

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«Национальный исследовательский Томский государственный университет»

На правах рукописи



Шпанский Андрей Валерьевич

ЧЕТВЕРТИЧНЫЕ КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ
ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ: УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ
И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

25.00.02 – Палеонтология и стратиграфия

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора геолого-минералогических наук

Томск – 2018

2
ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
1 История изучения четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины.....	12
2 Стратиграфическое положение основных местонахождений остатков четвертичных млекопитающих.....	20
3 Видовой состав и стратиграфическое распространение фаунистических комплексов крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины в четвертичном периоде.....	78
3.1 Биостратиграфическое значение ископаемых млекопитающих и распространение отдельных таксонов в квартере на территории Западно-Сибирской равнины.....	80
3.1.1 Биостратиграфическое значение ископаемых млекопитающих Западно-Сибирской равнины.....	80
3.1.2 Стратиграфическое распространение отдельных таксонов четвертичных крупных млекопитающих в Западной Сибири.....	82
3.2 Обзор видовых составов фаунистических комплексов четвертичных млекопитающих .	109
3.3 Степень преемственности разновозрастных комплексов четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины.....	118
3.4 Анализ сходства западносибирских комплексов с одновозрастными комплексами сопредельных регионов.....	124
3.5 Положение нижней границы и объем четвертичной системы по данным ископаемых млекопитающих.....	133
4 Палеоэкологические особенности фаунистических комплексов и отдельных видов ископаемых млекопитающих Западно-Сибирской равнины в четвертичном периоде.....	141
4.1 Структуры фаунистических комплексов млекопитающих (ландшафтная приуроченность, трофические связи, количественные соотношения).....	141
4.1.1 Топическая (биоценотическая) структура плейстоценовой фауны как отражение ландшафтно-климатических условий ее существования.....	141
4.1.2 Трофическая структура и взаимодействия хищников и растительноядных млекопитающих в фаунах среднего и позднего неоплейстоцена Западно-Сибирской равнины.....	147
4.1.3 Количественные соотношения остатков отдельных групп млекопитающих в многовидовых местонахождениях среднего-позднего неоплейстоцена Западно-Сибирской равнины.....	155
4.2 Морфофункциональные и палеоэкологические реконструкции для некоторых видов как свидетельства адаптаций крупных млекопитающих к условиям среды.....	160

4.3 Некоторые патологии в строении зубов и костей ископаемых млекопитающих и их связь с биотическими и абиотическими факторами среды обитания.....	173
4.3.1 Анализ некоторых случаев патологий и аномального строения на костях крупных млекопитающих.....	174
4.3.2 Анализ распределения патологий по причинам возникновения, видовой принадлежности и геологическому возрасту.....	188
4.4 Взаимодействие палеолитического человека с мамонтовой фауной на территории Западно-Сибирской равнины.....	192
4.5 Формирование современной фауны млекопитающих Западно-Сибирской равнины.....	200
4.5.1 Палеоэкологические факторы позднего неоплейстоцена.....	200
4.5.2 Краткий обзор некоторых гипотез вымирания представителей мамонтовой фауны.....	209
4.5.3 Динамика фауны крупных млекопитающих в плейстоцене и ее перестройка на границе плейстоцена – голоцене как отражение общего изменения физико-географических условий в пределах Западно-Сибирской равнины.....	212
5 Палеозоогеографические особенности распространения четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины.....	232
5.1 Палеозоогеографическое районирование Западно-Сибирской равнины в четвертичном периоде по данным исследования млекопитающих.....	232
5.2 Ареалы наиболее часто встречающихся видов крупных млекопитающих неоплейстоцена.....	234
5.3 Пространственная структура фаун в пределах Западно-Сибирской равнины.....	245
5.4 Миграции млекопитающих и вопросы формирования западно-сибирских комплексов.	257
Заключение.....	268
Список условных обозначений, символов и сокращений.....	272
Список литературы.....	273

Введение

Актуальность работы. Млекопитающие являются важнейшей группой четвертичной фауны, используемой для определения геологического возраста и сопоставления разрезов континентальных отложений удаленных территорий. Высокие темпы эволюции, большие скорости расселения и значительные ареалы млекопитающих позволяют использовать их как для построения региональных стратиграфических схем, так и для межрегиональных корреляций. Эволюционные изменения фауны наземных млекопитающих позволяют представить общий ход развития природной среды, последовательные стадии этого процесса хорошо прослеживаются в серии фаунистических комплексов, сменяющих друг друга на протяжении всего квартера. Изучение фаунистических комплексов и их смены дает не только палеонтологическое обоснование для стратиграфического расчленения отложений, но и помогает воссоздать ландшафтно-климатические условия их обитания. Географические особенности и положение Западно-Сибирской равнины в центре Европейско-Сибирской зоогеографической подобласти обусловило ее важное значение для оценки условий формирования «смешанных» фаун млекопитающих в неоплейстоцене и процессов формирования современной фауны. Для этого требуется полноценный анализ топических и трофических связей отдельных таксонов и их групп в объеме фаунистических комплексов, обитавших в плейстоцене на территории Западно-Сибирской равнины. Степень изученности как отдельных таксонов, так и фаунистических комплексов в целом остается недостаточной. Продолжительность существования, пространственное распространение многих таксонов вызывают вопросы. Стратиграфический объем, видовое разнообразие, степень преемственности во времени и условия существования комплексов крупных млекопитающих для территории Западно-Сибирской равнины остаются не достаточно изученными. Дискуссионным остается вопрос причин и времени некомпенсированного вымирания доминантных видов крупных млекопитающих в конце плейстоцена – начале голоцене.

