	-	-
<i>R. temporaria</i>	26,37	24,35	20,98	29,50	26,41	44,44
Таксоны, не определенные до вида	65,31	63,48	23,77	64,18	68,84	50,01
Всего видов:	4	6	3	6	3	3
Всего остатков:	565	230	143	6691	337	54

\*Голоцен: 1 – ранний, 2 – средний, 3 – конец среднего-начало позднего, 4 – поздний, 5 – конец позднего, 6 – современность (субрецентные).

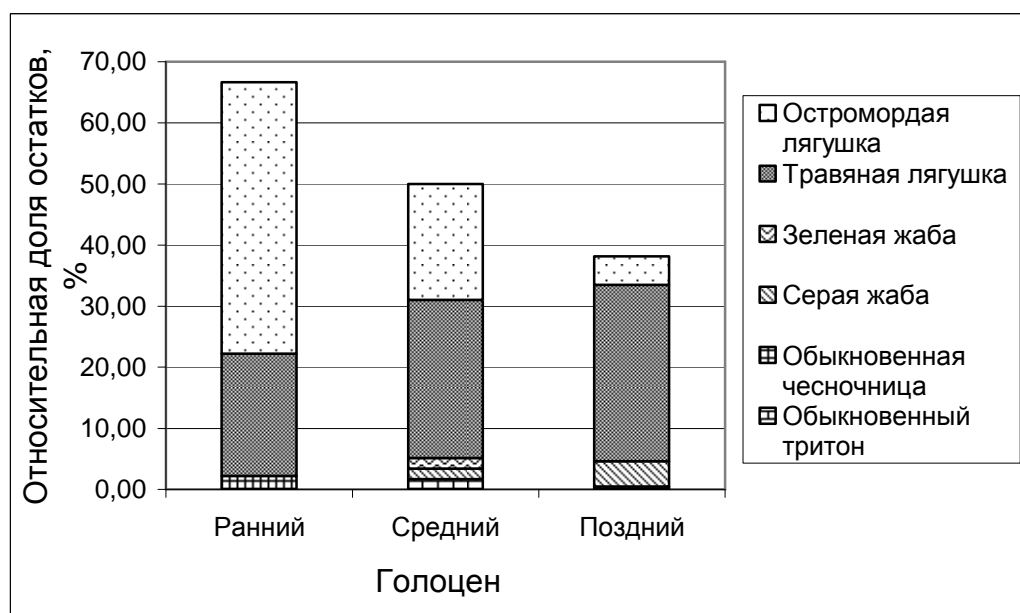


Рис. 2. Динамика видов, образующих ядро локальных голоценовых сообществ земноводных южной части западного макросклона Южного Урала.

Таблица 2. Состав и структура голоценовых региональных сообществ пресмыкающихся ( %) западного макросклона Южного Урала

Таксоны	1*	2	4	5	6
ОТР. SQUAMATA					
Сем. Anguidae					
<i>Anguis fragilis</i>	4,04	8,85	25,70	18,75	8,91
Сем. Lacertidae					
<i>Eremias cf. arguta</i>	-	0,14	-	-	-
<i>Lacerta agilis</i>	16,40	1,59	9,72	25,00	-
<i>L. vivipara</i>	0,34	0,31	0,86	-	0,99
Сем. Colubridae					
<i>Coronella austriaca</i>	3,93	6,20	10,58	12,50	-
<i>Elaphe dione</i>	0,11	0,03	-	-	-
<i>Natrix natrix</i>	0,34	32,81	7,13	25,00	47,52
<i>N. tessellata</i>	1,12	1,20	1,51	-	-
Сем. Viperidae					
<i>Vipera berus</i>	2,36	2,51	4,54	-	36,63
<i>V. ursinii</i>	18,99	2,35	6,70	-	-
Таксоны, не определенные до вида	52,37	44,01	33,26	18,75	5,95
Всего видов:	9	10	8	4	4
Всего остатков:	869	3581	463	16	101

\* – см. таблицу 1.

