

УДК 57.071.22:599.323

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ НА ПУТИ ИЗ ОБЪЕКТОВ БИОЦЕНОЗОВ В СУБФОССИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ

© 2020 г. Ю. Э. Кропачева^а, *, Н. Г. Смирнов^а, **

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург 620144, Россия

*e-mail: kropachevaje@yandex.ru

**e-mail: nsmirnov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 02.09.2019 г.

После доработки 15.09.2019 г.

Принята к публикации 20.09.2019 г.

Выполнен обзор широкого круга проблем, возникающих при проведении палеореконструкций сообществ мелких млекопитающих и индивидуальных характеристик животных. Обсуждаются закономерности трансформации и потери информации на этапах перехода мелких млекопитающих из объектов биоценозов в субфоссильное состояние через стадию жертв птиц-миофагов. Анализ литературы позволил показать возможности и ограничения современных методов реконструкции размеров, возраста и рациона мелких млекопитающих по коренным зубам. Рассматриваются результаты исследований воздействия веществ пищеварительной системы сов на морфологические параметры остатков мелких млекопитающих. Особое внимание уделено процессам, в которых костные остатки животных становятся частью отложений и переходят в субфоссильное состояние. Показана трансформация характеристик сообществ мелких млекопитающих и внутривидовой структуры видов в результате избирательного питания хищных птиц. Продемонстрирована важность учета дифференцированной потери костных остатков разного размера, которая происходит при их переваривании и рассеивании в отложении.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, совы, избирательность питания, тафономия, размер, возраст и рацион животных, палеореконструкции

DOI: 10.31857/S0044513420050062

Одной из актуальных задач современной биологии является прогнозирование динамики экосистем в связи с глобальными климатическими изменениями. Для ее решения привлекается большой комплекс подходов и методов, в ряду которых используется метод исторических аналогий событий прошлого. Особенно важно понимание процессов, происходивших в голоцене (10–0 тыс. л. н.), т.к. они затрагивали современные сообщества. Изучением данного периода занимается историческая экология, в развитие которой во второй половине 20 века внес выдающийся вклад Л.Г. Динесман. 100-летию со дня рождения этого замечательного ученого и человека авторы посвящают свою работу.

В настоящее время получило развитие направление исторической экологии, посвященное совершенствованию процедур экологических реконструкций путем оценки степеней и форм трансформации и редукции информации при переходе мелких млекопитающих из объектов биоценозов в субфоссильное состояние. Исследования данного направления находятся на пере-

сечении орнитологии, териологии, биологии развития и тафономии.

Практически любой аспект, изучаемый в исторической экологии, проходит предварительные этапы исследований на современном материале, когда оцениваются его информативность для палеореконструкций, а также степень искажения информации и погрешности данных. Направление исследований, которому посвящена данная работа, охватывает предшествующие и начальные этапы тафономического процесса, происходящего в орнитогенных отложениях, и включает несколько разделов. Первый раздел охватывает исследования живых объектов как части биоценозов. Второй раздел посвящен изучению их орнитогенной трансформации (избирательность попадания животных в жертву пернатому хищнику и разрушение их костных остатков и зубов при переваривании). Первые два раздела включают исследования в природе и моделирование некоторых процессов в условиях эксперимента. Третий раздел посвящен исследованию начальных этапов тафономического процесса. Он основан

на изучении современных орнитогенных отложений, сформированных и усредненных за несколько десятилетий. Проводится сравнение состава и структуры жертв из отложений с данными многолетнего мониторинга населения мелких млекопитающих. Изучается воздействие факторов фоссилизации на костные остатки животных. Статья посвящена обзору проблем, возникающих при палеорекострукциях сообществ мелких млекопитающих и индивидуальных характеристик животных, связанных с переходом живых организмов в состояние субфоссильных остатков.

Реконструкции размеров, возраста и морфологических характеристик мелких млекопитающих по одонтологическим признакам

Для уточнения и детализации палеонтологических реконструкций требуется выявление источников погрешностей, связанных с ростом и жизнедеятельностью животных. Определение величин этих погрешностей и разработка методов их устранения являются целью работ данного раздела.

Реконструкция размеров животных

Размер — одна из характеристик, позволяющих судить о ряде экологических, физиологических, эволюционных и других особенностях животных (Шмидт-Ниельсен, 1987; Martin, 1996; Hopkins, 2018). Размер млекопитающих чаще всего характеризуется его массой, реже — длиной тела. Реконструкция размеров мелких млекопитающих проводится как в неонтологических так и в палеонтологических работах. Определение размера современных животных по костным остаткам бывает необходимо, например, при изучении избирательности питания хищных птиц. Особенно точные результаты реконструкций размеров жертв исследователи получают основываясь на отношениях частей скелета и размеров тела животных, отловленных на охотничьих территориях изучаемых птиц (Balčiauskas, Balčiauskienė, 2014, 2014a).

При реконструкциях размеров древних животных применяется актуалистический подход — используются аллометрические отношения между скелетными размерами и размерами, полученными на современных видах (Freudenthal, Martín-Suárez, 2013). Вековая изменчивость размеров тела млекопитающих доступна для изучения на материалах субфоссильных остатков из раскопок и по музейным коллекциям (Yom-Tov, Yom-Tov, 2004). Колебания размеров тела млекопитающих в холодные и теплые эпохи плейстоцена и голоцена служат предметом исследования палеозоологических работ (Bertrand et al., 2016; Lozano-Fernández et al., 2013).

Для большинства видов мелких млекопитающих коренные зубы являются наиболее часто ис-

пользуемым палеонтологическим материалом. Это обусловлено как возможностью видовой диагностики, так и наилучшей сохранностью этих частей скелета. Зачастую палеонтологи работают с изолированными зубами, не имея возможности провести промеры краниальных и посткраниальных элементов скелета, выбрав наиболее информативные для реконструкций размеров тела животного кости (Fortelius, 1990; Borowski et al., 2008). Таким образом, о размерах зверей составляют представление по размерам их изолированных зубов, чаще всего это первый нижний моляр (m1). Для оценки размеров измеряют длину и ширину жевательной поверхности, длину коронки с боковой поверхности. Принципы реконструкций размеров тела ископаемых млекопитающих и проблемы, возникающие при таких исследованиях, изложены в нескольких обобщающих работах (Damuth et al., 1990; Fortelius, 1990; Freudenthal, Martín-Suárez, 2013; Hopkins, 2018). Проблемы, освещенные в перечисленных работах, упомянем тезисно, уделив внимание в основном тем аспектам, которые связаны с ростом и функционированием зубов при жизни животных.

При описании размера в целом для вида существенного значения не имеют изменения массы по сезонам, половые и возрастные различия, влияющие на индивидуальный размер животного (Hopkins, 2018). Имеет значение то, что отношения между размером тела и размерами частей скелета различны в разных систематических группах животных (Gould, 1975; Hopkins, 2018). Такие различия показаны и для семейств грызунов (Hopkins, 2008, 2018; Freudenthal, Martín-Suárez, 2013). Поэтому легче реконструировать размеры животного, когда имеется современный представитель того же вида для создания обучающей группы. В случае, когда стоит задача реконструкции размеров вымершего вида, она осложняется тем, что аллометрические отношения зубов и размеров тела у него могут быть отличными от его современных родственных видов (Millien, Vovv, 2010; Hopkins, 2018).

Одно из основных затруднений реконструкций индивидуальных размеров заключается в относительно слабой связи размеров зуба и тела на внутривидовом уровне. Так, в однородных по размеру моляра группах полевки-экономки разброс значений длин тела достигал 60 мм. Коэффициент корреляции Пирсона между длиной моляра и тела варьировал в широких пределах в выборках из разных регионов Урала и Ямала (Кропачева и др., 2015). Задача осложняется тем, что соотношение размеров тела и моляров изменяется с возрастом. Это явление наиболее ярко проявляется у животных, коренные зубы которых имеют высокую коронку и не образуют корней (гипселодонтный тип строения зубов). У этих жи-

вотных рост зуба в высоту продолжается всю жизнь, а в длину — значительную часть жизни.

В ряде работ на серых полевках, проведенных разными методами, исследованы параметры роста зубов и тела. Такие данные получены для полевки-экономки (Кропачева, 2013; Кропачева и др., 2015), узкочерепной полевки (Кропачева, 2016), обыкновенной полевки (Balčiauskienė, 2007). Хорошо известна аллометрическая закономерность, когда рост организма в относительных показателях опережает рост отдельных органов (Клевезаль, 2007). Рост тела в первые месяцы жизни в процентном отношении значительно опережает рост зуба в длину, но продолжается более короткий период времени. Отношение длины моляра к длине тела снижается в период интенсивного роста тела, незначительно возрастает в период, когда рост тела завершен, а рост зуба в длину еще продолжается и стабилизируется, когда рост и тела и зуба завершен (Кропачева, 2013, 2016; Кропачева и др., 2015). Соответственно, молодые животные имеют более крупные зубы относительно размеров тела, чем взрослые.

У корнезубных форм полевок при образовании корней рост коронки как в длину так и в высоту прекращается. Для этих видов описаны изменения размеров зубов с возрастом, связанные не с ростом зубов, а с их стиранием. На нескольких примерах показано, что с возрастом длина жевательной поверхности увеличивается (Balčiauskienė, 2007a, Кропачева и др., 2017). Это может быть связано как с формой коронки, так и с изменением угла стачивания зуба с возрастом.