Степень разработанности темы исследования. Данная научная тема для территории Западно-Сибирской равнины начала изучаться в конце 20-х годов прошлого века. Системные исследования с первыми широкими общими обобщениями проведены в 60-70-е годы. Тем не менее осталось много нерешенных вопросов по этому научному направлению (изложены в разделе актуальность). Подробно история научных исследований четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины рассмотрена в главе 1.

Цель и задачи исследований. Целью работы явилось изучение закономерностей развития фауны крупных млекопитающих квартера, выявление таксономического разнообразия, стратиграфического объема, степени преемственности во времени и условий существования

комплексов крупных млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Уточнение таксономического состава и стратиграфического объема фаунистических комплексов крупных млекопитающих плейстоцена. Оценка особенностей фаунистических комплексов Западно-Сибирской равнины и стратиграфического распространения отдельных таксонов млекопитающих.
2. Оценка стратиграфического положения основных местонахождений остатков плейстоценовых крупных млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины.
3. Анализ видового разнообразия, количественных соотношений, трофической и биотопической структур фаунистических комплексов крупных млекопитающих в плейстоцене на территории Западно-Сибирской равнины и связи с ландшафтно-климатическими условиями их обитания.
4. Изучение процесса перестройки фауны млекопитающих на границе плейстоцена – голоцене.
5. Проведение палеозоогеографического анализа фауны крупных млекопитающих Западно-Сибирской зоогеографической провинции для отдельных временных интервалов плейстоцена.

Фактическая основа и методика исследований. Материалом для диссертации послужили геологические наблюдения и палеонтологические коллекции, собранные автором в результате полевых работ в течение 27 лет в бассейнах рек Иртыша, Томи, Чулымы, среднего течения Оби. Отдельные наблюдения проводились на реках Миасс, Бурлук, Омь, Шегарка и в Хакасии. Кроме того, был использован переданный на определение в Томский государственный университет большой остеологический материал, собранный сотрудниками геолого-съемочных экспедиций ФГУГП «Красноярскгеолсъемка» (г. Красноярск) и ОАО «Горно-Алтайская экспедиция» (с. Малоенисейское, Алтайский край). Также автором изучался обширный коллекционный материал по млекопитающим Западной Сибири, хранящийся как в академических институтах ГИН РАН (г. Москва), ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург), ИАиЭ СО РАН (г. Новосибирск), ИЗ НАН (г. Алматы), так и в вузовских и краеведческих музеях различного ранга. Общий объем изученного остеологического материала составляет более 20 тысяч экземпляров.

Определение собранных коллекций проводилось методом сравнения с остеологическими коллекциями современных и ископаемых млекопитающих, хранящихся в Палеонтологическом и Зоологическом музеях Томского государственного университета, Института археологии и этнографии СО РАН, Зоологического института РАН и литературных источников. Часть фактического материала определялась с помощью 3D определителя крупных млекопитающих

плейстоцена по костям скелета. Часть 3D-сканов создавалась автором с помощью 3D сканера GoScan. Радиометрические данные по местонахождениям позднего неоплейстоцена получены при прямом датировании костного материала в нескольких лабораториях: методом жидкостно-сцинтиляционной радиометрии в Институте геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН (г. Новосибирск); AMS методом анализы выполнены: в Oxford Radiocarbon Acceleration Unit, г. Оксфорд (Великобритания); ¹⁴CHRONO Centre for Climate, the Environment, and Chronology; School of Geography, Archaeology and Palaeoecology, Queen's University Belfast, г. Белфаст (Северная Ирландия); Max Planck Institut für evolutionäre Antropologie, г. Лейпциг (Германия). Приводимые в работе радиоуглеродные даты не калиброваны, в отдельных случаях (оговорены специально) приводятся калиброванные даты.

Компьютерная рентгеновская томограмма и микроструктурный анализ внутреннего строения костных остатков с патологическими изменениями проводился сотрудниками Научно-исследовательского института онкологии СО РАМН, г. Томск.