в сообществах северной части изученной территории. Эти сообщества характеризуются доминированием травяных лягушек. Во второй группе сообществ (индекс «е» 0,17-0,22) снижается доля остатков травяной лягушки и возрастает доля остатков остромордой лягушки. Наибольшую выравненность имело сообщество земноводных южной части в среднем голоцене, которое включало 5 видов. Подобно распределяются на группы сообщества земноводных по индексу видового разнообразия «d». Наиболее низки показатели в сообществах с северной части изученной территории (0,39 – 0,43). Во второй группе сообществ индексы видового разнообразия варьируют от 0,59 до 0,75. Количество видов в этих сообществах также 3-4, но общее количество определяемых остатков относительно меньше, чем в первой группе сообществ. Максимальное значение индекса «d» (1,19) имеет сообщество южной части западного макросклона в среднем голоцене, в котором по незначительному количеству костных остатков определено 5 видов.

Сходство голоценовых сообществ земноводных западного макросклона Южного Урала, рассчитанное по видовому составу и структуре доминирования в сообществах, показано на дендрограмме (рис. 4). Выделяются два кластера сообществ с наибольшим сходством. Сообщества с северной части западного макросклона имеют большее сходство, как видового состава, так и структуры, чем сообщества с южной части.

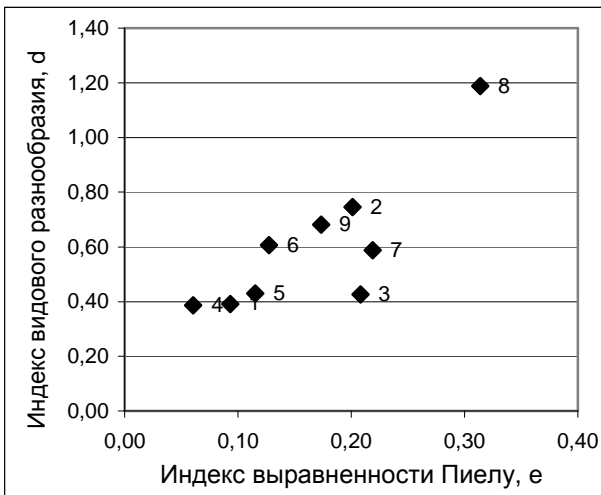


Рис. 3. Индексы видового разнообразия и выравнивания долей видов голоценовых локальных сообществ земноводных западного макросклона Южного Урала.

Сообщества северной части макросклона: 1 – раннеголоценовое; 2 – среднеголоценовое; 3 – средне-позднеголоценовое; 4 – позднеголоценовое; 5 – конца позднего голоцена; 6 – современное (субрецентное). Сообщества южной части макросклона: 7 – раннеголоценовое; 8 – среднеголоценовое; 9 – позднеголоценовое.

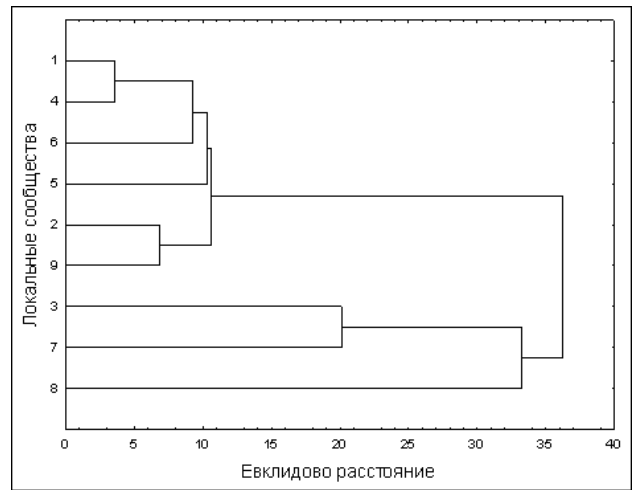


Рис. 4. Дендрограмма сходства голоценовых локальных сообществ земноводных западного макросклона Южного Урала.

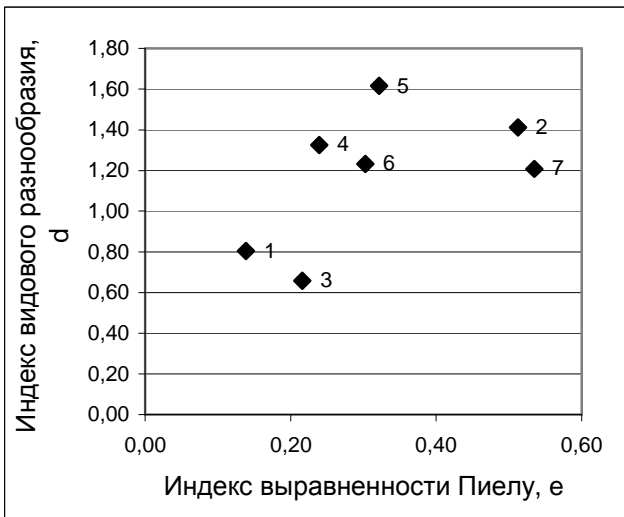


Рис. 5. Индексы видового разнообразия и выравнивания долей видов голоценовых локальных сообществ пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала.