Параметры роста полевок сильно варьируют. По результатам исследования животных из лабораторных колоний выделено несколько типов роста тела и черепных структур (Balčiauskienė, 2007a; Кропачева, 2013, 2016). У животных с разными типами роста тела индексы длины моляра различаются. На полевке-экономке показано, что при относительном сходстве параметров роста зуба, различия индексов в основном определялись параметрами роста тела. Медленно и недолго растущие полевки имели наиболее своеобразные характеристики, оцененные в течение жизни от одного до двенадцати месяцев: наибольший показатель аллометрии, наименьший коэффициент корреляции между длинами моляра и тела. У полевок в возрасте от одного до трех месяцев наибольшие относительные размеры моляров наблюдаются у животных с быстрым и продолжительным ростом тела, у животных старше четырех месяцев наиболее крупными относительными размерами моляров обладали полевки с медленным и непродолжительным ростом тела (Кропачева и др., 2015). Эти данные позволяют оценить направление смещения оценок размера тела по размерам моляров под воздействием двух

факторов — индивидуального возраста и типа роста животного. Поскольку молодые животные, особенно с быстрым и продолжительным ростом тела, имеют относительно крупные моляры, их обилие в выборке приводит к завышению оценки размеров тела. К такому же смещению оценки приводит использование зубов взрослых животных с медленным и непродолжительным типом роста тела, которые также как и молодые животные, имеют более крупные относительные размеры зубов.

В природе параметры роста грызунов различаются у животных из разных генераций. Ростовые процессы замедляются осенью и зимой. Показано (Шварц, 1969; Оленев, 2002; Оленев, Григоркина, 2014), что среди многих факторов, определяющих размеры особей в популяциях цикломорфных грызунов, важнейшим является принадлежность к той или иной сезонной генерации или функциональной группе. Большая часть полевок живет в природе всего несколько месяцев, но календарный и физиологический возрасты в разных генерациях могут существенно не совпадать (Оленев, 2002; Ивантер, 2015). Для животных, имеющих циклические изменения численности, показаны различия в параметрах роста на разных фазах численности (Zejda, 1971; Burthe et al., 2010; Petrová et al., 2018).

Еще одно затруднение при изучении размеров зубов обусловлено варьированием угла стачивания жевательной поверхности и связанными с этим изменениями длины жевательной поверхности. На примере полевки-экономки показано, что угол стачивания жевательной поверхности варьирует от 57° до 88°. По значению угла стачивания выявлены различия между выборками из разных регионов Урала (Кропачева и др., 2015). Данная проблема легко решается путем измерения зуба не с жевательной, а с боковой поверхности. К сожалению, при этом утрачивается возможность сопоставления с данными измерений, полученными другими авторами, т.к. способ измерения с жевательной поверхности зуба является более распространенным, чем с боковой. Кроме того, есть случаи, когда нет возможности измерить зуб с боковой поверхности, например при снятии прижизненных отпечатков зубов. Следовательно, при измерении зуба с жевательной поверхности имеет смысл учитывать погрешность, связанную с вариациями угла стачивания, предварительно оценив ее для изучаемого вида.

Размеры жевательной поверхности моляров уменьшаются при появлении фасеток боковых стираний. Это функционально обусловленное патологическое образование широко распространено в природе (Смирнов, Кропачева, 2015). При исследовании животных в лабораторных условиях для полевок-экономок установлено, что длина

жевательной поверхности уменьшалась до 7%, для узкочерепных полевок – до 5% (Смирнов, Кропачева, 2015).

Таким образом, констатация факта о положительной связи размеров тела и моляра дает не достаточно оснований для проведения индивидуальной количественной оценки размеров тела по размерам $m1$. При реконструкции размеров животных по размерам их зубов необходимо знать соотношение этих величин, полученное на современных животных. Для более точных реконструкций индивидуальных размеров следует учитывать возраст животного, разделяя особей на возрастные группы, разницу в размерах, обусловленную разными углами стачивания жевательной поверхности и развитием фасеток боковых стираний. Кроме того, необходимо учитывать изменения размеров зубов, связанные с перевариванием пернатым хищником.

Определение возраста животных на основе морфологических параметров зубов

Вопрос определения возраста мелких млекопитающих с помощью оценки морфологии скелетных структур, подверженных онтогенетическим изменениям, широко изучается (Оленев, 1989; Евдокимов, 1997; Клевезаль, 2007). Принципы и методы определения возраста млекопитающих обобщены в монографии Клевезаль (2007). У бунодонтных грызунов возрастные группы чаще всего выделяют по степени стертости эмали и обнажениям дентина (Клевезаль, 2007). Критерием возраста для гипсодонтных форм является развитие корней коренных зубов, соотношение высоты коронки и длины корня. Сложность определения возраста по длине корней зубов обусловлена тем, что у полевок разных генераций рост корней происходит с разной скоростью (Оленев, 1989; Евдокимов, 1997). Определение возраста современных животных на основе оценки развития корней зубов ведется с учетом генеративного состояния и сезона рождения (Оленев, 1989, 2009; Евдокимов, 1997). Для ископаемых животных исследования опираются только на характеристики зубов, что вызывает большую погрешность в определении возраста по сравнению с современными животными. Для определения возраста, параметров роста, сезона гибели и ряда других особенностей жизненного цикла разработаны методы оценки регистрирующих структур – ростовых слоев в костной ткани и зубах млекопитающих. Обзор этих методов дан в специальной статье (Клевезаль, Смирнова, 2016). Было показано, что сезон гибели некоторых видов грызунов и их относительный возраст можно оценить по шлифам нижней челюсти с помощью оценки состояния костной ткани мандибулы и цемента коренных зубов (Клевезаль, 2001). Такой прием был использован для анализа остатков мышей рода

Apodemus из погадок серой неясыти *Strix aluco* (Клевезаль, Пуцек, 2007).

В методиках, где критерием возраста грызунов является стачивание зубов или соотношение высоты коронки и длины корней, погрешность может возникать вследствие разной скорости стачивания в течение жизни и при употреблении пищи той или иной степени абразивности (Егоров, 1958; Кропачева и др., 2016). Кроме того, необходимо учитывать изменения размеров тканей зубов разной плотности, связанные с перевариванием хищником-накопителем материала.

Оценка морфологических особенностей жевательной поверхности коренных зубов

Морфологические характеристики зубов дают представление о пищевой специализации животного, о его таксономической принадлежности, возрасте. Их также используют для исследования закономерностей эволюционного процесса, влияния изоляции и долговременных спадов численности (Markova, Smirnov, 2018; Chaline et al., 1999; Бородин, 2009; Agadzhanyan, 2012).

Многочисленные признаки, характеризующие форму жевательной поверхности зубов полевок, как правило, оценивают путем выделения морфотипов. Анализ этого подхода и унификация морфотипов зубов полевок с учетом эволюционных и онтогенетических факторов проведены в серии работ (Маркова, 2013; Маркова и др., 2018). В этих статьях для семейства Arvicolinae предложено использовать при выделении морфотипов такие признаки как число выходящих и входящих углов на лингвальной и буккальной сторонах щечных зубов, а также наличие или отсутствие соответствующих полей на жевательной поверхности (Маркова, 2013). Более специализированная схема разработана для трибы Lemmini (Маркова и др., 2018).

При определенных подходах в исследовании в оценку морфологической изменчивости может внести вклад возрастная составляющая. У корнезубых и некорнезубых животных возрастная изменчивость имеет разную природу. Наиболее выражены возрастные изменения у бунодонтных форм, для которых это наиболее простой процесс. Он связан только со стачиванием коронки с возрастом, т.к. она в течение жизни животного не растет в высоту из-за ранней закладки корней в онтогенезе. В этом случае все возрастные изменения связаны с формой, размерами и взаимным расположением бугорков. Более сложный процесс роста коронки и ее стачивания отмечаются у корнезубых гипсодонтных полевок. Он также в основном связан только со стачиванием коронки с возрастом, однако шейка зуба у таких видов закладывается на ранних этапах постювенильного онтогенеза (Европейская рыжая полевка..., 1981). По мере стирания возникает изменение рисунка

жевательной поверхности (Viriot et al., 2005; Guérécheau et al., 2010; Ledevin et al., 2010). При приближении жевательной поверхности к шейке зуба происходит слияние всех призм, и рисунок абсолютно утрачивается (Клевезаль, 2007).

Другая причина возрастных изменений связана с продолжающимся ростом коронки в высоту. Этот процесс происходит у гипселодонтных форм. Скорость роста моляров в высоту у разных видов некорнезубых форм полевок варьирует от 0.078 до 0.17 мм в сутки, тогда как, например, у рыжей (корнезубой) полевки скорость роста моляров составляет 0.007 мм в сутки (Голенищев, Кенигсвальд, 1978; Кропачева и др., 2012). Интенсивный рост моляров серых полевок в длину продолжается до 4–5.5 мес. (Кропачева, 2013, 2016). Изменения в размерах сопровождаются морфологическими изменениями, они описаны для нескольких видов полевок, а также для зайцеобразных.

Наличие возрастных изменений, проявляющихся в упрощении контура жевательной поверхности моляров, было установлено на зайцеобразных (Angelone et al., 2014). В работе, проведенной на бурых леммингах, показано, что возрастные изменения направлены в сторону развития элементов, появившихся на начальных этапах онтогенеза (Чепраков, 2010). Возрастная изменчивость моляров описана для нескольких видов серых полевок – полевок Миддендорфа (Коурова, 1985), полевок-экономки (Кропачева и др., 2012) и узкочерепной полевки (Markova et al., 2013; Кропачева, 2015). В работах, посвященных изучению возрастной изменчивости m1 полевок-экономки, показано, что в интервале от 1 до 12 мес. существует тенденция к сглаживанию дополнительного внешнего входящего угла на передней непарной петле m1 и увеличению четвертого внешнего выходящего угла (Кропачева и др., 2012). Для узкочерепной полевки выявлено уменьшение глубины входящих углов на передней непарной петле. В редких случаях в течение жизни животного наблюдались такие существенные изменения формы жевательной поверхности, что в разном возрасте ее можно было отнести к разным морфотипам, оцененным по схеме Марковой (2013). Большинство возрастных изменений происходили либо в области одного морфотипа, либо затрагивали область основного и переходного морфотипа (Markova et al., 2013; Кропачева, 2015).

