

На правах рукописи

Горлова Екатерина Николаевна

**ДИНАМИКА ПРОМЫСЛОВЫХ ЖИВОТНЫХ ПРИБРЕЖНЫХ  
ЭКОСИСТЕМ ЧУКОТКИ В ПОЗДНЕМ ГОЛОЦЕНЕ**

03.02.08 — экология

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Москва — 2013

Работа выполнена в Лаборатории биогеоценологии и исторической экологии им. В.Н. Сукачёва Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

**Научный руководитель:**

**Савинецкий Аркадий Борисович**  
доктор биологических наук,  
главный научный сотрудник, зав. Лабораторией  
биогеоценологии и исторической экологии  
им. В.Н. Сукачёва ФГБУН Института проблем  
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

**Официальные оппоненты:**

**Александр Карэнович Агаджанян**  
доктор биологических наук, профессор,  
зав. Лабораторией млекопитающих  
ФГБУН Палеонтологического института  
им. А.А. Борисяка РАН

**Антипина Екатерина Евстафьевна**  
кандидат биологических наук,  
старший научный сотрудник Лаборатории  
естественнонаучных методов в археологии  
ФГБУН Института археологии РАН

**Ведущая организация:**

ФГБУН Институт экологии растений и животных  
Уральского отделения РАН

Защита состоится **10 декабря 2013 года в 14 часов** на заседании диссертационного совета по защите кандидатских и докторских диссертаций Д 002.213.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва В-71, Ленинский проспект, д. 33. тел./факс: 8 (495) 952 73 24, email: [admin@sevin.ru](mailto:admin@sevin.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу 119071, Москва В-71, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат и объявление о защите размещены на сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу: [www.vak2.ed.gov.ru](http://www.vak2.ed.gov.ru) и на сайте ФГБУН ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН по адресу: [www.sevin.ru](http://www.sevin.ru) 8 ноября 2013 г.

Автореферат разослан **8 ноября 2013 г.**

Учёный секретарь  
диссертационного совета

Елена Александровна Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследований.** В последние десятилетия человечество накопило большое количество знаний о реакциях экосистем под влиянием различных факторов. Особенно пристальное внимание уделяется в современных работах вопросам преобразования естественной среды обитания на фоне возрастающего климатического воздействия. Продолжающаяся увеличиваться антропогенная нагрузка также, безусловно, является одним из важнейших средообразующих параметров. При такой многофакторности зачастую бывает сложно оценить истинную причину наблюдаемых изменений. Кроме того, основываясь на наблюдениях за изменениями в современных сообществах, можно судить лишь о мгновенном их отклике на смену условий или на влияние человеческой деятельности, что не всегда позволяет корректно оценивать критичность тех или иных изменений и их последствия. Изучение динамики сообществ на более продолжительных отрезках времени (сотни и тысячи лет) позволяет оценить далеко идущие последствия биотических и абиотических изменений, что особенно важно при прогнозировании сценариев развития экосистем нашей планеты в будущем.

Важными источниками информации для изучения изменений прошедших эпох служат археологические памятники. Благодаря человеческой деятельности, культурный слой, образующийся на месте поселений древних жителей, представляет собой сконцентрированную летопись окружающей природы. Однако в большинстве районов Земного шара интерпретация материала, источником которого служат человеческие поселения, сильно затруднена. Это происходит вследствие того, что уже в середине голоцена во многих районах Земного шара антропогенное влияние на экосистемы было настолько сильным, что перекрывало воздействие других биотических и абиотических факторов (Савинецкий и др., 2005). Кроме того, появление новых форм природопользования, таких как земледелие и скотоводство, привело к тому, что экономика человека уже не столь сильно зависела от динамики окружающей среды, или, по крайней мере, эта связь выражалась опосредованно.

В свете этих проблем своего рода модельными объектами изучения многовековой динамики экосистем являются арктические прибрежные поселения морских зверобоев. В отличие от тундровых жителей, постоянно следующих за оленьими стадами, прибрежные зверобои вели преимущественно оседлый образ жизни, и остатки их поселений сохранились вдоль всей береговой линии Чукотки в виде археологических памятников с тысячелетней историей. Отсутствие же в этом

регионе на протяжении всего периода существования других форм природопользования, кроме охоты и собирательства, позволяет рассматривать историю этих поселений в непосредственной связи с окружающей средой.

Помимо вышеперечисленных, важной особенностью региона исследований является его уникальное положение. Находясь на стыке двух огромных материков и двух океанов, прибрежные экосистемы Чукотки испытывают влияние со стороны сразу нескольких климатообразующих центров. Изменения климата в регионе имели богатую историю и характеризовались значительными колебаниями на протяжении последних тысячелетий.

**Цели и задачи исследования.** Цель исследования — оценить динамику населения морских и наземных промысловых животных прибрежных экосистем Чукотки в позднем голоцене под влиянием биотических, абиотических и антропогенных факторов.

В рамках достижения сформулированной цели были поставлены следующие задачи: 1) выявить особенности зверобойного промысла древнего населения побережья Чукотки по археозоологическим данным: установить доли разных видов в добыче, соотношение возрастных групп, сезон охоты и оценить динамику промысла в разных районах полуострова и во времени; 2) оценить изменения в составе и численности промысловой фауны прибрежных экосистем Чукотки в позднем голоцене в связи с воздействием промысла и колебаниями климата; 3) на основе изотопного анализа выявить относительное положение в трофической сети основных промысловых видов прибрежных экосистем Чукотки в позднем голоцене; 4) описать динамику трофических связей основных промысловых видов прибрежных экосистем Чукотки в позднем голоцене под влиянием биотических и абиотических изменений.

**Научная новизна.** Получены новые сведения об организации промысла древних жителей побережья Чукотки (реконструированы доли разных видов в добыче, сезон добычи и возрастная структура некоторых промысловых животных и характер их использования). Усовершенствована методология обработки археозоологического материала для арктических поселений. Получены независимые подтверждения того, что аборигенный традиционный промысел не оказывает сильного негативного воздействия на экосистемы. Впервые на обширном материале реконструирована экология и динамика трофического положения животных, живших в Тихоокеанской Арктике в прошедшие эпохи, в связи с климатическими изменениями.

**Теоретическое и практическое значение работы.** Результаты исследования могут найти широкое применение в изучении процессов вековой динамики арктических экосистем. Проведенные исследования дают возможность более точно прогнозировать изменения в морских и тундровых экосистемах при продолжающихся изменениях климата. Результаты работы используются при проведении лекций по теме "Историческая экология" в МГУ им. М.В. Ломоносова. Результаты археозоологических исследований используются археологами и историками для реконструкции среды обитания древнего человека, а также некоторых аспектов его быта.

**Методы исследования.** Работа выполнена как на основе комплекса классических методов археозоологии и археологии, так и с привлечением относительно молодого, в отношении изучения палеоэкосистем, метода стабильных изотопов. В работе используются методы радиоуглеродного датирования с последующей калибровкой, методы определения сезона охоты на основе измерения размеров некоторых элементов скелета ювенильных особей и методы оценки индивидуального возраста промысловых животных на основе степени прирастания эпифизов к диафизам трубчатых костей. Статистическая обработка материала проводилась в программах Statistica 6.0 и R 2.14.2.

**Положения, выносимые на защиту.** 1). Видовой и возрастной составы, а также количественное соотношение млекопитающих в добыче древних зверобоев Чукотки были сходны в разных районах полуострова и в разные периоды времени на протяжении позднего голоцена, но зависели от локальных особенностей промысловых участков; 2). Колебания климата влияли на численность промысловых видов, но не приводили к существенным изменениям доли этих видов в добыче древних жителей; 3). Изменения климата не приводили к изменениям общей трофической структуры экосистем позднего голоцена Чукотского полуострова; 4). Относительное трофическое положение высших консументов морских экосистем испытывало небольшие колебания во времени в течение позднего голоцена и отражало условия среды обитания и связанный с ними уровень первичной продукции.