Сообщества северной части макросклона: 1 – среднеголоценовое; 2 – позднеголоценовое; 3 – современное (субрецентное). Сообщества южной части макросклона: 4 – раннеголоценовое; 5 – среднеголоценовое; 6 – позднеголоценовое; 7 – конца позднего голоцена.

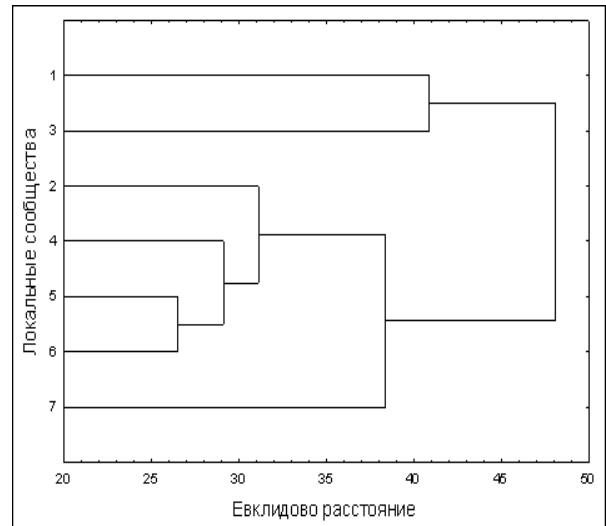


Рис. 6. Дендрограмма сходства голоценовых локальных сообществ пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала.

**4.4. Параметры биоразнообразия локальных сообществ пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала.** По индексу выравненности «е» сообщества можно разделить на 2 группы (рис. 5). Первая группа сообществ имеет крайне неравномерное распределение долей остатков видов («е» от 0,14 до 0,32). Количество видов в этих сообществах варьирует от 4 до 10, определяемые остатки многочисленны, сообщества характеризуются значительным преобладанием 1-2 видов. В сообществах северной части макросклона это веретеница ломкая, обыкновенный уж и обыкновенная гадюка; в сообществах южной части – веретеница ломкая и степная гадюка. Вторая группа сообществ («е» от 0,51 до 0,54) характеризуется неравномерным распределением долей остатков видов, бедным видовым составом (4 вида) и незначительным количеством определяемых остатков. Индексы видового разнообразия «d» наиболее низки в сообществах с северной части изученной территории (0,66-0,8). Это связано с относительной бедностью видового состава сообществ (4-7 видов) и многочисленностью определяемых остатков. Остальные сообщества имеют индексы видового разнообразия от 1,21 до 1,62, и в этих сообществах насчитывается от 5 до 10 видов. Максимальное значение индекса «d» (1,62) имеет среднеголоценовое сообщество с южной части макросклона, в котором определено 10 видов.

Сходство голоценовых сообществ пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала, рассчитанное по видовому составу и структуре доминирования в сообществах, показано на дендрограмме (рис. 6). Выделяются два кластера сообществ с наибольшим сходством. Сообщества южной части западного макросклона имеют большее сходство как видового состава, так и структуры, чем с северной части.

**4.5. Динамика групп видов земноводных, выделенных по местообитанию.** Виды земноводных, обитавшие в голоцене на западном макросклоне Южного Урала, были разделены на две группы по их отношению к местообитаниям. К первой группе отнесены виды, которые заселяют закрытые (лесные) местообитания (обыкновенный тритон, гребенчатый тритон, серая жаба и травяная лягушка); ко второй – виды, обитающие преимущественно в условиях открытых (околоводных, луговых, степных) местообитаний (жерлянка, чесночница, зеленая жаба, остромордая и озерная лягушки) (Гаранин, 1983; Кузьмин, 1999; Ратников, 1996). В течение голоцена, кроме конца среднего голоцена, в структуре сообществ земноводных резко доминировала группа видов, характерных для закрытых местообитаний (от 29 до 50% остатков) (рис. 7). В локальных сообществах южной части макросклона прослеживается тенденция к увеличению в течение голоцена доли видов, характерных для закрытых (лесных) местообитаний, и уменьшение доли видов открытых биотопов (рис. 8).