Таким образом, величина погрешности, связанной с возрастными изменениями, отчасти зависит от способа выделения морфотипа. При слишком дробном делении, с включением множества переходных форм, возрастная изменчивость может играть существенную роль. При схеме выделения морфотипов, основанной на меристических признаках (Маркова, 2013), возрастные изменения формы жевательной поверхности ча-

ще происходят в пределах одного морфотипа (Кропачева, 2015). Следовательно, данные изменения не являются большой проблемой в изучении морфологии зубов при корректном выборе способа выделения морфотипов. Более того, возрастные изменения характеристик жевательной поверхности можно использовать в качестве критериев индивидуального возраста животных. С помощью данного подхода представляется перспективным решить проблему разделения зубов некорнезубых полевок на возрастные группы, выделив признаки, с помощью которых можно отделить молодых от взрослых животных (Кропачева, 2016).

Реконструкции характеристик рациона животных

Особенности питания мелких млекопитающих отражают не только тип строения зубов, но и форма рельефа жевательной поверхности их моляров (Rodrigues et al., 2013; Ulbricht et al., 2015; Кропачева и др., 2016; Burgman et al., 2016; Calandra et al., 2016; Зыков и др., 2018). Результаты анализа микро- и мезостачиваний не позволяют оценить видовой состав кормов. Но, используя эти результаты, можно выявить основные компоненты диеты, различающиеся абразивностью и плотностью: растения с высоким и низким содержанием фитолитов, семена, ягоды, насекомые. Мезорельеф – это форма зубных структур, возникших во время функционирования за счет стачивания рабочих поверхностей. Мезорельеф отражает недели и месяцы определенного рациона, пригоден для оценки географических и временных тенденций в питании животных. Метод анализа мезостачиваний был разработан на селелодонтных и трилофодонтных копытных млекопитающих (Fortelius, Solounias, 2000) и получил широкое распространение при изучении крупных млекопитающих. Различия в строении зубов мелких млекопитающих, биомеханике жевательных движений, трофической специализации разных систематических групп подразумевают и различные подходы к анализу мезостачиваний. Информативность мезорельефа как индикатора ряда характеристик диеты была показана на бунодонтных, гипселодонтных и гипселодонтных грызунах и зайцеобразных (Lee, Houston, 1993; Сибиряков, 2013; Müller et al., 2014; Смирнов, Кропачева, 2015; Ulbricht et al., 2015; Кропачева и др., 2016).

Признаки мезорельефа зубов, характеризующие плотность и абразивность компонентов употребляемой диеты гипселодонтных серых полевок, это: высота зубов над альвеолами, угол стачивания жевательной поверхности относительно передней поверхности моляра, фасетки боковых стираний, форма рельефа жевательной поверхности, крупные сколы (Lee, Houston, 1993; Смирнов, Кропачева, 2015; Кропачева и др., 2016). Для

бунодонтных и гипсодонтных видов описаны различные варианты формы рельефа жевательной поверхности (Lee, Houston, 1993; Ulbricht et al., 2015).

Микрорельеф – это микроповреждения эмали и, реже, дентина возникающие в процессе жевания. Он характеризует рацион в течение часов и дней жизни животного (Belmaker, 2018). Метод анализа микростачиваний широко используется при реконструкции диет разных систематических и трофических групп животных, в том числе и мелких млекопитающих. Обзор применения метода анализа микростачиваний на мелких млекопитающих выполнен Белмейкер (Belmaker, 2018). Кроме получения информации о диете, по микроцарапинам определяют направления жевательных движений челюстей животных (Charles et al., 2007). Характеристики микрорельефа, используемые для палеореконструкций диеты полевок это: количество и направление микроцарапин, количество ямок и сколов, площадь повреждения передней эмалевой стенки зубов (Ungar et al., 2008; Зыков и др., 2018). Для исследования применяется электронная микроскопия, все более широкое распространение получает метод трехмерного анализа микроповерхности (Calandra, Merceron, 2016).

В данном направлении большое значение имеют экспериментальные работы по воздействию разных кормов на микро- и мезорельеф зубов, однако таких работ относительно немного. В эксперименте на кроликах и морских свинках были описаны особенности микрорельефа, которые формировались при содержании на диетах, включающих разное количество фитолитов растений в сухом и влажном корме (Schulz et al., 2013; Winkler et al., 2019). Обнаружено, что рост и износ зубов домашних кроликов и морских свинок варьируют в зависимости от потребления внутренних и внешних абразивов, и что эти два процесса тесно взаимосвязаны (Müller et al., 2014, 2015).

В экспериментальных работах на серых полевках показано, какие микро- и мезостачивания формируются при употреблении кормов разной плотности и абразивности. Установлено, что при употреблении малоабразивной пищи возникают признаки стирания зуб об зуб – низкая коронка, более тупой угол стачивания m1, неглубокий рельеф жевательной поверхности, большая площадь повреждения эмалевой стенки и фасетки боковых стираний. При употреблении жесткого корма определяющим являлось взаимодействие зубов с пищей. При таком типе стирания наблюдалась более высокая коронка, более острый угол стачивания m1, более глубокий рельеф жевательной поверхности, отсутствие фасеток боковых стираний, более сохранная эмаль зубов. При употреблении плотных компонентов, требующих

при пережевывании давящих движений, на поверхности призм формировались ямки, затрагивающие в основном репаративный дентин (Смирнов, Кропачева, 2015; Кропачева и др., 2016; Зыков и др., 2018).

В единичных работах, проведенных на мелких млекопитающих из современных природных популяций, показаны вариации мезостачиваний (Сибиряков, 2013; Ulbricht et al., 2015) и в многочисленных исследованиях – микростачиваний зубов (Patnaik, 2002; Nelson et al., 2005; Gomes-Rodrigues et al., 2009; Rodrigues et al., 2009; Burgman et al., 2016; Calandra et al., 2016; Winkler et al., 2016). На основе этих и экспериментальных данных проводятся реконструкции рациона ископаемых животных. Имеются отдельные работы, посвященные анализу мезостачиваний зубов мелких млекопитающих на ископаемых материалах (Fraser, Theodor, 2010), и ряд работ по микростачиваниям. В тех случаях, когда исследуются виды животных, сохранившиеся в природе, микростачивания зубов из местонахождений сравниваются с зубами современных представителей того же вида (Lewis et al., 2000). При реконструкции рациона вымершего вида производится сравнение микростачиваний его зубов с типами микрорельефа, которые выделены для современных родственных видов (Charles et al., 2007; Townsend, Croft, 2008; Hautier et al., 2009; Rodrigues et al., 2009; Firmat et al., 2011; Kaya, Kaymakci, 2013).

Методы анализа мезостачиваний зубов мелких млекопитающих по сравнению с развитыми методами анализа микростачиваний находятся на начальных этапах становления. Требуются дальнейшие экспериментальные работы на разных группах животных для накопления базовых знаний о процессах роста и стачивания, необходимых для перехода к палеореконструкциям диет.

В современных исследованиях анализ стачиваний зубов сочетают с другими методами. Комбинация методов анализа микростачиваний и изотопного состава углерода позволила определить относительные пропорции растений с разными типами фотосинтеза в рационах двух вымерших видов травоядных грызунов (Hopley et al., 2006). Сочетание методов анализа морфологических структур зубов и микростачиваний использовали для изучения пищевых адаптаций грызунов в процессе эволюции (Charles et al., 2007; Rodrigues et al., 2013).

Орнитогенная трансформация сообществ и индивидуальных характеристик мелких млекопитающих

Наиболее частыми агентами накопления костных остатков мелких млекопитающих среди пернатых хищников являются совы (Andrews, 1990).

Орнитогенные отложения формируются на основе погадок птиц в местах многолетнего гнездования либо на местах их присад. Наиболее благоприятные места скопления погадок приурочены к пещерам и гротам в скальных массивах. Состав и соотношение остатков мелких млекопитающих в орнитогенных отложениях не пропорционально отражают их доли в природных сообществах. Реконструкции фауны и структуры населения животных на основе таких материалов требует учета избирательности их добычи, обусловленной разными факторами. Для этого проводятся неонтологические исследования процесса преобразования состава и структуры населения мелких млекопитающих в субфосильное состояние через пищевую деятельность сов в полевых условиях. Сохранность костного материала зависит от степени воздействия пищеварительных ферментов птиц. Этот аспект изучается с помощью комплекса экспериментальных подходов.

Трансформация сообществ мелких млекопитающих

Одна из основных задач исторической экологии – реконструкции сообществ животных и растений прошлого. Ведущие специалисты в области тафономии орнитогенных отложений в своих работах подчеркивают важность актуалистического подхода к тафономическим исследованиям (Andrews, 1990; Terry, 2008, 2010; Lyman, 2012; Andrews, Fernández-Jalvo, 2018). Проводятся исследования пищевого поведения сов в сочетании с оценками населения мелких млекопитающих и биотопических характеристик местности (Смирнов, Садыкова, 2003; Terry, 2008, 2010; Andrews, Fernández-Jalvo, 2018). Видовой состав жертв сов может включать почти всех представителей фауны млекопитающих, однако для каждого вида хищника существует размерный и биотопический диапазон жертв (Mikkola, 1983; Andrews, 1990; Шепель, 1992; Пукинский, 1993; Balčiauskienė et al., 2005; Шохрин, 2008; Terry, 2010; Heisler et al., 2016). Главной проблемой, стоящей на пути реконструкций, является избирательность питания сов. Она проявляется в различиях долей видов в сообществе и в рационах птиц. Избирательность питания и динамика рациона хищных птиц широко изучается в орнитологических исследованиях. Питание хищников зависит от комплекса факторов, таких как численность жертв, их биотопическая приуроченность, социальная структура, поведенческие особенности, размер и таксономическая принадлежность (Korpimäki, Sulkava, 1987; Trejo, Guthmann, 2003; Comau, Dayan, 2018b). Соотношение долей видов мелких млекопитающих в сообществах и в питании сов бывают сходными в открытых ландшафтах (Terry, 2009, 2010). В ландшафтах с чередованием открытых и закрытых местообитаний в рационе сов в большей или меньшей степени, в