Часть исследований проводилась в составе международных коллективов с участием коллег из Казахстана, Украины, Польши, Северной Ирландии и Италии. Отдельные направления исследований проведены в рамках научных тем кафедры палеонтологии и исторической геологии, кафедры зоологии позвоночных и экологии и лаборатории мониторинга биоразнообразия ТГУ.

Защищаемые положения:

1. Прииртышский фаунистический комплекс Западно-Сибирской равнины соответствует первой-третьей ступеням среднего звена неоплейстоцена и является региональным биостратиграфическим аналогом сингильского комплекса Восточной Европы.

2. Граница между хазарским и мамонтовым комплексами проходит между казанцевским термохроном и ермаковским криохроном.

3. Последовательность фаунистических комплексов квартера Западно-Сибирской равнины отражает стадии эволюции единого эколого-фаунистического комплекса млекопитающих, с доминированием компонентов открытых и полуоткрытых ландшафтов. Палеоэкологические (топическая и трофическая) структуры фауны, от подпук-лебяжинского комплекса до мамонтового, оставались постоянными, и развитие фауны происходило за счёт викариантных видозамещений на различных трофических уровнях.

4. Причиной разрушения палеоэкологической структуры мамонтовой фауны и вымирания доминантных видов на территории Западно-Сибирской равнины являются высокая скорость ландшафтно-климатических изменений на границе плейстоцена-голоцен и специализация видов.

Степень достоверности результатов проведенных исследований подтверждается хорошей их сопоставимостью с данными по сопредельным территориям, значительным объемом изученного фактического материала (описания около 80 местонахождений крупных млекопитающих, результаты детальных раскопок 7 местонахождений крупных млекопитающих, более 20000 костей и зубов крупных млекопитающих плейстоцена Западной Сибири), сравнительным анализом многочисленных публикаций других исследователей по теме диссертации, использованием современных методов и многолетними полевыми работами 1991 – 2018 гг. Выводы, приведенные в работе, находят отражение в исследованиях других авторов.

Научная новизна. Даны оценка стратиграфическому положению основных местонахождений остатков крупных млекопитающих плейстоцена Западно-Сибирской равнины. Описано более 10 новых местонахождений (Григорьевка, Пятирыжск, Сергеево, Кожамжар, Кирилловка, Джамбул и др.), в том числе скелетов *Mammuthus trogontherii trogontherii* (из Усть-Тарки и Пятирыжска), *Bison priscus* (из Красного Яра (Томская обл.) и Григорьевки), *Megaloceros giganteus* (Джамбул) и *Elasmotherium sibiricum* (Кирилловка). Для 15 местонахождений уточнен геологический возраст, в том числе с применением радиоуглеродного метода. В некоторых разрезах установлено несколько разновозрастных костеносных уровней (Моисеевка 1 и 2, Железинка 1 и 2).

Для всех фаунистических комплексов крупных млекопитающих уточнен таксономический состав. Проведен анализ стратиграфического распространения отдельных таксонов четвертичных крупных млекопитающих в Западной Сибири (*Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sircum* и др.). Уточнено время появления *Coelodonta antiquitatis*, *Saiga tatarica*, *Bos primigenius*; *Megaloceros giganteus*, *Camelus knoblochi*, *Ursus arctos*, *U. savini rossicus* в пределах Западно-Сибирской равнины в среднем неоплейстоцене. Впервые на данной территории установлена мелкая кошка – *Felis manul*, важным является ее средненеоплейстоценовый возраст. Уточнено время существования в пределах Западно-Сибирской равнины слонов рода *Mammuthus*, являющейся ортостратиграфической группой. *M. trogontherii trogontherii* был распространен в раннем неоплейстоцене, *M. trogontherii chosaricus* – со среднего по начало позднего неоплейстоцена, *M. primigenius* – поздний неоплейстоцен. Краинометрический анализ сайгаков и овцебыков позволил считать ископаемых представителей, выделяемых в самостоятельные виды (*Saiga borealis* и *Ovibos pallantis*), морфологически близкими к современным формам (*Saiga tatarica* и *Ovibos moschatus*). Для временем тобольского межледникового (MIS 9-11) предложен прииртышский фаунистический комплекс с типовым местонахождением на р. Иртыш у п. Григорьевка (Павлодарская обл.). Трансформация хазарского фаунистического комплекса в мамонтовый произошла при переходе

от казанцевского термохрона к ермаковскому криохрону (на границе MIS 5e и 5d) в первой половине позднего неоплейстоцена. Тем самым уточнены стратиграфические объемы хазарского и мамонтового комплексов. Для хазарского комплекса: от самаровского (MIS 8) до казанцевского (MIS 5e) времени включительно, а для мамонтового: от MIS 5d до сартанского (MIS 2) времени включительно. В качестве типового местонахождения мамонтовой фауны для каргинского термохрона Западно-Сибирской равнины предложено местонахождение у п. Сергеево на р. Чулым (Томская обл.).