**4.6. Динамика групп видов пресмыкающихся, выделенных по местообитанию.** К группе видов, предпочитающих заселять в условиях гор Южного Урала закрытые местообитания, отнесены: веретеница ломкая, живородящая ящерица, обыкновенная медянка, обыкновенный уж и обыкновенная гадюка. В открытых биотопах чаще встречаются: разноцветная

ящурка, прыткая ящерица, узорчатый полоз, водяной уж и степная гадюка (Гаранин, 1983; Яковлева, 1998; Хабибуллин, 2001). На западном макросклоне Южного Урала только в раннем голоцене в региональных сообществах пресмыкающихся доминировали виды, предпочитающие открытые пространства (38%). Со среднего голоцена и до современности группа видов закрытых местообитаний занимает доминирующее положение (рис. 9). В южной части западного макросклона в течение голоцена отмечается характерная динамика уменьшения доли видов открытых пространств и увеличения доли видов закрытых биотопов. Это изменение происходит на рубеже среднего и позднего голоцена (рис. 10).

**4.7. Сообщества земноводных и пресмыкающихся и изменения природной среды в голоцене на западном макросклоне Южного Урала.** Основной комплекс видов современных сообществ земноводных и пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала, состоящий из серой жабы, остромордой лягушки, травяной лягушки, живородящей ящерицы, обыкновенного ужа и обыкновенной гадюки, сложился в первой половине раннего голоцена, когда на Южном Урале начала формироваться лесная растительность. В более теплые и менее увлажненные фазы раннего голоцена с началом распространения лесостепных экосистем в сообщества пресмыкающихся южной части макросклона входили: узорчатый полоз,

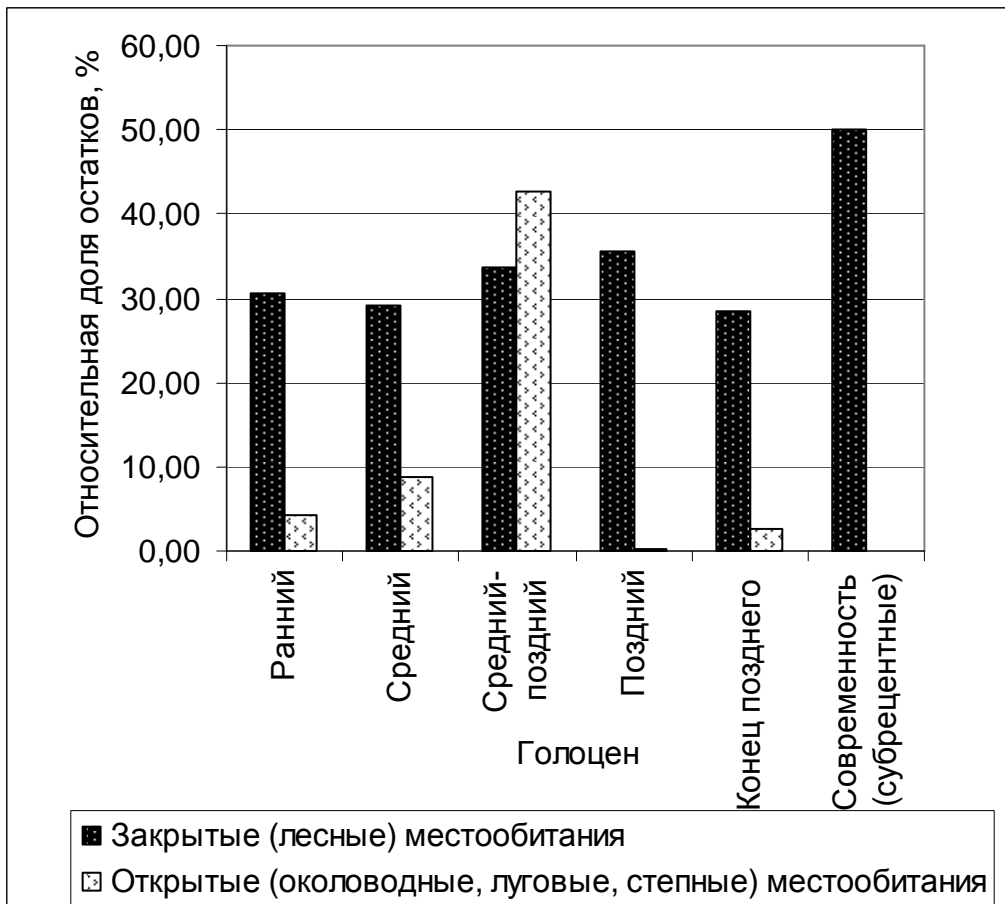


Рис. 7. Динамика соотношения групп видов земноводных западного макросклона Южного Урала, выделенных по местообитанию, в голоцене.