зависимости от пищевой специализации, отражаются как видовые предпочтения, так и степень доступности жертв (Korpimäki, Sulkava, 1987; Садыкова, Смирнов, 2005; Comau, Dayan, 2018b). Среди сов есть как специализированные, так и универсальные хищники. Накопителями костных остатков мелких млекопитающих является ряд видов (филины, сипуха, полярная сова, некоторые виды неясытей, ушастая сова и др.), каждый из которых обладает уникальными особенностями избирательности при охоте (Andrews, 1990). Для некоторых видов сов, пищедобывающее поведение которых ближе всего к оппортунистическому, показаны положительные корреляции между соотношениями долей большинства видов в рационе и природном сообществе. Тем не менее, даже в этих случаях их доли не идентичны друг другу и избирательность питания имеет место (Tores et al., 2005; Balčiauskienė, Naruševičius, 2006). Как правило, в структуре рациона хищных птиц орнитологи условно выделяют группы жертв. В питании преобладают основные жертвы – один или несколько видов, принадлежащих к наиболее предпочитаемой размерно-биотопической группе (Korpimäki, Sulkava, 1987; Korpimäki, 1992). В случаях недостаточного количества основных жертв в питании растет доля альтернативных жертв. Они обладают рядом признаков, делающих их менее предпочитаемой добычей, – они меньше по размеру, обитают в менее доступных для охоты биотопах, их добыча для сов более энергозатратна (Korpimäki, 1992; Zárybnická et al., 2009). Эти две группы жертв составляют большую долю рациона, как по количеству добытых особей, так и по их массе. По количеству видов преобладает третья группа, которую предложено называть сопутствующими жертвами (Смирнов, Кропачева, 2019). Они обитают в биотопах, редко облавливаемых птицами (не только охотничьи, но и транзитные территории), и/или выходят за пределы предпочитаемого диапазона по массе. Эта группа редко подробно рассматривается орнитологами, но представляет большой интерес в палеоэкологических работах. Как основные, так и альтернативные жертвы, как правило, являются многочисленными видами, однако и в составе сопутствующих жертв нередко оказываются доминирующие по численности виды сообщества мелких млекопитающих. Эти виды выступают в качестве индикаторов присутствия в окружающем ландшафте ряда местообитаний, которые являются второстепенными для кормодобывающей деятельности хищников, но их обнаружение важно для палеорекоkonструкций (Смирнов, Кропачева, 2019, Смирнов и др., 2019). Рассмотрение добычи сов-миофагов как источника накопления палеотериологических материалов приводит к выводу о том, что важнейшим аспектом избирательности служит выбор охотничьих биотопов

(Comay, Dayan, 2018; Смирнов, Кропачева, 2019; Смирнов и др., 2019). Кроме того, накопление костных остатков в орнитогенных отложениях происходит, как правило, в течение периода гнездования. В этот период больше, чем в остальное время на рацион влияют биотопические характеристики охотничьей территории, т.к. ее площадь сокращается (Bull et al., 1988; Van Riper, van Wagendonk, 2006; Penteriani et al., 2015).

Наиболее логически завершенным представляется подход к реконструкциям сообществ мелких млекопитающих прошлого, когда данные о современных сообществах мелких млекопитающих и среды их обитания сопоставляются с составом погадок современных сов с целью анализа их соответствия. Полученные данные применяются к палеореконструкциям на основе погадок птиц, обитавших в прошлом на этой же территории (Comay, Dayan, 2018). На основе сравнения палеонтологических и неонтологических данных дается оценка современного состояния сообщества и выявляются факторы, оказывающие на него наибольшее влияние, предлагается прогноз изменений сообществ в будущем (Terry, 2008; Rowe, Terry, 2014).

Трансформация внутривидовой структуры населения мелких млекопитающих

Реконструкции внутривидовой структуры населения мелких млекопитающих – размеров, возраста, пола, также сталкиваются с избирательностью питания сов (Donazar, Ceballos, 1989; Karell et al., 2010; Sunde et al., 2012; Balčiauskas, Balčiauskienė, 2014). Отмечается варьирование размеров добываемых жертв по сезонам и/или в гнездовой и негнездовой периоды (Trejo, Guthman, 2003; Trejo et al., 2005; Korpimäki, 1986; Romanowski, Żmihorski, 2009) и в течение гнездового периода (Wellicome et al., 2013). Таким образом, при реконструкции размеров животных из орнитогенных отложений необходимо учитывать последствия такой избирательности, изучив ее у вида–накопителя материала.

Для исследования внутривидовой избирательности применяются подходы, как с позиций орнитологии, так и териологии. В данной области исследований важной составляющей являются определение размеров, пола и возраста животных по изолированным частям скелетов из погадок сов (Trejo et al., 2005; Balčiauskas, Balčiauskienė, 2014; Lyman et al., 2016). Предприняты попытки адаптировать и применить методы, разработанные на современных животных к орнитогенным палеонтологическим материалам, оценить размеры и возрастной состав жертв из отложений и выяснить причины избирательности (Кропачева, 2016; Кропачева и др., 2017).

Разрушение костного материала и зубов в результате переваривания

Сохранность костного материала, которая зависит от степени воздействия пищеварительных ферментов хищника, изучается в палеонтологии при определении агента накопления костных остатков (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo et al., 2016; Comay, Dayan, 2018a; Terry et al., 2018). Костные остатки жертв сов, в частности филина, отличаются от пищевых остатков четвероногих хищников своей хорошей сохранностью (Andrews, 1990; Terry, 2007). В серии работ подробно описаны особенности сохранности элементов скелета и зубов в погадках разных видов сов (Andrews, 1990; Terry et al., 2018; Terry, 2007; Lyman, 2018). Предложены классификация хищников по степени модификации ими костных остатков жертв (Andrews, 1990) и классификация степени поврежденный зубов (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo et al., 2016). Разработан тафономический индекс для определения агента накопления по повреждениям костей (Comay, Dayan, 2018a).

Однако, давая ценную информацию при определении накопителя материала, эрозия уничтожает ряд источников информации, используемых при палеореконструкциях. Этот аспект проблемы решается с помощью комплекса экспериментальных неонтологических подходов. Описана избирательность сохранности как элементов скелета, так и костей животных разных возрастов (Sharikov et al., 2018). Показано, что в разные сезоны степень разрушенности остатков после переваривания совами различается (Andrews, Fernández-Jalvo, 2018). Есть свидетельства того, что при недостаточной кормовой базе переваривание становится более интенсивным. Можно предположить, что потеря костного материала при переваривании увеличивается в периоды бескормицы.

Зубы грызунов состоят из тканей разной твердости. Наиболее твердой является эмаль, далее следует дентин разной плотности и цемент. На начальных этапах переваривания, когда зубы находятся в альвеолах, вещества пищеварительной системы воздействуют на коронку зуба. Растворение начинается с выступающих поверхностей – выходящих углов эмалевых призм или бугорков, при наличии цемента и дентина, выходящего на жевательную поверхность, они также подвергаются воздействию (Fernández-Jalvo et al., 2016). На последующих этапах переваривания зуб выпадает из альвеол разрушающихся челюстей, тогда перевариванию подвергаются и корни. Таким образом, если зуб остается в альвеоле, соотношение длины корня и высоты коронки может измениться за счет уменьшения размеров коронки. В том случае, если зуб был изолирован в процессе переваривания, и началось переваривание корневой части, соотношение изменяется за счет растворения как коронки, так и корня. Возможность таких изменений следует иметь ввиду при применении

методик определения возраста по зубным структурам на палеонтологическом материале.

В экспериментальной работе было показано, что при переваривании размеры коронки зубов уменьшаются уже на начальных стадиях разрушения, что может внести погрешность при реконструкции размеров животных. Разрушение поверхностных слоев эмали и дентина жевательной поверхности приводит к утрате данных о микростачивании зубов, мезостаивания остаются неизменными лишь на зубах с хорошей сохранностью (Кропачева и др., 2019).

Таким образом, исследования тафономического процесса на основе орнитогенного материала, происходящего в реальном времени, дают новые результаты, как по особенностям накопления, так и последующей модификации остатков животных. Полученная информация позволяет точнее определить отклонения данных из местонахождений от характеристик сообществ в природе.

Начальные этапы тафономического процесса

Биологические факторы усреднения отложений за ряд лет

Существует ряд факторов, которые не позволяют напрямую использовать результаты анализа состава и структуры остатков мелких млекопитающих из многослойных отложений для реконструкции межгодовой динамики их численности. С помощью методов математического моделирования показано, что максимальное время для усреднения стабильного состояния сообществ в орнитогенных местонахождениях составляет 140 лет, а в масштабах столетий относительная численность в сообществах и в отложениях различается лишь в незначительной степени (Terry, 2008). В разных типах отложений величина несоответствия значительно варьирует. В большом количестве многолетних неонтологических исследований питания птиц показано, что их рацион содержит информацию как о кратковременных циклах и всплесках численности отдельных видов, так и о долговременных тенденциях изменения населения мелких млекопитающих (Love et al., 2000; Садыкова, Смирнов, 2005; Terry, 2009; Luman, 2012; Milana et al., 2018). Динамика долей основных, альтернативных и сопутствующих жертв в питании сов в отложениях усредняется за ряд лет. В орнитогенных местонахождениях доминантами являются основные жертвы, альтернативные также составляют заметную долю остатков за счет повышения их количества в питании птиц в отдельные годы (Korpimäki, Sulkava, 1987; Садыкова, Смирнов, 2005). На сопутствующих жертв приходится единицы процентов. Накопление погадок происходит неравномерно в разные годы. Эти закономерности стоит иметь