Выявлена биоценотическая и трофическая структуры плейстоценовой фауны крупных млекопитающих, установлены высокая степень устойчивости структур в течение плейстоцена, а также высокая степень преемственности и викарирующего видозамещения в составах фаунистических комплексов. Изучены разнообразные случаи аномального строения и патологических изменений на костях крупных млекопитающих. Их анализ показал преобладание посттравматических изменений на костях у всех видов млекопитающих.

Анализ самых молодых радиоуглеродных дат по разным видам млекопитающих из разных местонахождений позволяет предполагать дифференцированное вымирание в пределах территории Западно-Сибирской равнины. Наиболее раннее исчезновение отмечено для «пещерных хищников» – *Crocuta spelaea*, *Panthera spelaea*, *Ursus savini rossicus*. Позже и почти одновременно вымирают крупные растительноядные – *Bison priscus*, *Equus gallicus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Mammuthus primigenius*. Дольше других задержались – *Megaloceros giganteus*, *Ovibos moschatus*. Анализ абиотических факторов среды позволил предположить, что основными причинами структурной перестройки фауны в конце плейстоцена – начале голоцена являлись ландшафтно-климатические изменения.

Проанализировано пространственное распределение неоплейстоценовых фаун в пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции. Установлено, что формирование «смешанной» фауны произошло в начале среднего неоплейстоцена. Проведен палеозоогеографический анализ для отдельных видов крупных млекопитающих неоплейстоцена: *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sibiricum*, *Mammuthus trogontherii*, *Mammuthus trogontherii chosaricus*, *Cervalces latifrons*, *Praeovibos priscus*. Построены карты их ареалов. На основании датированных местонахождений позднего неоплейстоцена установлено, что в сартанское время происходит сокращение численности и пространственного распространения стадных копытных *Bison priscus* и *Equus gallicus*, при этом сохраняется высокая численность *Mammuthus primigenius*.

Теоретическая и практическая значимость. Уточненные видовые составы и стратиграфические объемы фаунистических комплексов Западно-Сибирской равнины позволяют детализировать раздел «Характерные комплексы крупных млекопитающих» в

«Унифициованной стратиграфической схеме четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины», а также более уверенно и точно проводить межрегиональные биостратиграфические корреляции. Результаты палеоэкологических и палеозоогеографических исследований дают всестороннюю оценку ландшафтно-климатическим и биотическим изменениям на территории Западно-Сибирской равнины в четвертичном периоде. Выполненные автором определения ископаемых остатков послужили биостратиграфической основой для расчленения четвертичных отложений Предалтайской равнины и Горного Алтая. Эти данные вошли в отчеты ОАО «Горно-Алтайская экспедиция» (с. Малоенисейское, Алтайский край) за 1998-2017 года. Часть полученных результатов используется автором в учебном процессе в курсах «Палеонтология позвоночных», «Палеобиогеография» и «Методы палеогеографических исследований», «Четвертичная геология», читаемых в Томском государственном университете.

В результате изучения остатков четвертичных млекопитающих автором проведены реставрации и монтировки скелетов *Bison priscus* Boj. (в 1994 г.), *Mammuthus primigenius* (Blum.) (в 1997 г.) и *Coelodonta antiquitatis* (Blum.) (в 2001 г.) в Палеонтологическом музее ТГУ и скелета *Bison priscus* Boj. (в 2011 г.) в Палеонтологическом музее ТПУ.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы обсуждались на Международных конференциях и совещаниях: III и IV International Mammoth conference (Dawson, Canada, 2005, Якутск, 2007); 2nd International Congress «The World of Elephants» (Hot Springs, USA, 2005); пяти Международных симпозиумах «Эволюция жизни на Земле» (Томск, 1997, 2001, 2005, 2010, 2018); «Биоразнообразие животного мира Казахстана, проблемы сохранения и использования» (Алматы, Республика Казахстан, 2007); «Палеонтологические памятники природы – природное наследие: изучение, перспективы исследований и проблемы сохранения» (Павлодар, Республика Казахстан 2008); 3rd Young Natural History Scientists Meeting (Paris, France, 2016); 22nd International Cave Bear Symposium (Kletno, Poland, 2016); XXIII Konferencja Naukowa Sekcji Paleontologicznej Polskiego Towarzystwa Geologicznego (Poznan, Poland, 2016); International conference INQUA-SEQS (Tautavel, France, 2017). Всероссийских конференциях и совещаниях: «Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны» (Азов, 2006); «Палеонтология Центральной Азии» (Москва, 2009); «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2011); I-IV Всероссийские палеонтологические школы (Москва, 2004, 2005, 2006, 2007). На III, VI, VIII и IX Всероссийских совещаниях по изучению четвертичного периода (Смоленск, 2002; Новосибирск, 2009; Ростов-на-Дону, 2013; Иркутск, 2015) и других. Доклады по теме диссертации также сделаны на научных семинарах в ГИН РАН (Москва, 2015) и Университет Вроцлава (Польша, 2016).