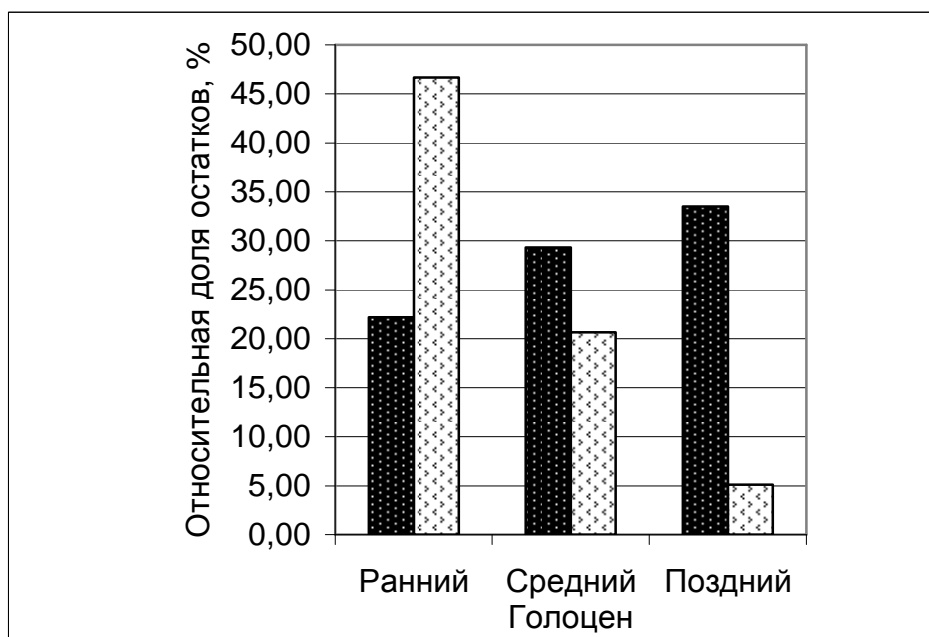


Рис. 8. Динамика соотношения групп видов земноводных южной части западного макросклона Южного Урала, выделенных по местообитанию, в голоцене. Условные обозначения см. на рис. 7.

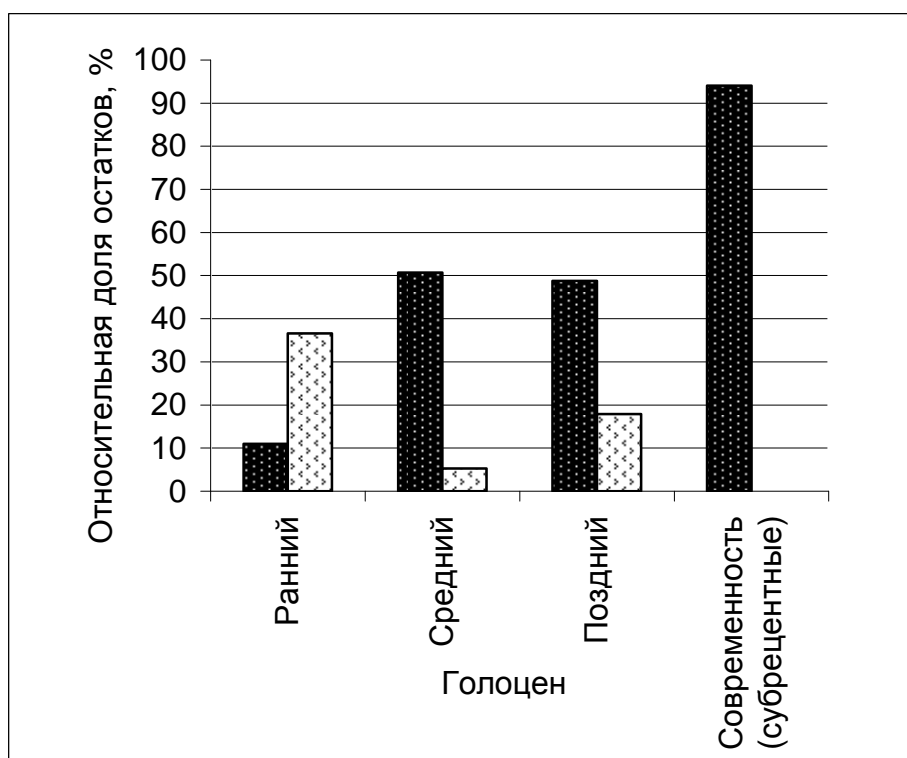


Рис. 9. Динамика соотношения групп видов пресмыкающихся западного макросклона Южного Урала, выделенных по местообитанию, в голоцене. Условные обозначения см. на рис. 7.