ввиду при изучении отложений, т.к. они во многом объясняют соотношения долей разных видов. Сочетание данных многолетнего мониторинга питания птиц и состояния сообществ мелких млекопитающих с анализом отложений, сформировавшихся в этот же временной промежуток, дают информацию о масштабах событий, фиксируемых в летописи орнитогенных отложений. На основе работ по многолетней динамике численности животных Окуловой (2009) выделены 4 типа периодов: микродинамика (до 10–12 лет), мезодинамика (десятки лет), макродинамика (сотни лет) и мегадинамика (тысячи и более лет). Показано, что для первых двух типов характерны циклические колебания численности, а для более протяженных периодов можно выделить многолетние тренды. Для проведения исследования на стыке неонтологии и палеонтологии предложено использовать терминологию, основанную не на хронологических мерах, а на степени трансформации состава фауны и структуры сообществ (Смирнов, Садыкова, 2003). В соответствии с таким подходом динамика подразделяется на три масштаба: актуальный, исторический и эволюционный. В пределах первого происходят флуктуации относительной численности видов, не приводящие к устойчивым трендам смены доминантов и состава фауны. В историческом масштабе динамика приобретает устойчивые тренды смен в составе фаун и структуре населения, а в эволюционном происходят преобразования зональных групп и видов доминантов. Оценка масштаба динамики состава фауны и структуры населения возможна на материалах на единичных локальных местонахождениях, а на сериях таких реконструкций, которые позволяли бы переходить к описанию процессов на уровне соответствующих регионов. Имея ввиду развитие полимасштабного подхода к проблемам ландшафтоведения и другим отраслям географических наук (Хорошев, 2016) следует рассматривать перспективу слияния этого подхода с анализом временной динамики экосистем в пределах исторического и эволюционного масштабов.

Трансформация и утрата морфологических данных на начальных этапах фоссиллизации

Тафономические исследования перехода органического вещества из биосферы в геологическую летопись в последнее время получили существенное развитие. Особенно заметные успехи достигнуты в исследованиях, посвященных актуалистическому изучению современных процессов с помощью наблюдений, экспериментов и моделирования и их приложению к проблемам, которые встречаются в исследовании ископаемого материала. Изучение данной области базируются на сравнениях погребенных и современных костей, долговременном экспериментальном помещении остатков животных в условия существу-

ющих местонахождений, экспериментальные лабораторные работы (Andrews, 1995; Denys, 2002; Fernández-Jalvo, Andrews, 2003; Smoke, Stahl, 2004; Terry, 2004).

В серии работ показано, как погадки в местах их скопления разлагаются под воздействием беспозвоночных животных, бактерий, грибов, воды, температуры (Levinson, 1982; Andrews, 1990, 1995; Fernández-Jalvo et al., 2002; Terry, 2004). Далее, если костные остатки перекрываются отложениями, они оказываются под воздействием факторов, зависящих от вида вмещающей породы — кислот, щелочей, воды, а также комплекса биотических факторов. Механически на костные остатки воздействуют частицы разной величины, составляющие отложения. Экспериментально оценена сохранность костного материала из погадок при сдавливании их в отложениях с разным размером слагающих частиц. Было показано, что повреждение костей, погребенных среди более мелких частиц больше, чем в более крупном галечно-гравийном осадке (Smoke, Stahl, 2004). Оценена тафономическая модификация микрорельефа жевательной поверхности зубов. Показано, что она легко идентифицируется и вызывает облитерацию, а не вторичное изменение признаков (King et al., 1999). В экспериментальном исследовании показаны различия между поверхностями костей, подвергшихся кислотной эрозии и истиранию (Fernández-Jalvo et al., 2014). Изучено истирание костных остатков под воздействием водного транспорта (Fernández-Jalvo, Andrews, 2003). Результаты воздействия на костные остатки и зубы различных факторов в ходе тафономического процесса проиллюстрированы в обобщающей работе (Fernandez-Jalvo, Andrews, 2016).

Осадконакопление и другие геологические процессы, сопряженные с формированием палеонтологической летописи на основе погадочного материала

На основе анализа отложений более 50 местонахождений проведена типология скоплений костных остатков—жертв филинов в карстовых полостях на Урале. Осадконакопление в таких гротах может проходить тремя путями. Меньше всего осадков накапливается автохтонно и за счет только одного агента — выветривания скальной породы. В таких условиях костные остатки находятся в щебне в карбонатной среде и бывают покрыты кальцитовый коркой или “мукой”, которые создают хорошую среду для сохранности костной ткани. Заметно больше рыхлых отложений накапливается в навесах и гротах в тех случаях, когда здесь формируется почва и накапливается растительный опад. В такой среде костные остатки подвергаются биологическому разложению, которое слабо компенсируется фоссилизацией. Третий тип осадконакопления сочетает не-

сколько источников поступления минеральных частиц, среди которых основными являются продукты химического выветривания карбонатов в виде суглинков; эти продукты выносятся из внутренних частей полости. Эта минеральная среда может плотно упаковывать костные остатки, перекрывая к ним доступ разлагающих агентов, что способствует эффективной фоссилизации.

Остеологическая составляющая может занимать разное место в составе осадка. Так, в гротах Большой Глухой и Дыроватый камень на р. Серга встречены горизонты, которые не сдержали ничего, кроме костных остатков грызунов и птиц (Смирнов, 1993). Такое обилие создавалось без сортировки по размерному или какому-то другому признаку. Важно оценить, как в скоплениях того или иного типа происходит искажение палеонтологической летописи в результате разных литологических и тафономических процессов. Отметим наиболее важные из них.

Накопление как погадок, так и вмещающей их породы может происходить неравномерно в разные временные отрезки даже внутри, казалось бы, однородной толщи пород в пределах одного местонахождения. Эту неравномерность в ряде случаев удается обнаружить, только применяя серию радиоуглеродных датировок. Так, в гроте Сухореченском были вскрыты скопления костных остатков—жертв филина в породе мощностью 35 см. Нижняя часть отложений имела возраст 1478 ± 211 лет до н.э., верхняя — в интервале между 1682 и 1735 годами н.э. Благодаря наличию 12 датировок между ними, был обнаружен перерыв в осадконакоплении длительностью в 500 лет, что для такого разреза существенно меняет представление о динамике структуры фауны (Смирнов и др., 1992).

Захоронение костей жертв и преобразование их в субфоссильные остатки может сопровождаться их частичной потерей. Этот процесс всегда является избирательным, по крайней мере, в двух аспектах. Во-первых, в силу разной устойчивости к разрушению разных элементов скелета, а во-вторых, за счет разной прочности одинаковых элементов у разных видов. Возможна избирательность потери разных костных остатков на стадиях их сбора и отмывки. Следует особо отметить специфичный механизм сортировки костных остатков мелких млекопитающих в некоторых карстовых полостях. Это касается мелких объектов в орнитогенных скоплениях, залегающих в щебнистых отложениях несцементированных тонкодисперсными породами. Мелкие зубы грызунов выпадают из альвеол челюстей, просыпаются сквозь щебень значительно быстрее крупных зубов и не попадают в сборы при раскопках верхних горизонтов отложений. Это создает своеобразный феномен “щебнистого сита”, который вносит в сборы из-

бирательные и заметные преобразования. В литературе предложены способы оценки сохранности остатков в относительных величинах и в баллах (Смирнов и др., 1986). Выбор показателя для использования определяется целью работы.

При формировании отложений может происходить перемещение костных остатков, в результате чего нарушается правильная стратиграфическая последовательность. Происходит как перемещение молодых остатков в более древние слои, так и наоборот. Выявление таких переотложений представляло бы несложную задачу при наличии простых и недорогих методов датирования малых образцов костных остатков. Пока таких методов нет, приходится пользоваться оценками степени однородности предположительно синхронных костных остатков по косвенным признакам. Такие оценки может дать сочетание термогравиметрии с анализом накопления редкоземельных элементов (Смирнов и др., 2009). Это сочетание учитывает разнонаправленные тенденции – потери органических веществ и накопление редкоземельных элементов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Направление исследований, которому посвящена данная статья, получило существенное развитие в последние десятилетия. Во второй половине 20 века его основы были созданы в отечественных научных школах под руководством И.М. Громова, Л.Г. Динесмана и А.К. Агаджаняна. Качественно новый этап этого направления обозначился выходом монографии Питера Эндрюса “Caves, owls and fossils” (Andrews, 1990). Эта работа заполнила существенный пробел в исследованиях тафономии мелких млекопитающих, которые до того развивались в основном на археозоологическом материале (Lyman, 1994). Заметное положительное влияние на развитие этой тематики оказало основание специализированного журнала “Journal of Taphonomy”. Анализ литературных данных, приведенных выше, показал достижения ряда коллективов и отдельных исследователей из Великобритании (P. Andrews), Испании (Y. Fernández-Jalvo), США (L. Lyman, R. Terry), Израиля (O. Comay, T. Dayan), Литвы (L. Balčiauskas, L. Balčiauskienė). В исследованиях привлекается обширные данные по росту и развитию животных, особенностям пищедобывающего поведения сов, проблематике хищник-жертва. Важным условием получения новых результатов является использование высокотехнологичных методов, таких как анализ стабильных изотопов, микроэлементного состава костных остатков, электронная микроскопия и 3D-сканирование микроповерхностей зубов, математическое моделирование динамических процессов прошлого для прогнозов будущего. Характерной и важной