**Публикации.** По теме исследования опубликовано 11 статей, из них три — в рецензируемых журналах.

**Апробация работы.** Материалы исследования были представлены на двух Российских научных конференциях «Динамика современных экосистем в

голоцене» (Екатеринбург, 2010; Казань, 2013), Всероссийском териологическом съезде (Москва, 2011), Конференциях молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2010, 2012), Конференциях молодых учёных «Новые материалы и методы археологического исследования» (Москва, 2011, 2013) на III (XIX) Всероссийском археологическом съезде (Старая Руса, 2011), на Международном археозоологическом съезде (Париж, 2010), XXX Международном конгрессе биологов-охотоведов (Барселона, 2011), Международной конференции «Изучение и освоение морских и наземных экосистем в условиях арктического и аридного климата» (Ростов-на-Дону, 2011), VII международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики» (Суздаль, 2012), ЛП Региональной (VIII Всероссийской с международным участием) археологоэтнографической конференции студентов и молодых ученых «Археология, этнология и антропология Евразии. Исследования и гипотезы» (Новосибирск, 2012), на 23-х чтениях памяти академика В.Н. Сукачёва (Москва, 2013), на 11-й международной конференции «Методы абсолютного датирования» (Подлесье, 2013) и на межлабораторном научном коллоквиуме ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН от 4 октября 2013 г.

**Структура и объём диссертации.** Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и одиннадцати приложений. Текст изложен на 130 страницах, иллюстрирован 26 рисунками и содержит 21 таблицу. Библиографический список состоит из 290 наименований, из них 168 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность и признательность всем тем, без кого эта работа была бы невозможна. Огромное спасибо научному руководителю и начальнику — Аркадию Борисовичу Савинецкому, который оказывал всестороннюю поддержку, направлял, обучал и помогал в процессе работы над диссертацией, коллегам по лаборатории — Киселёвой Нине Кузьминичне, Хасанову Булату Фаридовичу, Бабенко Анне Николаевне, Антипушиной Жанне Андреевне и Кузьмичёвой Евгении Андреевне за участие и поддержку на всех этапах работы. Отдельная благодарность Дмитрию Дмитриевичу Васюкову — за помощь в сборе современного материала и ценные дискуссии, а также Ольге Александровне Крылович за обучение навыкам работы с остеологической коллекцией. Автор признателен Алексею Владимировичу Тиуну за помощь в проведении изотопного исследования и обсуждении

полученных результатов. Работа также была бы невозможна без всесторонней помощи и поддержки со стороны моей семьи и друзей.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (09-04-00196, 12-04-00655, 12-04-31010), Программ Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы», «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем», Программы ОБН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во ВВЕДЕНИИ обоснована актуальность темы, поставлены цели и задачи исследования.

### **ГЛАВА 1. Краткая характеристика физико-географических условий района исследований и экологии основных промысловых видов**

Приведено краткое описание рельефа, береговой линии, погодных условий, растительности и фауны Чукотского п-ова. Описаны морфоструктура дна, основные течения, климат и сезонная динамика Берингова и Чукотского морей. Приведены данные о питании и распределении основных промысловых видов.

### **ГЛАВА 2. Обзор литературы**

Приведены характеристика прибрежных экосистем Чукотского полуострова и их современная изменчивость под влиянием климата. Суммированы имеющиеся литературные данные и представления об изменениях климата в регионе на протяжении последних 2500 лет. Рассмотрены основные модели многолетней изменчивости климата и её влияние на морские экосистемы. Кратко описана этнография берегового населения Чукотки, приведён обзор археозоологических исследований на Чукотском полуострове.

### **ГЛАВА 3. Материал и методы**

Работа выполнена на основе археозоологического материала, полученного при раскопках древнего поселения морских зверобоев Чукотки, расположенного на побережье Берингова пролива, а также современного остеологического материала.

В качестве сравнительного материала были использованы базы данных по определениям морских млекопитающих из двух других прибрежных поселений Чукотского п-ова (Ванкарем и Пайпельгак), расположенных на побережье Чукотского моря. Определение и последующие расчёты соотношения скелетных

элементов и долей промысловых видов на этих памятниках проводились по тому же сценарию, что и на поселении Канискак, что позволило детально сравнить между собой особенности добычи в разных частях полуострова.

Раскопки древнего поселения Канискак (66°02' с.ш., 169°56' з.д.) проводились с 1989 по 1991 гг. двумя группами исследователей в составе многолетних проектов Берингоморской и Чукотской археологических экспедиций. В жилой части поселения было разбито три раскопа общей площадью 28 м<sup>2</sup>, грунт из которых изымался слоями по 10–15 см и перебирался вручную на наличие костных остатков и артефактов. Мощность культурного слоя составила 150–120 см на разных участках поселения.

Определение костных остатков млекопитающих производилось на основе сравнительной эталонной коллекции Лаборатории биогеоценологии и исторической экологии ИПЭЭ РАН, с использованием ресурса <http://bones.iri.isu.edu> и литературных источников (Смирнов, 1929; Громова, 1950, 1960; Gilbert, 1993; Антонюк, 1995; Аристов и Барышников, 2001).

В качестве метода оценки относительного количества животных одного вида, добываемых охотниками, использовался показатель ОКО — общее количество остатков, рассчитанный для равновероятно идентифицируемых для всех видов скелетных элементов. Для сравнения доли наиболее массовых в добыче видов использовался метод коррекции ОКО, с учетом вероятности попадания в культурный слой разных элементов скелета. Доли промысловых видов выражались в процентах, их сравнение в разные периоды и между разными памятниками производилось с помощью критерия Пирсона ( $\chi^2$ ) с уровнем статистической значимости 0,05. Остатки крупных китообразных были исключены из рассмотрения в данной работе, так как для изучения истории китобойного промысла требуются иные методические подходы.

Показатель относительной численности промысловых видов на охотничьем участке рассчитывался как количество костных остатков, скорректированное на мощность культурного слоя (подробнее см. Динесман и др., 1996).

Индивидуальный возраст определялся по черепу и трубчатым костям конечностей. Для восстановления возрастной структуры использовались результаты определения возраста по степени прирастания эпифизов (Storå, 2000; 2002), скорректированные с учётом особенностей формирования остеологической выборки.

Сезон добычи рассчитывался на основе методики определения возраста и времени поимки ювенильного животного исходя из размера его костей и сроков размножения в регионе (Storå, 2002). Измерение каждой кости производилось в

тройной повторности, а затем рассчитывалось среднее значение. Погрешность измерения составила  $\pm 0,1$  мм. Для сравнения формы распределения размеров внутри группы добытых животных на разных памятниках использовался критерий Колмогорова-Смирнова.

Анализ стабильных изотопов использовался для изучения питания и трофических связей промысловых животных в разные периоды времени, а также в целях таксономической диагностики. Для изотопного анализа использовались субфоссильные и современные костные остатки промысловых млекопитающих и птиц. Образцы отбирались только от взрослых особей, за исключением кольчатой нерпы, для которой были измерены изотопные подписи разных возрастных групп. Выделение коллагена проводилось путем растворения в соляной кислоте (pH=2,5), предварительно декальцинированного (в 1М растворе HCl) и очищенного от солей костного образца. Современные пробы обезжиривали в 10% растворе бутанола (Nagai and Suzuki, 2000).

Изотопный анализ велся по двум биогенным элементам — азоту ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) и углероду ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ). Измерения проводились на изотопном масс спектрометре (Delta V Plus, Thermo-Finnigan) в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова под руководством д.б.н. А.В. Тиунова. В коллагеновых пробах измерялось процентное содержание N и C и их изотопный состав. Содержание  $^{15}\text{N}$  и  $^{13}\text{C}$  было выражено в промилле (‰) и рассчитано как отклонение от международного стандарта по формуле:

$$\delta X = [(R_{\text{образца}} / R_{\text{стандарта}}) - 1] * 1000,$$

где X — это  $^{15}\text{N}$  или  $^{13}\text{C}$ , а R — соответствующие пропорции  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  или  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ .