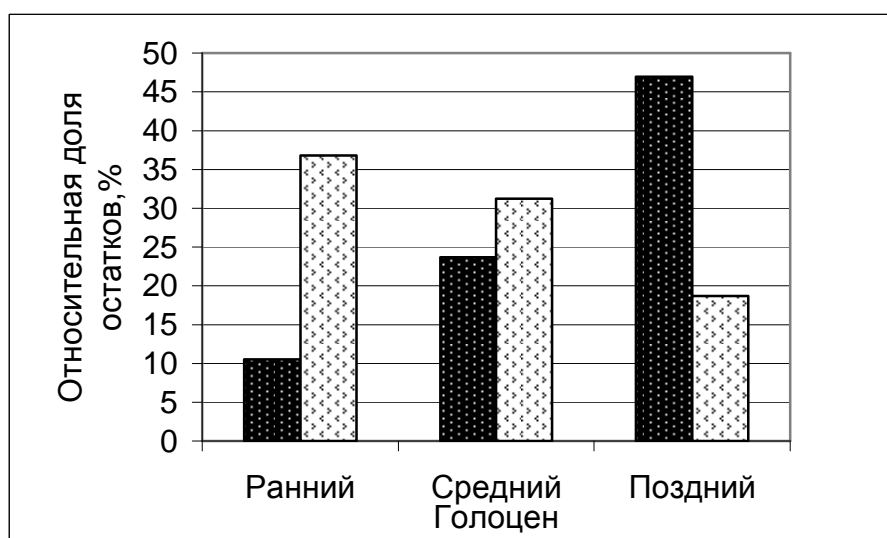


Рис. 10. Динамика соотношения групп видов пресмыкающихся южной части западного макросклона Южного Урала, выделенных по местообитанию, в голоцене. Условные обозначения см. на рис. 7.

водяной уж и степная гадюка. В среднеголоценовый климатический оптимум, в связи с продолжающимся потеплением и умеренным увлажнением, сообщества земноводных обогатились обыкновенным тритоном, зеленой жабой и озерной лягушкой. Водяной уж и степная гадюка по открытым биотопам распространились до северной части макросклона. Кроме того, на юге региона в степных биоценозах обитали разноцветная ящурка и узорчатый полоз. В позднем голоцене еще сохранялись лесостепи, но с увлажнением климата начался процесс распространения лесной растительности. К современности, с развитием сплошного лесного покрова, в сообществах земноводных и пресмыкающихся сохранились виды, предпочитающие закрытые лесные местообитания, границы ареалов степных видов сместились к югу.

**4.8. Соотношение полов в голоценовых популяциях серой жабы, травяной лягушки и остромордой лягушки.** По особенностям строения плечевых костей серой жабы, травяной лягушки и остромордой лягушки можно определить половую принадлежность особей (Ратников, 1999б; 2002; Ratnikov, 2001). Это позволяет установить соотношение полов в голоценовых популяциях этих видов. Наиболее показательны материалы из позднеголоценового местонахождения Лемеза IV, где обнаружено 215 плечевых костей серой жабы (самцы – 70%, самки – 30%). Подобное соотношение полов установлено и для современных популяций серой жабы (Топоркова, Шилова, 1980; Ануфриев, Бобрецов, 1996). В позднеголоценовых популяциях травяной лягушки соотношение полов противоположное: количество самцов составляет около 30%, а самок около 70%. Наиболее показательны данные из местонахождения Лемеза IV, где определено 334 плечевые кости травяных лягушек. В современных популяциях травяных лягушек доля самок больше, чем самцов (Лебединский, Поморина, 2008).



Голоценовые находки плечевых костей остромордых лягушек немногочисленны, но даже по этим данным можно предположить, что самки численно преобладали над самцами, что согласуется с данными по половой структуре современных популяций этого вида (Чибилев, 2003).