По теме диссертации опубликовано 68 работ, из них 21 статья в журналах, входящих в Перечень рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание учёной степени доктора наук (в том числе, 13 – в журналах, индексируемых в базе Scopus), одна рецензированная монография, 8 статей в прочих научных журналах, 3 статьи в сборниках научных трудов, 35 публикаций в сборниках материалов международных, всероссийских и региональных научных конференций. Отдельные результаты проведенных исследований изложены в учебных пособиях автора «Основы палеонтологии тетрапод» (2005) и «Методы палеогеографических исследований» (совместно с Н.С. Евсеевой, 2013).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, списка условных обозначений, символов и сокращений и списка литературы. Текст работы изложен на 313 страницах, иллюстрирован 93 рисунками и 30 таблицами. Список использованной литературы включает 512 источников, из которых 100 работ на иностранных языках.

Благодарности. Работа выполнена на кафедре палеонтологии и исторической геологии, часть работ выполнена в рамках тематики лаборатории мониторинга биоразнообразия ТГУ. Автор благодарен А.В. Тесакову, П.А. Никольскому, М.В. Сотниковой, А.К. Агаджаняну, И.А. Вислобоковой, В.В. Титову, Н.Д. Оводову, П.А. Косинцеву, А.Н. Тихонову, Г.Ф. Барышникову, Б.С. Кожамкуловой, В.Н. Зенину, С.К. Кривоногову, Н.С. Москвитиной за ценные советы, рекомендации и предоставление коллекционных материалов для изучения и сравнения. С.К. Васильеву, Е.Н. Мащенко, П.А. Тлеубердиной и Г.Г. Боескорову за предоставление коллекционных материалов для изучения и совместную работу по некоторым вопросам палеотериологии. За предоставление возможности работать с палеонтологическими коллекциями из Павлодарского Прииртышья, хранящимися в Павлодарском областном историко-краеведческом музее Г.Ю. Пересветову, в Музее природы Павлодарского государственного педагогического института В.Н. Алияской. За совместную работу по исследованию остатков носорога Мерка и регулярное обсуждение вопросов по ископаемым носорогам моим иностранным коллегам и друзьям Эммануэлю Биллия (Рим, Италия), Кшиштофу Стефаньяку (Вроцлав, Польша). Отдельные слова благодарности хочется выразить Г.Г. Русанову (ОАО «Горно-Алтайская экспедиция») за многолетнее предоставление палеонтологических остатков на определение.

Моим коллегам по кафедре Н.И. Савиной, С.В. Лещинскому, С.В. Иванцову за многочисленные совместные обсуждения вопросов палеонтологии и геологии и многолетние совместные полевые работы. Особую благодарность автор выражает профессору В.М.

Подобиной за постоянное внимание к проводимым мною работам и доценту Г.М. Татьянину за постоянную помощь и поддержку в проведении полевых работ.

Автор признателен за помощь в проведении радиоуглеродного датирования костного материала AMS методом Я.В. Кузьмину, С.В. Святко. За проведение рентгеновской компьютерной томограммы и помощь в анализе костных остатков с патологическими изменениями благодарю Л.С. Сапунову (НИИО СО РАМН).

Большая совместная работа по изучению остатков ископаемых млекопитающих проводилась совместно с моими учениками К.О. Печерской, Д.Г. Маликовым, А.В. Пугачёвой, С.А. Ильиной, которые оказывали неоценимую помощь в сборе и обработке фактического материала.

Особую признательность и благодарность автор выражает жене и другу Аллене Юрьевне Шпанской, оказывавшей всестороннюю поддержку в проводимых исследованиях.

1 История изучения четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины

Первые сведения о находках костных остатков на территории Западной Сибири отмечены в работах русских путешественников П.С. Палласа, И.Я. Словцова, И.Д. Черского и др. Большой вклад в изучение ископаемых четвертичных млекопитающих этой территории в первой половине XX-го века внесли палеотериологи М.В. Павлова, Е.И. Рыжков, Ю.А. Орлов, Е.И. Беляева (1933, 1935), В.И. Громова (1932, 1935), В.И. Громов (1939, 1940, 1948) и др. Первую половину XX-го века в целом можно назвать временем систематического и планомерного накопления материалов по ископаемой фауне млекопитающих. Самыми ранними работами по палеонтологии и стратиграфии четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины являются публикации зоолога Томского университета Н.Ф. Кащенко (1896, 1899, 1901) и геолога А.М. Зайцева (1910). В работах Н.Ф. Кащенко сделано очень качественное описание тафономических условий захоронения остатков мамонтов на территории г. Томска – в Лагерном Саду и около устья р. Ушайка. К сожалению, остатки из-за плохого хранения утрачены. А.М. Зайцевым опубликован отчет по геологическим исследованиям, проведенным в 1892-95 гг. Им было установлено 15 местонахождений крупных млекопитающих на юго-востоке Западно-Сибирской равнины. Остатки из этих местонахождений были переданы в Палеонтологический музей ТГУ.