Для азота международным стандартом служит  $\text{N}_2$  атмосферного воздуха, для углерода — "венский" эквивалент белемнита (*Belemnita americana*) PeeDee формации (VPDB). Образцы были проанализированы относительно референтного газа ( $\text{N}_2$  и  $\text{CO}_2$ ), откалиброванного относительно стандартных материалов, предоставленных МАГАТЭ. Стандартное отклонение изотопных значений лабораторного стандарта было в пределах  $<0,3\text{‰}$  для  $\delta^{15}\text{N}$  и  $<0,15\text{‰}$  для  $\delta^{13}\text{C}$ . Индикатором качества и сохранности коллагена служило атомное C/N соотношение. Для сравнения средних значений изотопных сигналов между двумя разными видами, возрастными группами или временными интервалами использовали тесты Стьюдента или Манна-Уитни. Однофакторная ANOVA с последующим использованием теста Тьюки или тест Крускала-Уоллиса использовались при множественных сравнениях средних значений по периодам (Zar, 2010).

Определение времени отложения культурного слоя проводилось с помощью радиоуглеродного метода. Всего в работе использовано 11 датировок. Измерения проводились в Лаборатории биогеоценологии и исторической экологии им В.Н. Сукачёва (ИПЭЭ РАН). Материалом для радиоуглеродного датирования послужили кости морских млекопитающих. Калибровка дат проводилась в программе *Vchron v 3.1.5.* с использованием калибровочной кривой *Marine09.* В процессе калибровки были сделаны поправки на  $\delta^{13}\text{C}$  образца, и коррекция на  $\Delta R$ , которая для этого региона была принята за  $380 \pm 20$  лет (McNeely et al., 2006; Хасанов и др., 2013). Калиброванные даты выражались в виде абсолютной шкалы, отсчёт возраста вёлся от 1950 г.

#### **ГЛАВА 4. Особенности зверобойного промысла древних береговых жителей (по результатам археозоологического анализа)**

В данной главе приводится подробное описание остеологической коллекции промысловых млекопитающих поселения Канискак и сравнение полученных результатов с данными по двум другим поселениям, расположенным на побережье Чукотского моря и литературным данным.

Культурный слой поселения Канискак накапливался постепенно и последовательно на протяжении последних 2500 лет. Используемый в работе субфоссильный материал относится к периоду 2500–200 лет назад.

Общий объём костей млекопитающих составил 13 566 костных остатков, из них 9 235 костей (68%) были определены до вида.

Остатки млекопитающих представлены типичным для береговых поселений Чукотки набором промысловых видов из шести морских и шести тундровых животных. Морской промысел составлял основу жизнеобеспечения древнего населения. На примере фауны млекопитающих показано, что в среднем в добыче в количественном отношении преобладали морские промысловые животные (96,7%) по сравнению тундровыми (3,3%). Доля остатков морских животных оставалась постоянно высокой (в пределах 91,5–98,5% от всех промысловых млекопитающих) на протяжении всей истории поселения, несмотря на неоднократную смену климатических режимов в регионе. В истории других районов Арктики известны эпизоды перераспределения значимости этих двух направлений охоты (Giddings, 1964; Крупник, 1979; Orvole, 2005), в частности в Малый ледниковый период, тогда как в исследуемом регионе аналогичные колебания климата не оказали существенного влияния на соотношение морского и наземного типов промысла.

Наиболее многочисленными в количественном отношении в добыче были три вида ластоногих: кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), лахтак (*Erignathus barbatus*) и

морж (*Odobenus rosmarus*). При этом доля нерпы постоянно была на высоком уровне и составляла 82–93% на разных этапах существования поселения. Количественное соотношение морских промысловых видов в добыче древнего населения в целом соответствовало естественному количественному соотношению этих животных в современных экосистемах региона. Соотношение долей возрастных групп морских млекопитающих в добыче зверобоев также соответствовало современной картине их встречаемости вблизи береговой линии. Небольшие колебания соотношения морских промысловых видов во времени и на разных поселениях, вероятно, были связаны с локальными условиями на охотничьем участке. Эти данные указывают на отсутствие признаков селективного ведения морского промысла древними жителями.

Подробное изучение возрастной структуры добытых кольчатых нерп показало, что жертвами охотников в первую очередь становились ювенильные (<1 года) животные. Причём, если в начале существования поселения их доля составляла 68,4%, то через 1500 лет промысла она увеличилась до 89,1%. Стратегия охоты, направленная на быстро воспроизводимую часть популяции, наиболее оптимальна для поддержания её нормальной численности в отношении таких долгоживущих и медленно созревающих животных, как морские млекопитающие (Коли, 1979). Поэтому увеличение доли в добыче группы ювенильных животных во времени может служить косвенным свидетельством того, что традиционный зверобойный промысел не подрывал численность популяции.

Сравнение соотношения скелетных элементов промысловых ластоногих показало, что особенности разделки туш добытых животных были различными для разных видов, и на разных поселениях. По-видимому, существовали как универсальные, общие для разных поселений, факторы, влияющие на формирование остеологической выборки (например, места разделки животных и распределение добычи среди охотников), так и локальные, свойственные только конкретным общинам (обычай разделки туш, их дальнейшее использование и др.). В связи с этим, показано, что при оценке вклада разных видов в добычу следует учитывать особенности элементного состава остеологической коллекции и при расчёте ОКО использовать только те элементы, вероятность попадания которых в культурный слой для всех рассматриваемых видов одинакова.

Для традиционного арктического природопользования характерны смена форм охоты и объектов промысла в зависимости от сезона (Малори, 1973; Богословская и др., 2007). Установление сроков добычи основного, в количественном отношении, промыслового вида — кольчатой нерпы, показало, что

её добывали в течение всего года, однако сроки наиболее интенсивного промысла были ограничены небольшим по продолжительности периодом. Пик интенсивности промысла располагался внутри интервала со второй половины лета по начало зимы. Скорее всего, охота велась преимущественно на открытой воде. При этом общий характер охоты древнего населения на кольчатую нерпу (сроки добычи и соотношение возрастных групп в добыче) были сходны в разных частях п-ова: на побережье Берингова пролива и на побережье Чукотского моря.

Большая выборка хорошо сохранившихся остатков кольчатой нерпы позволила провести исследование частоты встречаемости скелетных патологий для этого вида. Среди более чем 5600 костей кольчатой нерпы, только на 16 (<0,005%) были обнаружены следы повреждений или патологий. Чаще всего на костях встречались следы остеофитных образований, которые имели возрастную привязанность.

Как отмечалось выше, видовой состав костных остатков на поселении Канискак включал обычные для региона виды промысловых млекопитающих. Новым результатом стало уточнение видового состава медведей. Медвежьи играли небольшую (менее 1% от всех промысловых млекопитающих), но постоянную во времени роль в добыче древнего населения. Анализ стабильных изотопов показал, что все костные остатки медведей принадлежали исключительно белому медведю (*Ursus maritimus*). Многочисленный в современных прибрежных экосистемах Чукотского п-ова бурый медведь (*Ursus arctos*) в добыче древних жителей представлен не был.

## **ГЛАВА 5. Динамика трофических связей некоторых промысловых видов в прибрежных экосистемах позднего голоцена Чукотки**

Применение изотопного метода позволило провести оценку популяций промысловых животных на примере особенностей питания и трофических связей.

Результаты измерения изотопного сигнала азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) демонстрируют относительное трофическое положение животного (DeNiro and Epstein, 1981; Hedges et al., 2006), тогда как измерения стабильных изотопов углерода ( $\delta^{13}\text{C}$ ) указывают на его принадлежность к той или иной трофической цепи на основе исходного ресурса, например, морской или наземной, пелагической или бентосной (France, 1995; Dawson et al., 2002).