особенностью развития данного направления является сочетание аналитических и экспериментальных подходов для моделирования перехода живых организмов в состояние субфоссильных остатков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, при частичной поддержке РФФИ (19-04-01008 и 19-04-00507) и Комплексной программы УрО РАН (18-4-4-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бородин А.В., 2009. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен–современность). Екатеринбург: УрО РАН. 100 с.
- Голенищев Ф.Н., Кенигсвальд В., 1978. Скорость роста бескорневых зубов у Microtinae (Mammalia, Rodentia) // Функциональная морфология и систематика млекопитающих. СПб: ЗИН АН СССР. С. 102–104.
- Евдокимов Н.Г., 1997. Методика определения возраста обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 76. № 9. С. 1094–1101.
- Европейская рыжая полевка, 1981. М.: Наука. 351 с.
- Егоров О.В., 1958. К методике определения возраста белки // Научные сообщения Якутского фил. АН СССР. № 1. С. 104–108
- Зыков С.В., Кропачева Ю.Э., Смирнов Н.Г., Димитрова Ю.В., 2018. Микростачивание моляров узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall., 1779) в зависимости от абразивности корма // Доклады академии наук. Т. 47. № 3. С. 366–368.
- Ивантер Э.В. 2015. О сезонно-возрастных изменениях веса тела рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. № 4 (149). С. 7–11.
- Клевезаль Г.А., 2001. Использование регистрирующих структур для оценки событий жизни и состояния в момент гибели мышей рода *Apodemus* // Зоологический журнал. Т. 80. № 5. С. 599–606.
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: КМК. 283 с.
- Клевезаль Г.А., Пуцек З., 2007. Что дает исследование нижних челюстей мышей рода *Apodemus*, найденных в погадках хищных птиц // Зоологический журнал. Т. 86. № 12. С. 1513–1516.
- Клевезаль, Г.А., Смирнова, Э.М., 2016. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований // Зоологический журнал. Т. 95. № 8. С. 872–896.
- Коурова Т.П., 1985. Возрастная изменчивость формы и размера жевательной поверхности М3 и М1 полевки Миддендорфа // Исследования мелких млекопитающих на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 22–24.
- Кропачева Ю.Э., 2013. Соотношение линейных размеров тела и зубов полевки-экономки (*Microtus oeconomus*)

- potus* Pall.) в онтогенезе // Экология: теория и практика: материалы конференции молодых ученых. Екатеринбург. С. 57–64.
- Кропачева Ю.Э., 2015. Онтогенетические изменения формы жевательной поверхности моляров узкочерепной полевки (*Arvicolinae*, *Rodentia*) // Экология. Генетика. Эволюция: материалы конференции молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во “Гошицкий”. С. 80–86.
- Кропачева Ю.Э., 2016. К вопросу реконструкции размеров узкочерепных полевок по изолированным зубам // Динамика современных экосистем в голоцене: материалы IV Всероссийской научной конференции. Москва. С. 108–110.
- Кропачева Ю.Э., Зыков С.В., Смирнов Н.Г., Салимов Р.М., 2019. Микро- и мезорельеф моляров серых полевок до и после экспериментального кормления // Доклады академии наук. Т. 486. № 5. С. 638–642.
- Кропачева Ю.Э., Сибиряков П.А., Смирнов Н.Г., Зыков С.В., 2016. Мезостачивания зубов серых полевок как индикаторы твердости и абразивности корма // Экология. № 6. С. 441–448.
- Кропачева Ю.Э., Смирнов Н.Г., Маркова Е.А., 2012. Индивидуальный возраст и одонтологические характеристики полевок экономки // Доклады академии наук. Т. 446. № 2. С. 234–237.
- Кропачева Ю.Э., Смирнов Н.Г., Пястолова О.А., 2015. Онтогенетическая составляющая в изменчивости размерных характеристик полевок // Теоретические проблемы экологии и эволюции: Шестые Любимцевские чтения. Розенберга Г.С. (ред.). Тольятти: Кассандра. С. 182–185.
- Кропачева Ю.Э., Чепраков М.И., Синева Н.В., Евдокимов Н.Г., Кузьмина Е.А., Смирнов Н.Г., 2017. Размеры тела и зубов обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, *Rodentia*, *Cricetidae*) в зависимости от возраста и условий обитания // Зоологический журнал. Т. 96. № 11. С. 1419–1424.
- Маркова Е.А., 2013. Оценка сложности щечных зубов полевок (*Arvicolinae*, *Rodentia*): ранжированный морфотипический подход // Зоологический журнал. Т. 92. С. 968–980.
- Маркова Е.А., Бобрецов А.В., Стариков В.П., Чепраков М.И., Бородин А.В., 2018. Унификация критериев выделения морфотипов щечных зубов леммингов (*Lemmini*, *Arvicolinae*, *Rodentia*) // Зоологический журнал. Т. 97. № 5. С. 613–626.
- Окулова Н.М., 2009. Опыт изучения многолетней динамики численности млекопитающих // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 125–136.
- Оленев Г.В., 1989. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. № 2. С. 19–31.
- Оленев Г.В., 2002. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. № 5. С. 341–350.
- Оленев Г.В., 2009. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. № 2. С. 103–115.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б., 2014. Функциональные закономерности жизнедеятельности популяций грызунов в зимний период // Экология. № 6. С. 428–438.
- Пукинский Ю.Б., 1993. Филин // Птицы России и сопредельных регионов: Собообразные, Козодоеобразные, Стрижеобразные, Ракшеобразные, Удолообразные, Дятлообразные. М.: Наука. С. 270–289.
- Садыкова Н.О., Смирнов Н.Г., 2005. Формирование локальных и элементарных фаун в зоогенных отложениях Печоро-Ильчского заповедника // Труды Печоро-Ильчского заповедника. № 14. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН. С. 152–158.
- Сибиряков П.А., 2013. Косвенные методы реконструкции трофического спектра зеленоядных грызунов на примере обыкновенной полевки (*Microtus arvalis obscurus*, Pall., 1778) // Экология: теория и практика. С. 96–101.
- Смирнов Н.Г., 1993. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука, Уральское отделение. 62 с.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В., 1986. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука. 145 с.
- Смирнов Н.Г., Вотяков С.Л., Садыкова Н.О., Киселева Д.В., Шапова Ю.В., 2009. Физико-химические характеристики ископаемых костных остатков млекопитающих и проблема оценки их относительного возраста. Ч. 1. Термический и масс-спектрометрический элементный анализ. Екатеринбург: Изд-во “Гошицкий”. 118 с.
- Смирнов Н.Г., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В., Лобанова А.В., Корона О.М. и др., 1992. Грот Сухореченский – памятник истории природы и культуры в Красноуфимской лесостепи // История современной фауны Южного Урала. Свердловск. С. 20–43.
- Смирнов Н.Г., Кропачева Ю.Э., 2019. Основные и сопутствующие жертвы филина (*Vubo vubo*) в задачах исторической экологии // Экология. № 5. С. 387–391.
- Смирнов Н.Г., Кропачева Ю.Э., Зыков С.В., 2019. Добыча сов-миофагов (*Strix nebulosa*, *Vubo vubo*) как источник избирательного накопления палеотериологических материалов // Зоологический журнал. Т. 98. № 11. С. 1233–1246.
- Смирнов Н.Г., Садыкова Н.О., 2003. Источники погрешностей при фаунистических реконструкциях в четвертичной палеозоологии // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во УрГУ. С. 98–115.
- Хорошев А.В., 2016. Полимасштабная организация географического ландшафта. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 416 с.
- Чепраков М.И., 2010. Изменчивость формы жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенных леммингов (*Lemmus*) // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. № 1 (64). С. 75–82.
- Шварц С.С., 1969. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: УФАН СССР. 199 с.