Геолог Томского политехнического института М.Э. Янишевский (1909-1911) собирал костные остатки со студентами во время летних практик по р. Томи у сел Салтымаково, Змеинка, Крапивино и Бедарево. С.И. Оболенский (1924, 1926) определил кости ископаемых млекопитающих из археологических памятников Сибири и пещер Алтая, а также провел анализ ископаемых грызунов Западной Сибири. Геолог Томского политехнического института П.М. Рыжков в 1927 г. описал части скелета мамонта и бизона, найденные во Владимирской шахте Кемеровского рудника, а в 1949 г. – остатки млекопитающих в коллекциях музеев Сибири и Дальнего Востока.

Во второй половине прошлого века целая плеяда выдающихся исследователей: Э.В. Алексеева, В.С. Бажанов, А.В. Бородин, Э.А. Вангенгейм, Н.К. Верещагин, И.В. Вислобокова, Т.А. Дупал, В.С. Зажигин, Б.С. Кожамкулова, А.Н. Мотузко, Н.Д. Оводов, П.Ф. Савинов, Н.Д. Смирнов, К.К. Флеров, И.В. Форонова и др. получили огромный фактический материал по четвертичным млекопитающим региона. Семидесятые годы XX-го века можно назвать временем первых обобщений в изучении четвертичных млекопитающих Западной Сибири. В это время защищается целая серия диссертаций по морфологии ископаемых млекопитающих и биостратиграфии четвертичных отложений по материалам ископаемых млекопитающих: Р.К. Камбаридинов (1969), Э.В. Алексеева (1971), А.Н. Мотузко (1971), Р.А. Зинова (1972), И.А.

Вислобокова (1973), О.Д. Моськина (1973), Э.А. Вангенгейм (1975), В.С. Зажигин (1975). Впоследствии часть диссертаций была опубликована в виде отдельных монографий: Э.А. Алексеева (1980), Э.А. Вангенгейм (1977), В.С. Зажигин (1980), Р.А. Зинова (1982). Эти работы заложили фундаментальную основу в изучении морфологии, биоразнообразия и биостратиграфии четвертичных млекопитающих Западной Сибири.

К работам по стратиграфии и геологии плейстоценовых отложений Западно-Сибирской равнины принадлежат исследования В.И. Громова, Е.В. Шумиловой, М.П. Нагорского, В.А. Хахлова, Р.С. Ильина, К.В. Радугина, Б.В. Мизерова, А.А. Земцова, В.А. Мартынова, С.А. Архипова, В.В. Вдовина, О.М. Адаменко, В.А. Зубакова, В.В. Фениксовой, В.С. Волковой, В.С. Зыкина, С.К. Кривоногова, С.А. Лаухина, В.И. Астахова и др. Первой большой обобщающей работой по биостратиграфическому расчленению четвертичных отложений на основе палеонтологических данных является монография В.И. Громова (1948). На основании изучения териофауны, обитавшей в плейстоцене на территории СССР, он выделил 4 фаунистических комплекса (тираспольский, хазарский, верхнепалеолитический и голоценовый). На основе выявленных изменений состава комплексов млекопитающих была разработана схема стратиграфического расчленения континентальных отложений. В каждом комплексе устанавливались руководящие формы, в строении зубов или костей которых можно было подметить морфологические эволюционные изменения. В истории териофауны Западной Сибири Э.А. Вангенгейм и В.С. Зажигиным выявлены крупные этапы, отвечающие (по степени эволюционного развития основных форм) фаунистическим комплексам Восточной Европы, что может служить надежной основой для широких межрегиональных корреляций (Вангенгейм, Зажигин, 1965, 1969, 1972, 1982; Вангенгейм и др., 1972). В своей обобщающей монографии Э.А. Вангенгейм (1977) отмечает стратиграфическое положение остатков фаун млекопитающих территории Западной Сибири и Северной Азии в целом. Выявлены палеозоogeографические особенности фаун различных районов Северной Азии. На основе анализа ареалов руководящих видов комплексов и общих закономерностей в сменах доминирующих групп, проведена корреляция фаун млекопитающих, обосновано выделение оппельзон в пределах Северной Евразии (Вангенгейм и др., 2001; Вангенгейм, Тесаков, 2008). Обобщение биостратиграфических данных по мелким млекопитающим с монографическим описанием отдельных таксонов для юга Западной Сибири проведено В.И. Зажигиным (1980). Для севера Западно-Сибирской равнины подобная работа выполнена уральскими коллегами (Смирнов и др., 1986). В своей диссертации И.А. Вислобокова (1973а) привела подробный анализ отложений и монографическое описание остеологического материала по палеоплейстоцену Западной Сибири. В отдельной работе ею дается анализ фауны, полученной из разрезов, обнажающихся на правом берегу р. Иртыш между поселками Подпуск и Лебяжье в