Для выявления динамики трофических связей в прибрежных экосистемах Чукотки был измерен изотопный состав коллагена костей шести промысловых животных: моржа, лахтака, кольчатой нерпы, белого медведя, песка и большой конюги (*Aethia cristatella*) из разных, последовательно накапливавшихся слоёв,

древнего поселения Канискак, а также из современных прибрежных экосистем Чукотки. Всего было проанализировано 755 субфоссильных и 53 современных образца.

Среднее значение C/N атомарного соотношения коллагена субфоссильных образцов равно  $3,2 \pm 0,2$ , то есть укладывается в интервал значений (2,9–3,6), указывающих на то, что в процессе захоронения белок не претерпел изменений (DeNiro, 1985; Seccanti et al., 2007).

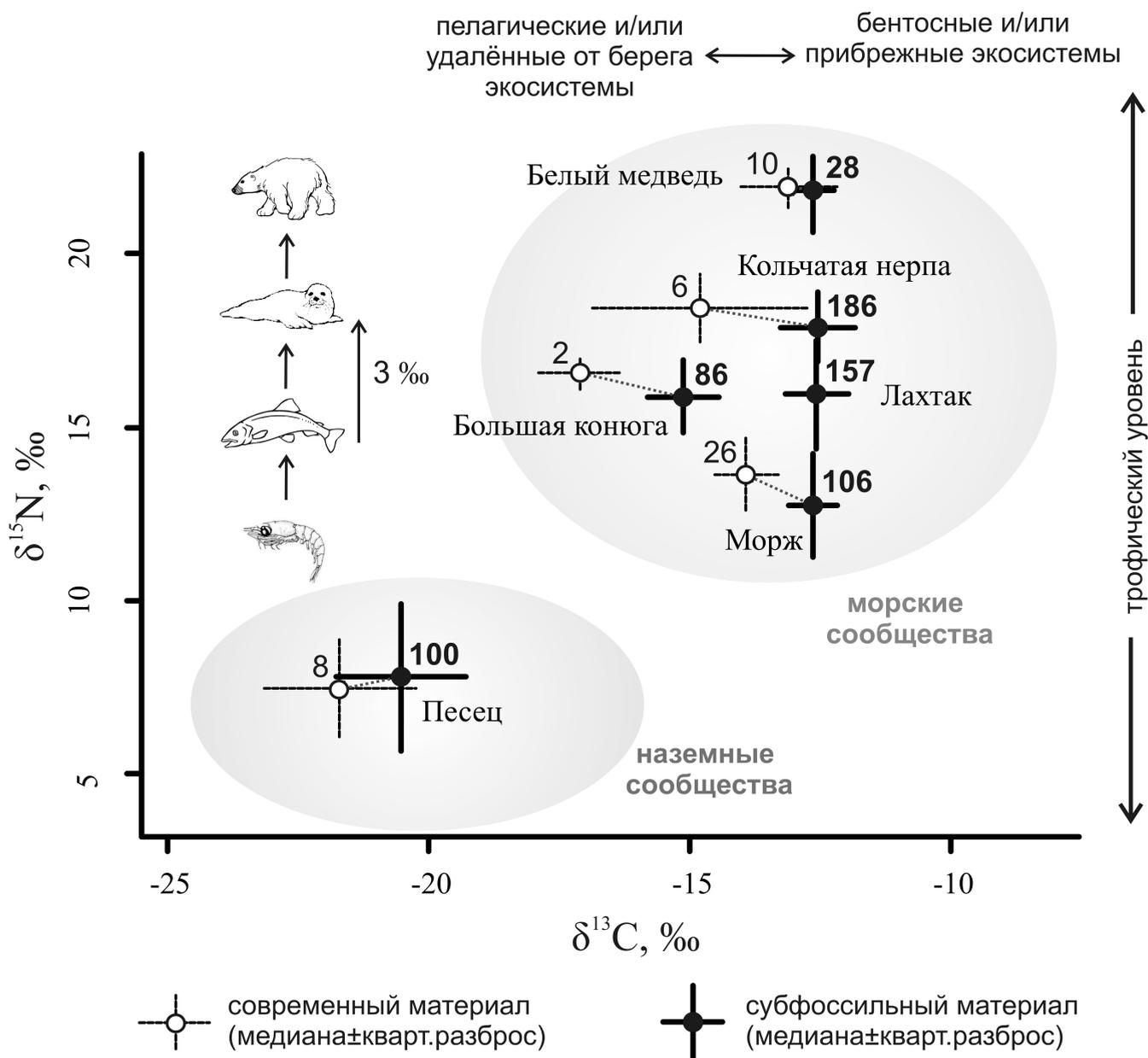
### ***5.1. Взаимное расположение шести промысловых видов в трофической сети прибрежных экосистем Чукотки в последние 2500 лет***

Относительное расположение всех шести видов в трофической сети позднего голоцена в целом соответствует современным представлениям об их питании и сходно с их взаимным расположением в трофической сети современных прибрежных экосистем Чукотки (рисунок 1).

Из всех исследованных консументов морских экосистем, в коллагене костей белого медведя обнаружено самое высокое содержание тяжёлого изотопа азота, что указывает на питание объектами высоких трофических уровней. В современных экосистемах добычей белого медведя чаще всего становятся кольчатая нерпа и её детёныши. Различия в  $\delta^{15}\text{N}$  между субфоссильными образцами белого медведя и кольчатой нерпы, позволяют предположить, что и в прошлом этот тюлень составлял основу рациона хищника.

Три вида ластоногих, хорошо различающиеся по занимаемому трофическому положению в современных экосистемах (рисунок 1, Hobson and Welch, 1992; Dehn, 2005), характеризовались сходным взаимным расположением в трофической сети и в прошлом. Лахтак занимал более высокое трофическое положение, чем морж (критерий Стьюдента,  $p < 0,01$ ), но располагался ниже в трофической сети относительно кольчатой нерпы ( $p < 0,01$ ). В качестве интересного факта можно отметить, что среди 132 проанализированных образцов коллагена костей моржа, в среднем характеризуемых низким содержанием  $^{15}\text{N}$ , что соответствует питанию объектами низких трофических уровней, оказался один образец, принадлежавший животному склонному к регулярному хищничеству. Изучение изотопных подписей разных возрастных групп кольчатой нерпы показало, что животные старше года не различаются между собой по изотопному составу коллагена костей, тогда как коллаген ювенильных особей характеризуется пониженным содержанием  $^{13}\text{C}$  (критерий Манна-Уитни, juv–sad:  $p < 0,05$ ; juv–adI:  $p < 0,001$ ; juv–adII:  $p < 0,01$ ) и повышенным  $^{15}\text{N}$  (juv–adI:  $p < 0,001$ ; juv–adII:  $p < 0,001$ ), что, скорее всего, связано с остаточным влиянием молочного кормления (Wilson et al., 1988; Kelly, 2000).