- Шенель А.И.*, 1992. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 296 с.
- Шмидт-Нюельсен К.*, 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Шохрин В.П.*, 2008. Роль мышевидных грызунов в питании пернатых хищников // Вестник Оренбургского государственного университета. № 10. С. 209–215.
- Agadzhanyan A.K.*, 2012. Timing of the *Mimomys*-*Arvicola* transition on the Russian Plain // Quaternary International. V. 271. P. 38–49.
- Andrews P.*, 1990. Owls, Caves and Fossils: Predation, Preservation and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury-Sub-Mendip, Somerset, UK. London: Natural History Museum. 231 p.
- Andrews P.*, 1995. Experiments in taphonomy // Journal of Archaeological Science. V. 22. P. 147–153.
- Andrews P., Fernández-Jalvo Y.*, 2018. Seasonal variation in prey composition and digestion in small mammal predator assemblages // International Journal of Osteoarchaeology. V. 28. № 3. P. 318–331.
- Angelone C., Schultz J.A., Erbaeva M.A.*, 2014. Determining the ontogenetic variation of lower cheek teeth occlusal surface patterns in lagomorphs using micro-ct technology // Palaeontologia electronica. V. 17. № 1. P. 10–13.
- Balčiauskas L., Balčiauskienė L.*, 2014. Selection by size of the yellow-necked mice (*Apodemus flavicollis*) by breeding Tawny Owl (*Strix aluco*) // North-Western Journal of Zoology. V. 10. № 2. P. 273–279.
- Balčiauskas L., Balčiauskienė L.*, 2014a. Selective predation on common voles by Tawny Owls and Long-eared Owls in winter and spring // Turkish Journal of Zoology. V. 38. № 2. P. 242–249.
- Balčiauskienė L.*, 2007. Cranial growth of captive bred common voles (*Microtus arvalis*) // Acta Zoologica Lituanica. V. 17. № 3. P. 220–227.
- Balčiauskienė L.*, 2007a. Cranial growth of captive bred bank voles (*Clethrionomys glareolus*) // Acta Zoologica Lituanica. V. 17. № 1. P. 33–40.
- Balčiauskienė L., Naruševičius V.*, 2006. Coincidence of small mammal trapping data with their share in the Tawny Owl diet // Acta Zoologica Lituanica. V. 16. № 2. P. 93–101.
- Balčiauskienė L., Skuja S., Zub K.*, 2005. Avian predator pellet analysis in biodiversity and distribution investigations // Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis. V. 5. № 1. P. 67–73.
- Belmaker M.*, 2018. Dental microwear of small mammals as a high resolution paleohabitat proxy: opportunities and challenges // Journal of Archaeological Science: Reports. V. 18. P. 824–838.
- Bertrand O.C., Schillaci M.A., Silcox M.T.*, 2016. Cranial dimensions as estimators of body mass and locomotor habits in extant and fossil rodents // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 36. № 1. P. 1–10.
- Borowski Z., Keller M., Włodarska A.*, 2008. Applicability of cranial features for the calculation of vole body mass // Annales Zoologici Fennici. V. 45. № 3. P. 174–181.
- Bull E.L., Henjum M.G., Rohweder R.S.*, 1988. Nesting and foraging habitat of great gray owls // Journal of Raptor Research. V. 22. № 4. P. 107–115.
- Burgman J.H., Leichliter J., Avenant N.L., Ungar P.S.*, 2016. Dental microwear of sympatric rodent species sampled across habitats in southern Africa: implications for environmental influence // Integrative Zoology. № 11. P. 111–127.
- Burthe S.J., Lambin X., Telfer S., Douglas A., Beldomenico P., et al.*, 2010. Individual growth rates in natural field vole, *Microtus agrestis*, populations exhibiting cyclic population dynamics // Oecologia. V. 162. № 3. P. 653–661.
- Calandra I., Merceron G.*, 2016. Dental microwear texture analysis in mammalian ecology // Mammal Review. V. 46. № 3. P. 215–228.
- Calandra I., Zub K., Szafraska P.A., Zalewski A., Merceron G.*, 2016. Silicon-based plant defenses, tooth wear and voles // Journal of Experimental Biology. V. 219. P. 501–507.
- Chaline J., Brunet-Lecomte P., Montuire S., Viriot L., Courant F.*, 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data // Annales Zoologici Fennici. V. 36. P. 239–267.
- Charles C., Jaeger J.J., Michaux J., Viriot L.*, 2007. Dental microwear in relation to changes in the direction of mastication during the evolution of Myodonta (Rodentia, Mammalia) // Naturwissenschaften. V. 94. P. 71–75.
- Comay O., Dayan T.*, 2018. From micromammals to paleoenvironments // Archaeological and Anthropological Sciences. V. 10. № 8. P. 2159–2171.
- Comay O., Dayan T.*, 2018a. Taphonomic signatures of owls: new insights into micromammal assemblages // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 492. P. 81–91.
- Comay O., Dayan T.*, 2018b. What determines prey selection in owls? Roles of prey traits, prey class, environmental variables, and taxonomic specialization // Ecology and Evolution. V. 8. № 6. P. 3382–3392.
- Damuth J.D., Damuth J., MacFadden B.J., John D.*, 1990. Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications. Cambridge. 397 p.
- Denys C.*, 2002. Taphonomy and experimentation // Archaeometry. V. 44. P. 469–484.
- Donazar J.A., Ceballos O.*, 1989. Selective predation by Eagle Owls *Bubo bubo* on rabbits *Oryctolagus cuniculus*: age and sex preferences // Ornis Scandinavica. V. 20. № 2. P. 117–122.
- Fernández-Jalvo Y., Andrews P.*, 2003. Experimental effects of water abrasion on bone fragments // Journal of Taphonomy. V. 1. P. 145–161.
- Fernández-Jalvo Y., Andrews P.*, 2016. Atlas of taphonomic identifications: 1001+ images of fossil and recent mammal bone modification. Springer. 359 p.
- Fernández-Jalvo Y., Andrews P., Denys C., Sesé C., Stöetzel E., et al.*, 2016. Taphonomy for taxonomists: implications of predation in small mammal studies // Quaternary Science Reviews. V. 139. P. 138–157.
- Fernández-Jalvo Y., Andrews P., Sevilla P., Requejo V.*, 2014. Digestion versus abrasion features in rodent bones // Lethaia. V. 47. P. 323–336.

- Fernández-Jalvo Y., Sánchez-Chillón B., Andrews P., Fernández-López S., Alcalá Martínez L.*, 2002. Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition // *Archaeometry*. V. 44. № 3. P. 353–361.
- Firmat C., Rodrigues H.G., Hutterer R., Rando J.C., Alcover J.A., Michaux J.*, 2011. Diet of the extinct lava mouse *Malpaisomys insularis* from the Canary Islands: insights from dental microwear // *Naturwissenschaften*. V. 98. P. 33–37.
- Fortelius M.*, 1990. Problems with using fossil teeth to estimate body sizes of extinct mammals // *Body size in mammalian paleobiology: Estimation and biological implications*. Eds Damuth J., Macfadden B.J. Cambridge: Cambridge University Press. P. 207–228.
- Fortelius M., Solounias N.*, 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets // *American Museum novitates*. V. 3301. P. 1–36.
- Fraser D., Theodor J.M.*, 2010. The use of gross dental wear in dietary studies of extinct lagomorphs // *Journal of Paleontology*. V. 84. P. 720–729.
- Freudenthal M., Martín-Suárez E.*, 2013. Estimating body mass of fossil rodents // *Scripta Geologica*. V. 145. 130 p.
- Gomes-Rodrigues H., Merceron G., Viriot L.*, 2009. Dental microwear patterns of extant and extinct Muridae (Rodentia, Mammalia): ecological implications // *Naturwissenschaften*. V. 96. P. 537–542.
- Gould S.J.*, 1975. On the scaling of tooth size in mammals // *American Zoologist*. V. 15. № 2. P. 353–362.
- Guérécheau A., Ledevin R., Henttonen H., Deffontaine V., Michaux J.R., et al.*, 2010. Seasonal variation in molar outline of bank voles: An effect of wear? // *Mammalian Biology*. V. 75. P. 311–319.
- Hautier L., Bover P., Alcover J.A., Michaux J.*, 2009. Mandible morphometrics, dental microwear pattern, and paleobiology of the extinct balearic dormouse // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 54. P. 181–194.
- Heisler L.M., Somers C.M., Poulin R.G.*, 2016. Owl pellets: a more effective alternative to conventional trapping for broad-scale studies of small mammal communities // *Methods in Ecology and Evolution*. V. 7. № 1. P. 96–103.
- Hopkins S.S.*, 2008. Reassessing the mass of exceptionally large rodents using tooththrow length and area as proxies for body mass // *Journal of Mammalogy*. V. 89. № 1. P. 232–243.
- Hopkins S.S.*, 2018. Estimation of body size in fossil mammals // *Methods in Paleocology: Reconstructing Cenozoic Terrestrial Environments and Ecological Communities*. Ed. Croft D.A., Su D.F., Simpson S.W. Springer International Publishing. P. 7–22.
- Hopley P.J., Latham A.G., Marshall J.D.*, 2006. Palaeoenvironments and palaeodiets of mid-Pliocene micromammals from Makapansgat Limeworks, South Africa: a stable isotope and dental microwear approach. // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. V. 233. № 3–4. P. 235–251.
- Karell P., Lehtosalo N., Pietiäinen H., Brommer J.E.*, 2010. Ural owl predation on field voles and bank voles by size, sex and reproductive state // *Annales Zoologici Fennici*. V. 47. № 2. P. 90–99.
- Kaya F., Kaymakci N.*, 2013. Systematics and dental microwear of the late Miocene Gliridae (Rodentia, Mammalia) from Hayranli, Anatolia: Implications for paleoecology and paleobiodiversity // *Palaeontologia Electronica*. V. 16. № 3. P. 1–22.
- King T., Andrews P., Boz B.*, 1999. Effect of taphonomic processes on dental microwear // *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*. V. 108. № 3. P. 359–373.
- Korpimäki E.*, 1986. Seasonal changes in the food of the Tengmalm's owl *Aegolius funereus* in western Finland // *Annales Zoologici Fennici*. V. 23. P. 339–344.
- Korpimäki E.*, 1992. Diet composition, prey choice, and breeding success of long-eared owls: effects of multiannual fluctuations in food abundance // *Canadian Journal of Zoology*. V. 70. № 12. P. 2373–2381.
- Korpimäki E., Sulkava S.*, 1987. Diet and breeding performance of Ural owls *Strix uralensis* under fluctuating food conditions // *Ornis Fennica*. V. 64. P. 57–66.
- Ledevin R., Quéré J.P., Renaud S.*, 2010. Morphometrics as an insight into processes beyond tooth shape variation in a bank vole population // *PLoS One*. V. 5. № 11. P. e15470.
- Lee W.B., Houston D.C.*, 1993. Tooth wear patterns in voles (*Microtus agrestis* and *Clethrionomys glareolus*) and efficiency of dentition in preparing food for digestion // *Journal of Zoology*. V. 231. № 2. P. 301–309.
- Lewis P.J., Gutierrez M., Johnson E.*, 2000. *Ondatra zibethicus* (Arvicolinae, Rodentia) dental microwear patterns as a potential tool for palaeoenvironmental reconstruction // *Journal of Archaeological Science*. V. 27. P. 789–798.
- Levinson M.*, 1982. Taphonomy of microvertebrates – from owl pellets to cave breccia // *Annals of the Transvaal Museum*. V. 33. P. 115–121.
- Love R.A., Webon C., Glue D.E., Harris S., Harris S.*, 2000. Changes in the food of British Barn Owls (*Tyto alba*) between 1974 and 1997 // *Mammal Review*. V. 30. № 2. P. 107–129.
- Lozano-Fernández I., Cuenca-Bescós G., Blain H. A., López-García J.M., Agustí J.*, 2013. *Miomys savini* size evolution in the Early Pleistocene of south-western Europe and possible biochronological implications // *Quaternary Science Reviews*. V. 76. P. 96–101.
- Lyman R.L.*, 1994. Vertebrate taphonomy. Cambridge University Press. 524 p.
- Lyman R.L.*, 2012. Rodent-prey content in long-term samples of barn owl (*Tyto alba*) pellets from the northwestern United States reflects local agricultural change // *The American Midland Naturalist*. V. 167. № 1. P. 150–164.
- Lyman R.L.*, 2018. Actualistic neotaphonomic research on bone modifying animal species: an analysis of the literature // *Palaaios*. V. 33. № 12. P. 542–554.
- Lyman R.L., Daskalakis-Perez A.E., Daskalakis-Perez A.B., Daskalakis-Perez E.A.*, 2016. Sex Ratio of Rodents as Barn Owl (*Tyto alba*) Prey // *The American Midland Naturalist*. V. 176. № 1. P. 152–158.