## ВЫВОДЫ

1. На западном макросклоне Южного Урала для голоцена установлено обитание представителей следующих таксонов: 2 отрядов (Caudata, Anura), 5 семейств (Salamandridae, Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Ranidae), 6 родов (*Lissotriton*, *Triturus*, *Bombina*, *Pelobates*, *Bufo*, *Rana*) и 8 видов земноводных (*L. vulgaris*, *T. cristatus*, *P. fuscus*, *B. bufo*, *B. viridis*, *R. temporaria*, *R. arvalis*, *R. ridibunda*); 1 отряда (Squamata), 4 семейств (Anguidae, Lacertidae, Colubridae, Viperidae), 7 родов (*Anguis*, *Eremias*, *Lacerta*, *Coronella*, *Elaphe*, *Natrix*, *Vipera*) и 10 видов пресмыкающихся (*A. fragilis*, *E. cf. arguta*, *L. agilis*, *L. vivipara*, *C. austriaca*, *El. dione*, *N. natrix*, *N. tessellata*, *V. berus*, *V. ursinii*).

2. В голоцене на данной территории постоянно обитали 3 вида земноводных (*Bufo bufo*, *Rana temporaria* и *R. arvalis*), наличие 2 видов (*Pelobates fuscus* и *Rana ridibunda*) в составе сообществ имело флуктуирующий характер, для 3 видов (*Lissotriton vulgaris*, *Triturus cristatus*, *Bufo viridis*) и *Bombina* sp., зафиксировано присутствие только в одном из локальных голоценовых сообществ. 6 видов пресмыкающихся (*Anguis fragilis*, *Lacerta agilis*, *L. vivipara*, *Coronella austriaca*, *Natrix natrix* и *Vipera berus*) постоянно обитали в голоцене на данной территории, наличие 3 видов (*Elaphe dione*, *Natrix tessellata* и *Vipera ursinii*) имело флуктуирующий характер и 1 вид (*Eremias cf. arguta*) установлен только в одном голоценовом локальном сообществе.

3. В голоцене в сообществах земноводных доминировала *Rana temporaria* (24-44%), *Bufo bufo* была субдоминантом (4-12%). В сообществах пресмыкающихся в раннем голоцене содоминантами были *Lacerta agilis* (16%) и *Vipera ursinii* (18%). В среднем голоцене доминировал *Natrix natrix* (32%), субдоминантами являлись *Anguis fragilis* (9%) и *Coronella austriaca* (6%). В позднем голоцене доминировала *Anguis fragilis* (26%), содоминантом являлась *Coronella austriaca* (11%).

4. Изученные локальные сообщества земноводных и пресмыкающихся голоцена западного макросклона Южного Урала характеризуются низкими индексами выравненности долей видов и видового разнообразия. Голоценовые сообщества земноводных северной части макросклона по видовому составу и структуре доминирования имеют большее сходство, чем сообщества южной части. Локальные голоценовые сообщества пресмыкающихся южной части макросклона по видовому составу и структуре доминирования имеют большее сходство, чем сообщества северной части.

5. В течение голоцена в сообществах земноводных северной части западного макросклона Южного Урала преобладали виды, характерные для

закрытых лесных местообитаний, а в южной части доля видов открытых местообитаний в течение голоцена сокращалась и увеличивалась доля видов закрытых местообитаний. В региональных сообществах пресмыкающихся, начиная со среднего голоцена, преобладали виды закрытых лесных местообитаний, и в субрецентных сообществах степные виды отсутствовали. В южной части западного макросклона в течение голоцена происходила смена преобладания видов открытых пространств на преобладание видов закрытых местообитаний.

6. Половая структура позднеголоценовых популяций *Bufo bufo* (самцы – 70%, самки – 30%) и *Rana temporaria* (самцы – 30%, самки – 70%) западного макросклона Южного Урала аналогична половой структуре современных популяций этих видов.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### В изданиях, рекомендованных ВАК

1. Яковлева Т.И., Яковлев А.Г. Динамика герпетофауны западного макросклона гор Южного Урала в голоцене // Вестник Оренбургского университета. Специальный выпуск. 2007. Вып. 75. С. 434-436.

2. Danukalova G., Yakovlev A., Alimbekova L., Yakovleva T., Morozova E., Eremeev A., Kosintsev P. Biostratigraphy of the Upper Pleistocene (Upper Neopleistocene)–Holocene deposits of the Lemeza River valley of the Southern Urals region (Russia) // Quaternary International. 2008. Vol. 190, issue 1. P. 38-57.