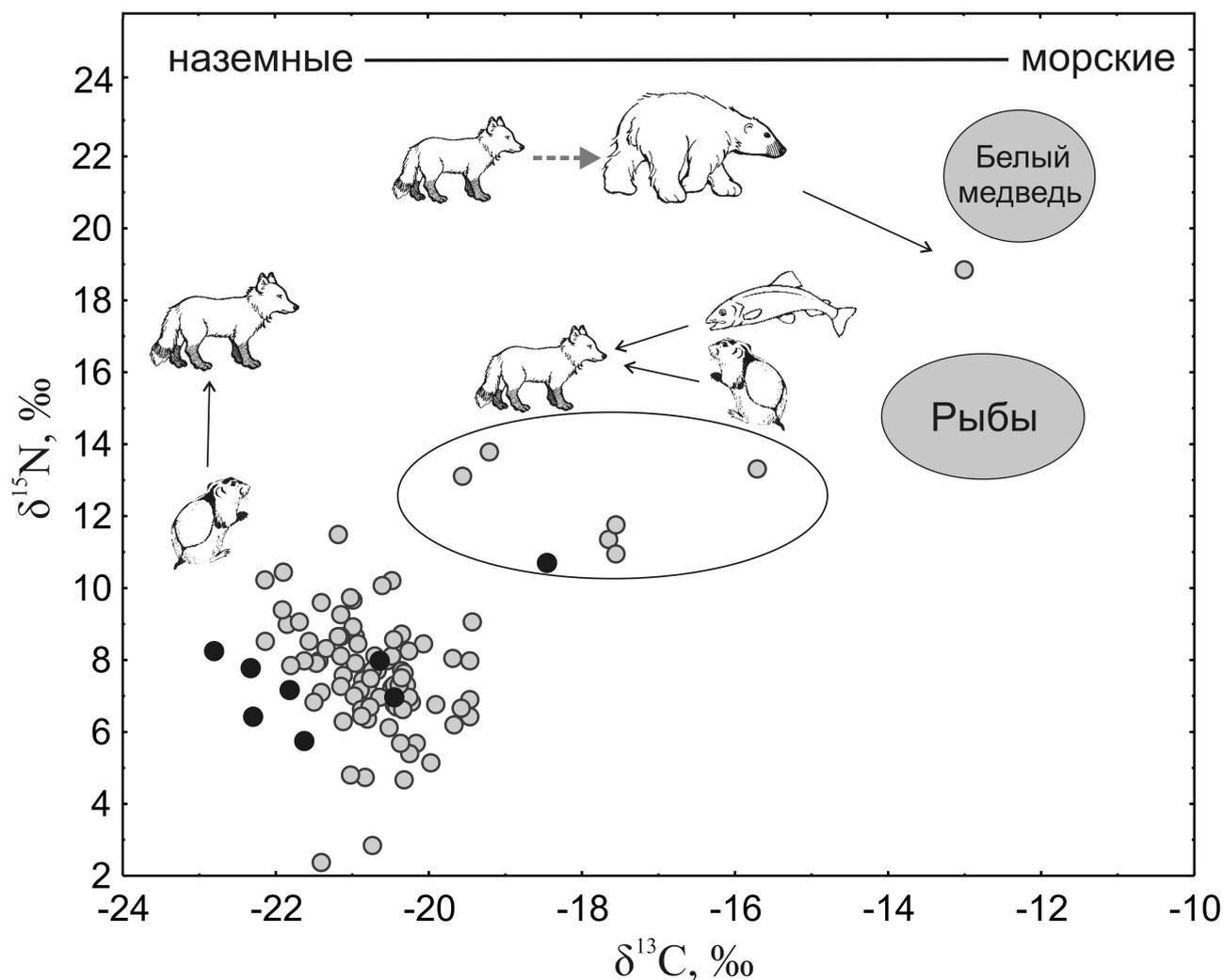
Большая конюга как в современных экосистемах, так и в прошлом, занимала промежуточное положение среди морских консументов, но в отличие от млекопитающих, относилась к другой, пелагической, трофической цепи. На это указывает низкое содержание  $^{13}\text{C}$  в коллагене ее современных и субфоссильных костей.



**Рисунок 1.** Взаимное расположение шести промысловых видов в трофической сети позднего голоцена (данные приведены только для взрослых животных). Цифрами обозначены размеры выборок.

В среднем низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  коллагена костей современных и древних песцов, живших в прибрежных районах Чукотского п-ова, указывают на

то, что этот хищник относился к наземной трофической цепи. В литературе имеются данные о питании песца в экосистемах Чукотского п-ова, полученные на основе изучения его экскрементов и желудочно-кишечного тракта (Новиков, 1983; Песец..., 1985). Согласно им, значение мелких грызунов в рационе хищника очень высоко. Однако эти данные приведены для всего п-ова и до сих пор была не известна роль литорали в питании песцов прибрежной зоны. В данном случае анализировались животные, имевшие регулярный доступ к морскому побережью. Их в целом наземный изотопный сигнал характеризовался большим разбросом значений внутри групп как современных, так и древних животных, что можно трактовать в пользу высокой внутривидовой изменчивости в питании. Например, диета одних особей состояла в основном из наземных ресурсов, тогда как в питании других в разной степени отмечено увеличение доли морских объектов (рисунок 2).



**Рисунок 2.**  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  коллагена костей современных (черные точки) и древних (серые точки) песцов из прибрежных экосистем Чукотского п-ова.

Среди всех рассмотренных видов  $\delta^{13}\text{C}$  значения субфоссильных образцов были обогащены тяжёлым изотопом углерода по сравнению с современными. Эти различия связаны с изменением состава и концентрации углекислого газа в атмосфере в последние 200 лет в результате антропогенной деятельности (Quay et al., 1992; Gruber et al., 1999; Keeling et al., 2005).

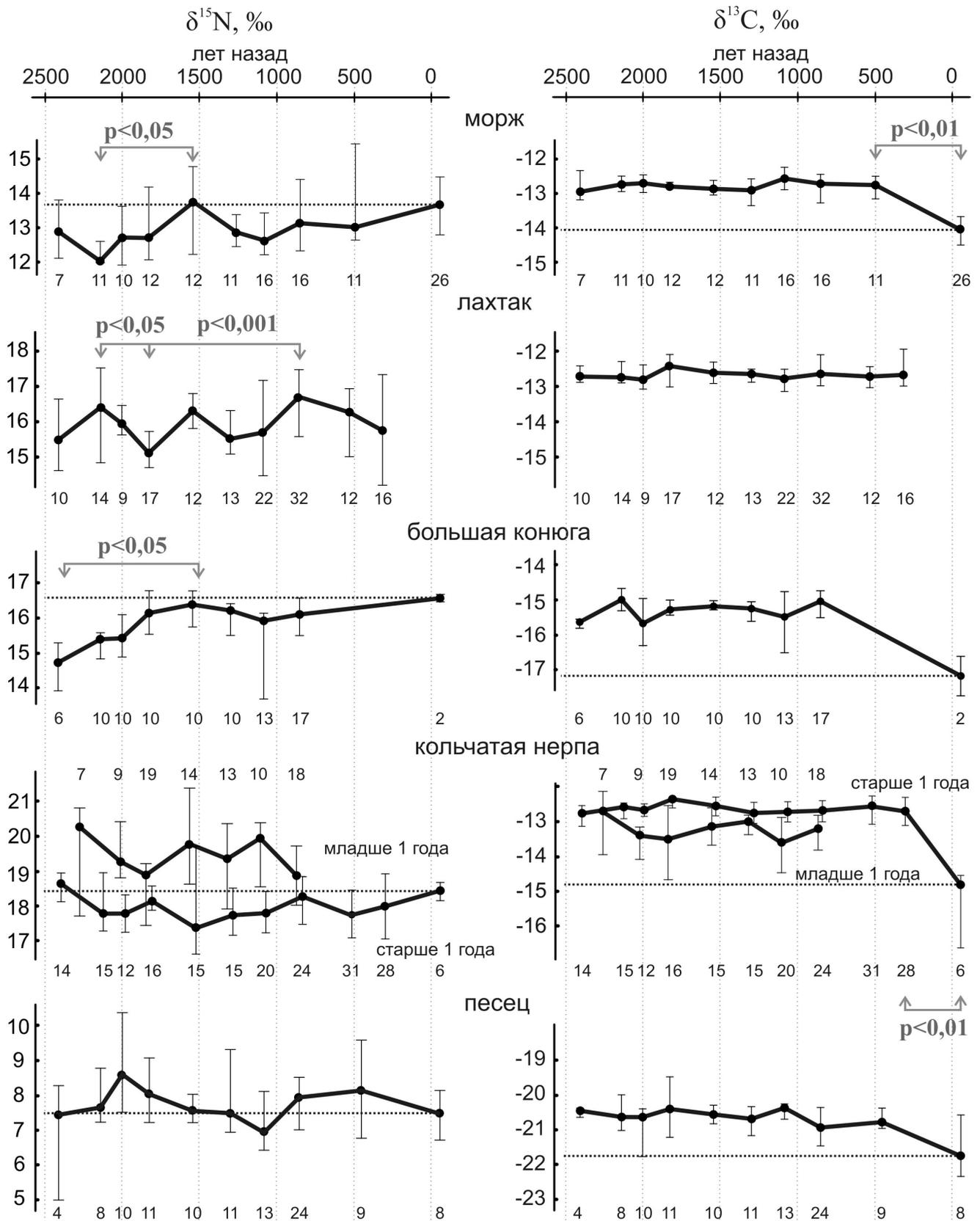
## ***5.2. Изменения в соотношении стабильных изотопов промысловых видов во времени***

Динамику изотопных подписей удалось проследить для пяти видов промысловых животных: моржа, лахтака, большой конюги, кольчатой нерпы и песца (рисунок 3). Из них были показаны существенные изменения относительного трофического положения во времени для трёх видов.