- Markova E., Smirnov N., 2018. Phenotypic diversity arising from a limited number of founders: A study of dental variation in laboratory colonies of collared lemmings, *Dicrostonyx* (Rodentia: Arvicolinae) // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 125. P. 777–793.
- Markova E.A., Smirnov N.G., Kourova T.P., Kropacheva Y.E., 2013. Ontogenetic variation in occlusal shape of ever-growing molars in voles: An intravital study in *Microtus gregalis* (Arvicolinae, Rodentia) // *Mammalian Biology*. V. 78. P. 251–257.
- Martin R.A., 1996. Tracking mammal body size distributions in the fossil record: A preliminary test of the 'rule of limiting similarity' // *Acta Zoologica Cracoviensia*. V. 39. № 1. P. 321–328.
- Mikkola H., 1983. Owls of Europe. Berkhamsted: T. & AD Poyser. 397 p.
- Milana G., Luiselli L., Amori G., 2018. Forty years of dietary studies on barn owl (*Tyto alba*) reveal long term trends in diversity metrics of small mammal prey // *Animal Biology*. V. 68. № 2. P. 129–146.
- Millien V., Bovy H., 2010. When teeth and bones disagree: body mass estimation of a giant extinct rodent // *Journal of Mammalogy*. V. 91. P. 11–18.
- Müller J., Clauss M., Codron D., Schulz E., Hummel J., et al., 2014. Growth and wear of incisor and cheek teeth in domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) fed diets of different abrasiveness // *Journal of Experimental Zoology*. V. 321. P. 283–298.
- Müller J., Clauss M., Codron D., Schulz E., Hummel J., et al., 2015. Tooth length and incisal wear and growth in guinea pigs (*Cavia porcellus*) fed diets of different abrasiveness // *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*. V. 99. № 3. P. 591–604.
- Nelson S., Badgley C., Zakem E., 2005. Microwear in modern squirrels in relation to diet // *Palaentologia Electronica*. V. 8. № 1. P. 1–15.
- Patnaik P., 2002. Enamel microstructure of some fossil and extant murid rodents of India // *Paleontological Research*. V. 6. P. 239–258.
- Penteriani V., del Mar Delgado M., Campioni L., 2015. Quantifying space use of breeders and floaters of a long-lived species using individual movement data // *The Science of Nature*. V. 102. № 5–6.
- Petrová I., Petrílková M., Losík J., Gouveia A., Damugi I.E., Tkadlec E., 2018. Density-related pattern of variation in body growth, body size and annual productivity in the common hamster // *Mammalian Biology*. V. 91. P. 34–40.
- Rodrigues H.G., Merceron G., Viriot L., 2009. Dental microwear patterns of extant and extinct Muridae (Rodentia, Mammalia): ecological implications // *Naturwissenschaften*. V. 96. № 4. P. 537–542.
- Rodrigues H.G., Renaud S., Charles C., Le Poul Y., Solé F., et al., 2013. Roles of dental development and adaptation in rodent evolution // *Nature Communications*. V. 4. 2504. P. 1–8.
- Romanowski J., Żmihorski M., 2009. Seasonal and habitat variation in the diet of the tawny owl (*Strix aluco*) in Central Poland during unusually warm years // *Biologia*. V. 64. № 2. P. 365–369.
- Rowe R.J., Terry R.C., 2014. Small mammal responses to environmental change: integrating past and present dynamics // *Journal of Mammalogy*. V. 95. № 6. P. 1157–1174.
- Schulz E., Piotrowski V., Clauss M., Mau M., Merceron G., Kaiser T.M., 2013. Dietary abrasiveness is associated with variability of microwear and dental surface texture in rabbits // *PLoS One*. V. 8. e56167.
- Sharikov A., Kovinka T., Bragin M., 2018. Brief report A comparative laboratory study of the preservation of different rodent bones in pellets of Strigiformes // *Ornis Fennica*. V. 95. P. 82–88.
- Smoke N.D., Stahl P.W., 2004. Post-burial fragmentation of microvertebrate skeletons // *Journal of Archaeological Science*. V. 31. № 8. P. 1093–1100.
- Sunde P., Forsom H.M., Al-Sabi M.N.S., Overskaug K., 2012. Selective predation of tawny owls (*Strix aluco*) on yellow-necked mice (*Apodemus flavicollis*) and bank voles (*Myodes glareolus*) // *Annales Zoologici Fennici*. V. 49. № 5. P. 321–331.
- Terry R.C., 2004. Owl pellet taphonomy: a preliminary study of the post-regurgitation taphonomic history of pellets in a temperate forest // *Palaios*. V. 19. № 5. P. 497–506.
- Terry R.C., 2007. Inferring predator identity from skeletal damage of small-mammal prey remains // *Evolutionary Ecology Research*. V. 9. № 2. P. 199–219.
- Terry R.C., 2008. Modeling the effects of predation, prey cycling, and time averaging on relative abundance in raptor-generated small mammal death assemblages // *Palaios*. V. 23. № 6. P. 402–410.
- Terry R.C., 2009. The dead do not lie: using skeletal remains for rapid assessment of historical small-mammal community baselines // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 277. № 1685. P. 1193–1201.
- Terry R.C., 2010. On raptors and rodents: testing the ecological fidelity and spatiotemporal resolution of cave death assemblages // *Paleobiology*. V. 36. № 1. P. 137–160.
- Terry R.C., Laney J.A., Hay-Roe S.H., 2018. Quantifying the Digestive Fingerprints of Predators on the Bones of Their Prey Using Scanning Electron Microscopy // *Palaios*. V. 33. № 11. P. 487–497.
- Tores M., Motro Y., Motro U., Yom-Tov Y., 2005. The Barn Owl - a selective opportunist predator // *Israel Journal of Ecology and Evolution*. V. 51. № 4. P. 349–360.
- Townsend K.E.B., Croft D.A., 2008. Enamel microwear in caviomorph rodents // *Journal of Mammalogy*. V. 89. P. 730–743.
- Trejo A., Guthmann N., 2003. Owl selection on size and sex classes of rodents: activity and microhabitat use of prey // *Journal of Mammalogy*. V. 84. № 2. P. 652–658.
- Trejo A., Guthmann N., Lozada M., 2005. Seasonal selectivity of Magellanic horned owl (*Bubo magellanicus*) on rodents // *European Journal of Wildlife Research*. V. 51. № 3. P. 185–190.
- Ulbricht A., Maul L.C., Schulz E., 2015. Can mesowear analysis be applied to small mammals? A pilot-study on leporines and murines // *Mammalian Biology*. V. 80. № 1. P. 14–20.
- Ungar P.S., Scott R.S., Scott J.R., Teaford M., 2008. Dental microwear analysis: historical perspectives and new approaches // *Technique and application in dental anthropology*. V. 53. P. 389–425.

- van Riper C., Van Wagtendonk J.*, 2006. Home range characteristics of great gray owls in Yosemite National Park, California // *Journal of Raptor Research*. V. 40. № 2. P. 130–141.
- Viriot L., Chaline J., Schaaf A., Le Boulenger E.*, 2005. Ontogenetic change of *Ondatra zibethicus*. Morphological Change in Quaternary Mammals of North America. Cambridge University Press. P. 373–391.
- Wellicome T.I., Danielle Todd L., Poulin R.G., Holroyd G.L., Fisher R.J.*, 2013. Comparing food limitation among three stages of nesting: supplementation experiments with the burrowing owl // *Ecology and Evolution*. V. 3. № 8. P. 2684–2695.
- Winkler D.E., Andrianasolo T.H., Andriamandimbarisoa L., Ganzhorn J.U., Rakotondrany S.J., et al.*, 2016. Tooth wear patterns in black rats (*Rattus rattus*) of Madagascar differ more in relation to human impact than to differences in natural habitats // *Ecology and Evolution*. V. 6. P. 2205–2215.
- Winkler D.E., Schulz-Kornas E., Kaiser T.M., De Cuyper A., Clauss M., Tütken T.*, 2019. Forage silica and water content control dental surface texture in guinea pigs and provide implications for dietary reconstruction // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 116. № 4. P. 1325–1330.
- Yom-Tov Y., Yom-Tov S.*, 2004. Climatic change and body size in two species of Japanese rodents // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 82. № 2. P. 263–267.
- Zárybnická M., Sedláček O., Korpimäki E.*, 2009. Do Tengmalm's Owls alter parental feeding effort under varying conditions of main prey availability? // *Journal of Ornithology*. V. 150. № 1. P. 231–237.
- Zejda J.*, 1971. Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. // *Zoologické Listy Folia Zoologica*. V. 20. № 3. P. 229–245.

SMALL MAMMALS ON THE WAY FROM LIVE ELEMENTS OF BIOCOENOSES TO A SUBFOSSIL CONDITION

Y. E. Kropacheva^{1,*}, N. G. Smirnov^{1,**}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144, Russia*

**e-mail: kropachevaje@yandex.ru*

***e-mail: nsmirnov@ipae.uran.ru*

A wide range of problems arising during palaeoreconstructions of small mammal communities and individual animal characteristics is reviewed. The patterns of transformation and information loss at the stages of the transition of small mammals from live elements of biocoenoses to a subfossil condition through the stage of prey to predatory birds are discussed. A literature analysis shows the capacities and limitations of modern methods for reconstructing the sizes, ages, and diets of small mammals based on their molars. The digestive secretions of owls that affect the morphological and size parameters of the remains of small mammal they consume are discussed. Particular attention is paid to the processes in which animal bone remains become part of the deposits and are transformed to subfossils. Transformations of the characteristics of small mammalian communities and the intraspecific structure of species as selective prey to raptors are shown. The importance of considering the differentiated loss of bone remains of different sizes that occurs during their digestion and dispersion in deposits is demonstrated.

Keywords: Small mammals, owls, prey, selectivity, taphonomy, animal size, age, diet, palaeoreconstruction