### Статьи в сборниках научных трудов и тезисы докладов на научных конференциях

1. Яковлев А.Г., Яковлева Т.И. Зоологические экскурсии в районе памятника природы «Водопад Атыш» (земноводные и пресмыкающиеся) // Башкирский край. Вып.7. Уфа: Изд-во НМ РБ, 1997. С.123-131.

2. Яковлев А.Г., Яковлева Т.И., Сатаев Р.М., Хабибуллин В.Ф., Байтеряков Р.Г. Новые данные по фауне земноводных и пресмыкающихся Башкирии // Башкирский край. Вып.7. Уфа: Изд-во НМ РБ, 1997. С.132-142.

3. Яковлева Т.И. Фауна рыб, земноводных и пресмыкающихся памятника природы "Водопад Атыш" (Южный Урал) // Экологические проблемы Республики Башкортостан (Межвуз. сб.). Уфа: Изд-во БГПИ, 1997. С. 223-228.

4. Яковлева Т.И. Некоторые данные по биологии и морфологии земноводных и пресмыкающихся западного склона гор Южного Урала // Современные экологические проблемы (Межвуз. сб.). Уфа: Изд-во БГПИ, 1998. С. 95-100.

5. Яковлева Т.И. Диагностические признаки костей серых жаб (*Bufo bufo* L.) и травяных лягушек (*Rana temporaria* L.) // Экологические проблемы современности: Межвуз. сб. науч. тр. Ч. II. Уфа: Изд-во БГПУ, 2001. С.132-137.

6. Яковлева Т.И. Голоценовые земноводные и пресмыкающиеся среднего течения р. Лемезы (Южный Урал) // Итоги биологических исследований. 2001 г. Вып. 7.: Сб. науч. тр. Уфа: РИО БашГУ, 2002. С. 61-64.

7. Яковлева Т.И. Голоценовые находки земноводных и пресмыкающихся, включенных в Красную книгу Республики Башкортостан // Университетская наука – Республике Башкортостан: Том I. Естественные науки: Материалы науч.-практ. конф., посвященной 95-летию основания Башкирского государственного университета. Уфа: РИО БашГУ, 2004. С. 159-161.

8. Яковлева Т.И. Позднеголоценовые земноводные и пресмыкающиеся широтного течения р. Белой (Южный Урал) // Проблемы сохранения биоразнообразия на Южном Урале. Тезисы докладов Региональной науч.-практ. конф. Уфа, 2004. С. 129-130.

9. Яковлев А.Г., Данукалова Г.А., Яковлева Т.И., Алимбекова Л.И., Морозова Е.М. Биостратиграфическая характеристика голоценовых отложений местонахождения «Грот Ташмурун» (Южный Урал) // Геологический сборник № 4. Информационные материалы / ИГ УНЦ РАН. Уфа: Гилем, 2004. С. 101-105.

10. Яковлев А.Г., Данукалова Г.А., Алимбекова Л.И., Яковлева Т.И., Еремеев А.А., Морозова Е.М. Биостратиграфическая характеристика отложений позднего неоплейстоцена-голоцена в районе памятника природы «Водопад Атыш» (Южный Урал) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. Сб. науч. тр. Челябинск: Рифей, 2005. С. 260-304.

11. Яковлев А.Г., Едренкина Л.А., Яковлева Т.И. Новое местонахождение степной гадюки на территории Южного Предуралья // Уралэкология, природные ресурсы – 2005: Материалы Всероссийской науч.-практ. конф. Уфа-Москва, 2005. С. 217-218.

12. Danukalova G., Yakovlev A., Alimbekova L., Yakovleva T., Morozova E., Eremeev A. Late Neopleistocene – Holocene deposits, flora and fauna of the Lemeza river valley (Southern Urals) // Volume of Abstracts, INQUA SEQS – 2006 conference «Quaternary Stratigraphy and Evolution of the Alpine Region in the European and Global Framework». Milan: Universita degli Studi di Milano-Bicocca, 2006. P. 36-37.

13. Яковлева Т.И., Яковлев А.Г. Голоценовые земноводные западного макросклона Южного Урала // Фундаментальные проблемы квартала: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований: Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода, г. Новосибирск, 12-23 октября, 2009 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. С. 652-654.