Содержание тяжёлого изотопа азота в коллагене костей моржа показало значительные изменения во времени в позднем голоцене (тест Крускала-Уоллиса,  $H(9,132)=18,47$ ;  $p<0,05$ ). Наиболее существенные процессы произошли в период 2300–1500 лет назад и выразились в обогащении тяжёлым изотопом азота коллагена костей этого ластоногого ( $p<0,05$ ).

Содержание тяжёлого изотопа азота в коллагене костей лахтака также было непостоянно во времени (тест Крускала-Уоллиса,  $H(9, 157)=16,79$ ;  $p<0,05$ ), однако характер этих изменений был другой. В период 2300–1650 лет назад наблюдалось уменьшение доли  $^{15}\text{N}$  ( $p<0,05$ ), в последующие столетия происходили колебания средних  $\delta^{15}\text{N}$  значений, причём наиболее сильно различались между собой периоды 1900–1650 и 1000–750 лет назад ( $p<0,001$ ).

До недавнего времени трофическое положение моржа и лахтака считали сходным между собой и даже предполагали существование конкуренции за ресурс (Lowry et al., 1980; Cleator, 1996; Pauly et al., 1998; Simpkins et al., 2003). Изотопные исследования диеты современных лахтаков показали, что роль демерсальных рыб в их питании существенно выше, чем это считалось ранее, как и выше занимаемая трофическая позиция (Dehn, 2005). В связи с этим была выдвинута гипотеза, что разделение в питании двух этих бентософагов может быть следствием изменений в экосистемах Берингова моря, произошедших в последние десятилетия. Наши данные показывают, что специализация моржа и лахтака на разных объектах питания — не недавнее событие. При сравнении содержания  $^{15}\text{N}$  в коллагене костей моржа и лахтака в каждый из интервалов в промежутке 2500-200 л.н., критерий Манна-Уитни показал, что на протяжении всего позднего голоцена лахтак занимал более высокое положение в трофической сети по сравнению с моржом (во всех сравнениях  $p<0,01$ ), что вероятно, также как и в современных



**Рисунок 3.** Динамика  $\delta^{15}\text{N}$  и  $\delta^{13}\text{C}$  (медианы $\pm$ квартильный разброс) коллагена костей пяти промысловых видов прибрежных экосистем Чукотки в позднем голоцене. Цифрами обозначено количество образцов, стрелками — достоверно отличающиеся между собой периоды. Пунктиром показаны современные значения.

экосистемах было связано с питанием видами более высоких трофических позиций. То есть на протяжении всего позднего голоцена морж и лахтак вряд ли имели перекрытия в питании настолько значимые, чтобы они приводили к конкуренции между видами.

Третьим видом, показавшим существенные изменения  $\delta^{15}\text{N}$  значений во времени, помимо моржа и лахтака, оказалась большая конюга ( $H(8, 86) = 20,27$ ;  $p < 0,01$ ). Особенно сильные изменения в изотопном составе азота проявились в увеличении доли  $^{15}\text{N}$  2500–1500 лет назад ( $p < 0,05$ ). Динамика  $\delta^{15}\text{N}$  этой планктоноядной птицы коррелирует с изменениями  $\delta^{15}\text{N}$  моржа (критерий Спирмена;  $r = 0,78$ ;  $p = 0,04$ ;  $r^2 = 0,6$ ) в период 2300–750 лет назад. Морж является консументом бентосной экосистемы, тогда как большая конюга — пелагической. Параллельные изменения в относительном трофическом положении двух этих видов на протяжении полутора тысячелетий свидетельствуют о глобальных сопряжённых изменениях на всех уровнях морской экосистемы в целом под действием сильных внутренних и/или внешних воздействий.

Изотопный состав коллагена костей кольчатой нерпы не показал существенных изменений трофического положения этого вида во времени, также как не выявлено изменений во времени  $\delta^{15}\text{N}$  значений и для песка.

Содержание тяжёлого изотопа углерода в коллагене костей промысловых животных оказался гораздо менее чувствительным к изменениям во времени параметром. Для всех пяти рассмотренных видов не было обнаружено существенных изменений в  $\delta^{13}\text{C}$  значениях коллагена костей на протяжении 2500–200 лет назад. Возможно, это связано с выбором объектов, так как все рассмотренные виды характеризуются довольно высокой внутривидовой изменчивостью и сложными сезонными перемещениями, а также разнообразным питанием (в случае песка, кольчатой нерпы и лахтака).

## **ГЛАВА 6. Динамика прибрежных экосистем Чукотки в контексте климатических изменений**

Одним из параметров для оценки состояния популяции может служить её локальная численность. На основе обилия костных остатков в разные периоды существования поселения Канискак были рассчитаны показатели относительной численности для четырёх основных промысловых видов млекопитающих: кольчатой нерпы, лахтака, моржа и песка. На протяжении первого тысячелетия (2500–1500 лет назад) численность трёх основных морских промысловых видов на охотничьем участке постоянно увеличивалась. Численность песка в это время также менялась в сторону увеличения, за исключением периода 1900–1650 лет

назад. Следующие 700 лет характеризуются как период спада относительной численности для всех четырёх видов. Первыми, на ком отразились общие изменения, стали лахтак, кольчатая нерпа и песец. Для этих видов заметное изменение концентрации костей в культурном слое началось еще 1450–1250 л.н. и продолжилось в последующие столетия. Тогда как для моржа в период 1450–1250 л.н. еще сохранялась относительно высокая численность, а наиболее сильные изменения произошли позже — примерно 1200–1000 л.н.

Изменения относительной численности животных на промысловом участке поселения Канискак совпадают с резкими климатическими событиями в регионе. Примерно 1300–1200 л.н. произошла одновременная смена фаз сразу двух климатических паттернов — северного (Арктической осцилляции) и южного (Тихоокеанской декадной осцилляции) (Anderson et al., 2005; Darby et al., 2012). Согласно литературным данным, во второй половине позднего голоцена резкие изменения относительной численности промысловых животных наблюдались и в других районах Северной Пацифики. Например, численность лосося в заливе Аляска резко возросла (Finney et al., 2002), а в центральной части Алеутской гряды численность тихоокеанской трески, наоборот, упала, тогда как численность зайцеголовых терпугов увеличилась (Крылович, 2013). Однако, несмотря на, по всей видимости, общерегиональный характер изменений, мы не обнаружили доказательств того, что падение численности животных на промысловом участке поселения Канискак было связано с депрессией популяций. Например, несмотря на снижение относительной численности кольчатой нерпы во второй половине позднего голоцена почти в четыре раза, доля ювенильных животных в добыче продолжала расти во времени, что являлось свидетельством благоприятной демографической ситуации.

Наиболее существенные изменения трофических связей, проявившиеся как в бентосных, так и в пелагических трофических цепях, произошли в первой половине позднего голоцена. Особенно хорошо масштабность этих изменений отразилась на двух из четырёх рассмотренных нами видов: большой конюге и морже. Два этих вида, относящиеся к разным трофическим цепям, тем не менее, являются хорошими индикаторами экосистемных процессов, так как в питании обоих доминирует по одной группе жертв: у моржа — бентосные моллюски (Sheffield and Grebmeier, 2009), у большой конюги — планктонные ракообразные (Jones, 1993). Возможно, поэтому изменения их изотопных подписей в лучшей степени отражают изменения условий среды, чем животных, диета которых складывается за счёт нескольких источников, относящихся к разным сообществам,

и поэтому связана с изменением условий более сложными закономерностями, чем прямая зависимость.