Павлодарском Прииртышье (Vislobokova, 1996). В результате чего, ею выделены три разновозрастных местонахождения остатков крупных млекопитающих: Лебяжье 1 (поздний плиоцен), Лебяжье 2 и Подпуск (палеоплейстоцен). Позднее Л.Л. Гайдученко (1986) добавил к ним еще одно местонахождение под названием Прорва. Краткими справочниками по разрезам четвертичных отложений Томского и Новосибирского Приобья являются «Путеводитель...» (1971) и монография И.А. Волкова и С.А. Архипова (1978).

Предварительные данные по четвертичной фауне Сибири были изложены в работе В.И. Гудиной с соавторами (1982). Более поздние работы И.В. Фороновой (1996, 1998, 2000б, 2001, 2009) посвящены изучению четвертичных млекопитающих Кузнецкой котловины. Особо стоит отметить ее детальные морфологические исследования ископаемых лошадей (Форонова, 1990) и зубов слонов (Гарутт, Форонва, 1976). На основе большого фактического материала И.В. Фороновой совместно с А.Н. Зудиным (1986, 1996) удалось разработать оригинальную методику статистической обработки метрических данных по зубам мамонтoidных слонов – “методика оптимальных показателей”. В результате чего была построена многомерная модель филогенетической линии *Archidiskodon – Mammuthus* Северной Евразии. Выяснено, что в этой филогенетической линии, на фоне общей эволюционной тенденции сокращения толщины эмали и увеличения частоты пластин коренных зубов, имеют место их чередующиеся толсто- и тонкоэмалевые “специализации”, что наиболее отчетливо выражено в пределах рода *Mammuthus*.

Работы Э.В. Алексеевой в пределах юго-востока Западной Сибири (1971, 1980) позволили ей сделать обобщения по развитию фауны четвертичных млекопитающих этой территории, выявить видовой состав и сделать морфометрические описания 27 форм ископаемых млекопитающих, обнаруженных на этой территории. Впервые с территории Томского Приобья были описаны 17 зубов носорога Мерка (местонахождение Красный Яр). В качестве существенного недостатка обобщающей монографии по ископаемым млекопитающим (Алексеева, 1980), надо отметить слабую стратиграфическую привязку описываемого материала, особенно по массовым видам (лошадям, бизонам, мамонтам и т.д.), что могло привести к смешению разновозрастных остатков и к общему их описанию, а также отсутствие анализа возрастного распространения отдельных групп млекопитающих, входящих в различные фаунистические комплексы.

Важной вехой в палеотериологических исследованиях являются обобщающие монографии Б.С. Кожамкуловой (1969, 1981) по четвертичным млекопитающим Казахстана. Северная часть Казахстана является южной частью Западно-Сибирской равнины, а поэтому значительное количество местонахождений Павлодарской, Северо-Казахстанской, Кустанайской, Кокчетавской, Акмолинской областей отражают составы фаун южного

зоogeографического района Западно-Сибирской провинции. К тому же, проведенный зоogeографический анализ фаун Казахстана (Кожамкулова, 1977), показал самые тесные связи между Центральной Азией и Западной Сибирью через территорию Казахстана. Особо стоит отметить исследования плейстоценовых слонов Казахстана, которые проводились К.Ж. Жылкибаевым (1975, 1982). На основе материалов, полученных преимущественно из местонахождений Северного Казахстана, им описаны почти все представители мамонтоидной филогенетической линии, а также выделено два новых таксона – *Archidiskodon aktyubensis* и *A. meridionalis kazakhstanensis*. В каталоге местонахождений ископаемых позвоночных Казахстана Б.С. Кожамкулова и Г.Ш. Назымбетова (Местонахождения..., 2017) приводят более 350 местонахождений остатков четвертичных млекопитающих, из них около половины, географически, относятся к югу Западно-Сибирской равнины.

Результатом совместной деятельности геологов и палеонтологов XX века явилась региональная стратиграфическая схема, обоснованная комплексом палеонтологических данных. Она утверждена МСК России в качестве Унифицированной стратиграфической схемы четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины (2000).