Первая половина позднего голоцена (2300–1200 лет назад), когда в динамике трофических связей моржа и большой конюги наблюдаются наиболее значимые изменения, характеризовалась разнообразными климатическими условиями. Для периода 2200–2100 лет назад реконструируют положительную фазу Арктической осцилляции, характеризующуюся уменьшением ледового покрова в западной Арктике (Darby et al., 2012). На основе геомагнитных исследований в восточной части Чукотского моря примерно в это же время предполагают учащение эпизодов низкой продуктивности фитопланктона в регионе (Brachfeld et al., 2009). Примерно 2100 лет назад произошла смена фаз Арктической осцилляции, и в последующий период (примерно 2100–1500 лет назад) преобладала отрицательная фаза. В этот период, по нашим данным, наблюдается увеличение  $\delta^{15}\text{N}$  в тканях консументов. Реконструкции перемещения льдов в Арктике указывают, что в это время началось накопление многолетних льдов в море Бофорта, определившее ледовые и более холодные условия в Чукотском и Беринговом морях. Кроме того, с наступлением отрицательной фазы произошло усиление переноса вод через Берингов пролив (McLaughlin et al., 2002; McKay et al., 2008) и усиление адвекции за счёт активизации штормовой и ветровой активности (Proshutinsky and Johnson, 1997), что привело к росту уровня первичной продуктивности в регионе (Bringue and Rochon, 2012). В последующий период 1500–1300 лет назад снова преобладала положительная фаза Арктической осцилляции, что по нашим данным совпало с обратным изменением  $\delta^{15}\text{N}$  значений коллагена костей консументов в сторону снижения относительного трофического положения.

Корреляция между изменениями относительного трофического положения высших консументов и уровнем первичной продукции в регионе позволяет предположить, что происходившие изменения затронули все уровни пищевых цепей. Повышение трофического положения совпадает с увеличением ледовитости моря, усилением процессов вертикального перемешивания и ростом продуктивности в регионе. В рамках этих событий увеличение  $\delta^{15}\text{N}$  значений в тканях высших консументов трофических цепей можно рассматривать как изменение трофических связей в сторону повышения трофического положения, в результате неизвестных пока нам трофических каскадов, вызванных общим увеличением продуктивности в регионе.

Интересно, что около 1500 лет назад, в период, характеризующийся высоким уровнем первичной продукции, обилие промысловых животных на охотничьем участке морских зверобоев в Беринговом проливе было в несколько раз выше, чем

2500–2300 лет назад, когда продуктивность в регионе была ниже. Возможно, в течение нескольких столетий изменяющиеся условия, приведшие к постепенному увеличению продуктивности в морских экосистемах, отразились не только на структуре пищевых цепей, но и привели к росту популяций морских млекопитающих или изменению в их распределении.

Вышеприведенное заключение можно рассматривать как первую гипотезу, объясняющую возможные причины изменений относительного трофического положения высших консументов в экосистемах Чукотского и Берингова морей во времени в связи с влиянием ледового покрова и продуктивности. Однако колебания значений  $\delta^{15}\text{N}$  консументов могут быть связаны не только с изменениями в структуре самой трофической сети, но и с изменениями в морском цикле азота (Altabet, 2006). Известно, что низкие значения  $\delta^{15}\text{N}$  в экосистемах могут быть связаны с большим содержанием растворённых в воде нитратов (Calvert et al., 1992). Увеличение доступности нитратов приводит к усилению дискриминации тяжелого изотопа азота в процессе фотосинтеза в пользу  $^{14}\text{N}$ , таким образом, значения  $\delta^{15}\text{N}$  морских продуцентов и всех консументов понижаются. Тихоокеанские водные массы содержат большее число растворённых нитратов (McLaughlin et al., 1996), чем воды окраинных морей и Арктического бассейна. Изменения в прошлом интенсивности и объёма, поступающих на север тихоокеанских вод, могли повлиять на доступность растворённых нитратов для фитопланктона и донной растительности. Таким образом, альтернативным объяснением изменения  $\delta^{15}\text{N}$  значений морских животных может быть гипотеза об изменении силы южных течений, снабжающих Берингово и Чукотское море Тихоокеанскими водными массами.

Поверхностные течения, переносящие водные массы на север в Берингово море через проливы Командорско-Алеутской гряды контролируются ветрами, которые в свою очередь определяются циклоническими центрами. Однако реконструкции активности главного тихоокеанского циклона Алеутского минимума не выявили значимых изменений в его силе и/или положении в период 2500–1200 лет назад (Anderson et al., 2005). Поэтому, скорее всего, уровень доступных нитратов, приносимых течениями, был примерно одинаков в первой половине позднего голоцена и не мог существенно повлиять на изменение азотного сигнала в экосистемах.

Подводя итог, можно сказать, что динамика значений  $\delta^{15}\text{N}$  консументов высших порядков в морских экосистемах в первой половине позднего голоцена, скорее всего, отражает изменения структуры всей трофической сети. Эти изменения для двух наиболее удачных, в качестве индикации видов (моржа и

большой конюги) хорошо коррелируют с динамикой ледовой обстановки в Арктике и фазами Арктической осцилляции — глобальной модели, описывающей атмосферные процессы в высоких широтах Северного полушария. Лахтак также показал увеличение  $\delta^{15}\text{N}$  значений примерно 1500 лет назад, но в остальные периоды динамика его трофического положения не совпадает с описанными климатическими и биотическими изменениями. Одной из причин может быть более разнообразное питание этого вида. Как уже упоминалось, диета животных, основанная на нескольких объектах, относящихся к разным сообществам, может быть связана с изменением условий более сложными закономерностями. Современные и археозоологические исследования показывают, что численность и доступность разных пищевых объектов морских консументов в периоды потепления и похолодания, уменьшения и увеличения первичной продукции меняется по-разному (Botsford et al., 1997; Anderson and Piatt, 1999; Stabeno et al., 1999; Крылович, 2013). Таким образом, и механизмы влияния условий на структуру разных трофических цепей могут быть неодинаковы.

Значения  $\delta^{15}\text{N}$  кольчатой нерпы, также как и песца не показали значимых изменений во времени. Возможно, отсутствие ярко выраженной динамики в относительном трофическом положении этих видов связано с тем, что на трофических цепях, к которым они относятся, изменения климата сказались в меньшей степени. Или же изотопные подписи видов, характеризующихся большой изменчивостью в питании и потребляющих ресурсы с сильно различающимся изотопным составом, могут быть худшими индикаторами изменений в трофической сети. В случае кольчатой нерпы сильно различающиеся, в изотопном плане, пищевые объекты — это пелагические и бентосные рыбы и беспозвоночные, в случае песца — это наземные млекопитающие и тундровые птицы, а также морские ресурсы. Различие изотопных подписей между альтернативными источниками в этих случаях может быть настолько велико, что оно перекрывает возможные колебания, связанные с влиянием условий на изотопный сигнал внутри отдельных пищевых цепей.

Для последующего периода (1300–200 лет назад) не было реконструировано длительных смен фаз Арктической осцилляции (Darby et al., 2012), тогда как в целом колебания климата характеризовались довольно высокой амплитудой. Если в предыдущий период центром изменчивости климата был Арктический регион, то в последние полторы тысячи лет активизировался Тихоокеанский климатообразующий центр (Anderson et al., 2005, MacDonald and Case, 2005; Barron et al., 2009). Наступление теплых условий Средневекового климатического оптимума и следовавшего за ним Малого ледникового периода не могли не

сказаться на экосистемах района исследований. Есть данные об изменениях фауны донных беспозвоночных Берингова моря в связи с колебаниями средних температур в этот период (Антипушина, 2009). Известно, что атмосферные изменения в Тихоокеанской Субарктике оказали значительное влияние на многие сообщества, приводя к колебаниям продуктивности (Finney et al., 2002) и, возможно, связанным с ними трофическим перестройкам в южной части Берингова моря (Крылович, 2013). Однако наши данные не показывают значимых изменений  $\delta^{15}\text{N}$  значений. Это ни в коей мере не означает отсутствие отклика арктических экосистем на изменения климата. Возможно, многофакторность процессов, влиявших на экосистемы, привела к тому, что их связь с динамикой трофической структуры проявляется в виде более сложной и опосредованной зависимости. Кроме того, начиная с 1200 лет назад, участились смены режимов течений, снабжающих Берингово и Чукотское моря насыщенными нитратами тихоокеанскими водами. Эти процессы могли стать как определяющими изменчивость азотной циркуляции в морских экосистемах, так и маскирующими другие одновременные изменения.

## **ВЫВОДЫ:**

1. Общие особенности зверобойного промысла берегового населения (видовой и возрастной состав промысловых видов, сезон охоты), в разные периоды и в разных районах Чукотки в последние 2500 лет были сходны между собой. Морской зверобойный промысел на протяжении всего позднего голоцена преобладал над охотой в тундре и характеризовался сезонностью и отсутствием избирательности.
2. Традиционный зверобойный промысел не оказывал отрицательного влияния на численность или возрастную структуру промысловых видов, при этом вклад разных групп в добычу определялся локальными условиями на охотничьем участке.
3. Численность основных промысловых видов на охотничьем участке зверобоев Берингова пролива была непостоянной: в период 2500–1500 лет назад она постепенно увеличивалась, а 1200–750 лет назад наблюдался резкий спад, совпадающий с резким изменением климатической обстановки в регионе.
4. Взаимное расположение основных промысловых животных в трофической сети в позднем голоцене в целом не изменилось. Например, трофическое

положение двух видов-бентософагов, моржа и лахтака на протяжении последних 2500 лет, как и в современных экосистемах, не перекрывались.

5. Виды, питание которых основано на монотипном ресурсе (в нашем случае морж и большая конюга), в прибрежных экосистемах Чукотки лучше отражают динамику процессов, происходящих в трофической сети, чем виды (такие как кольчатая нерпа и песец), питание которых складывается из ресурсов, сильно различающихся между собой по изотопному составу.
6. Изменения в бентосных и пелагических трофических цепях в прибрежных экосистемах Чукотки происходили синхронно, по крайней мере, в первой половине позднего голоцена, и совпадали с фазами Арктической осцилляции.
7. Повышение относительного трофического положения консументов бентосных и пелагических цепей 2300–1500 лет назад в морских экосистемах связано с изменением трофических связей, обусловленным возросшей продуктивностью в регионе.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### *Статьи в реферируемых журналах:*

1. **Горлова Е.Н.**, Крылович О.А., Савинецкий А.Б., Хасанов Б.Ф. 2012. Экология кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) Берингова пролива в позднем голоцене // Известия РАН. Серия биологическая. № 5. С. 546–553.
2. **Горлова Е.Н.** 2012. Промысел кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) морскими зверобоями Чукотки в позднем голоцене // Российская археология. №3. С. 149–157.
3. **Горлова Е.Н.**, Васюков Д.Д. 2013. Три вида ластоногих в добыче морских зверобоев северо-восточного побережья Чукотки // Зоологический журнал. Т 92, № 9. С. 1064–1076.

### *Статьи в нереферируемых журналах, материалы в сборниках конференций:*

4. **Горлова Е.Н.** 2010. Питание кольчатой нерпы Берингоморья в позднем голоцене (по результатам анализа стабильных изотопов) // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы конференции. М.: Т-во научных изданий КМК. С.80–84.

5. **Горлова Е.Н.** 2010. Трофические связи различных возрастных групп кольчатой нерпы в позднем голоцене (по результатам анализа стабильных изотопов) // Динамика экосистем в голоцене: материалы конференции. Екатеринбург; Челябинск: Рифей. С. 68–71.
6. **Горлова Е.Н.** 2011. Вековая динамика трофических связей млекопитающих в морских экосистемах на примере изотопного анализа костей тюленей из древнеэскимосского поселения (северо-восток Чукотки) // Изучение и освоение морских и наземных экосистем в условиях арктического и аридного климата. Материалы конференции. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН. С. 148–150.
7. **Горлова Е.Н.** 2012. Вековая динамика питания тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus*) и лахтака (*Erignathus barbatus*) по данным анализа стабильных изотопов // Морские млекопитающие Голарктики 2012. Сборник научных трудов. Т.1. Москва. С. 190–194.
8. **Горлова Е.Н.** 2012. Патологии костей кольчатой нерпы (*Pusa hispida* Schreber, 1775) по археозоологическим данным // Морские млекопитающие Голарктики 2012. Сборник научных трудов. Т.1. Москва. С. 194–199.
9. **Горлова Е.Н.** 2012. Зверобойный промысел берегового населения Чукотки в течение последних 2500 лет (по результатам зооархеологического исследования поселения Канискак) // Археология, этнология и антропология Евразии. Исследования и гипотезы: Материалы конференции. Новосибирск. С. 13–15.
10. **Горлова Е.Н.** 2013. Влияют ли многолетние климатические осцилляции на арктические экосистемы? Пример реконструкции динамики трофической структуры в позднем голоцене // Динамика современных экосистем в голоцене: Материалы конференции. Казань: Издательство "Отечество". С. 26–29.
11. **Горлова Е.Н.** 2013. Внутривидовая изменчивость и патологии некоторых скелетных элементов кольчатой нерпы в позднем голоцене // Динамика современных экосистем в голоцене: Материалы конференции. Казань: Издательство "Отечество". С. 143–146.

**Тезисы:**

12. **Gorlova E.** 2010. Trophic relationships dynamics of Ringed seal (*Pusa hispida*) and Bearded seal (*Erignathus barbatus*) from Chukotka over the last millennia (by stable isotopes method) // 11th International Council for Archaeozoology. Theses. Paris: Museum National d'Histore Naturelle. P. 142.

13. **Горлова Е.Н.** 2011. Особенности трофических связей различных возрастных групп кольчатой нерпы (по результатам анализа стабильных изотопов) // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы международного совещания. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 119.
14. **Gorlova E.** 2011. Prehistoric use of marine mammals by humans: a zooarchaeological study from the Chukchi Peninsula // Teijeiro XXXth IUGB congress (International Union of Game Biologists) and PERDIX XIII. Spain, Barcelona. P. 77.
15. **Горлова Е.Н.** 2011. Зверобойный промысел берегового аборигенного населения Чукотки (по результатам остеологического анализа) // Труды III (XIX) Всероссийского археологического съезда. Т. II. СПб-М-Великий Новгород: ИИМК. С. 21–22.
16. **Горлова Е.Н.** 2012. Трофические связи млекопитающих прибрежных экосистем Чукотки // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Тезисы конференции. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 17.
17. **Горлова Е.Н.** 2013. Морские зверобои Чукотки и белый медведь: история двух тысячелетий // Новые материалы и методы археологического исследования. Материалы конференции. Москва: ИА РАН. С. 176–177.
18. **Gorlova E.** 2013. Marine or terrestrial diet of recent and ancient arctic fox from Chukotka, Russia? // Methods of absolute chronology. Abstracts, 11th International Conference MAC. Poland, Podlesice. P. 82.

---

Заказ № 44-а/13/2013 Подписано в печать 29.13.2013 Тираж 172 экз. Усл. п.л. 1,2

---



ООО “Цифровичок”, тел. (495) 649-83-30  
*[www.cfr.ru](http://www.cfr.ru) ; e-mail:[zak@cfr.ru](mailto:zak@cfr.ru)*