В последние десятилетия большое количество работ посвящено морфологическим исследованиям остатков крупных млекопитающих. Большой фактический материал изучается П.А. Косинцевым, С.К. Васильевым, С.В. Лещинским и автором. Коллектив палеонтологов из Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) под руководством П.А. Косинцева проводит исследования ископаемых млекопитающих преимущественно по северу Западной Сибири и Уралу (Бобковская, 2002; Бобковская, Косинцев, 2005; Бородин, Косинцев, 2001; Косинцев, 2008, 2009; Kosintsev, 2007, 2014; Косинцев, Воробьев, 2001; Косинцев и др., 1994 и др.). Ими описана самая северная находка скелета слона (Косинцев и др., 2004), определенная как *Mammuthus trogontherii trogontherii*. По мнению автора, этот скелет относится к хазарскому слону – *M. t. chosaricus* (Шпанский и др., 2015).

В пределах Западно-Сибирской равнины в позднем неоплейстоцене, по мнению Н.А. Пластеевой, существовало две формы лошадей – крупная *Equus ferus* и мелкая *Equus ovodovi* (Косинцев и др., 2013; Plasteeva et al., 2015). Ранее мелких лошадей с территории Западной Сибири относили к *E. hydruntinus* или *E. hemionus*, а крупных к *E. gallicus* (Форонова, 1990; Шпанский, 1999а).

Ревизия барсуков (Abramov, 2002; Гасилин, Косинцев, 2012) показала, что в настоящее время в Западной Сибири обитает азиатский барсук *Meles leucurus* Hodgson, а не европейский *Meles meles* L. Общий анализ состояния изученности фауны млекопитающих позднего неоплейстоцена изложен П.А. Косинцевым и С.К. Васильевым (2009). В этой же работе авторы ставят ряд важных вопросов и задач для дальнейших исследований.

А.Н. Тихонов (1994) проводя анализ морфологических особенностей черепов и костей посткраниального скелета овцебыков из Западной Сибири, пришел к выводу об их морфологической близости к остаткам из пещерных комплексов Урала и восточно-европейским овцебыкам и некоторых отличиях от восточносибирских. Проведенная ревизия позволила ему ископаемые остатки овцебыков отнести к самостоятельному виду – сибирскому овцебыку (*Ovibos pallantis*) и установить отличительные диагностические признаки с современным овцебыком *Ovibos moschatus*.

Большой объем фактического материала по крупным млекопитающим с территории Горного Алтая, Предалтайской равнины и Новосибирской области (включая палеолитические памятники) обрабатывается в настоящее время С.К. Васильевым (2002, 2005, 2009, 2010, 2011, 2016; Васильев, Лобачев, 2014; Васильев и др., 2007, 2016 и др.). Им сделаны описания остатков *Bison priscus*, *Cervus elaphus*, *Soergelia cf. elisabetae* и др., проведена ревизия мелких лошадей позднего неоплейстоцена с выделением нового вида лошади *Equus ovodovi* (Айзенманн, Васильев, 2009). Предложено выделение двух костеносных уровней (казанцевского и каргинского возраста) в местонахождении Красный Яр (Новосибирская обл.).

Новые крупные местонахождения мамонтов Большой Исток, Кулачье, Кочегур, Луговское, Красноярская курья описаны С.В. Лещинским (2000, 2006; Лещинский и др., 2001, 2003, 2005). Тщательное и всестороннее исследование крупного местонахождения мамонтов у п. Шестаково в Кемеровской области (Деревянко и др., 2003) позволило выяснить его естественное происхождение. Орудия палеолитического человека, найденные совместно с палеонтологическими остатками, свидетельствуют о периодических посещениях человеком этого места. Новые исследования на местонахождении Волчья Грива (Новосибирская обл.), показали его естественное происхождение и формирование в течение почти десяти тысяч лет (Лещинский и др., 2015). Ранее Волчья Грива считалась следствием большой единовременной загонной охоты палеолитического человека (Алексеева, Верещагин, 1970). Краткий анализ возрастной структуры остатков мамонтов из местонахождения Тегульдет (=Красноярская курья) на р. Чулым (Томская обл.) выполнено Е.Н. Мащенко (Boiko et al., 2005). Описание возрастной структуры остатков мамонтов в местонахождении Луговское (Ханты-Мансийский АО) и описание возможного сценария «охоты» палеолитического человека на мамонта предложено Е.Н. Мащенко в коллективной монографии (2006).

Сбор и изучение мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины начался в 60-х годах прошлого века. Первые результаты были обобщены В.С. Зажигиным (Адаменко, Зажигин, 1965; Вангенгейм, Зажигин, 1965, 1969, 1972, 1982; Зажигин, 1980, 1998, 2009). Отдельные сборы проведены А.Н. Мотузко в Томском Приобье и нижнем течении р. Иртыш (1970а, б, 1975) и О.Д. Моськиной (1973) в Восточном Казахстане. Позднее исследования

грызунов Западно-Сибирской равнины проводили Л.И. Галкина и Т.А. Дупал (1998; Дупал, Галкина, 2000) и А.А. Круковер (1999; Круковер, Кривоногов, 1995). Результаты исследования плейстоценовых грызунов северной части Западно-Сибирской равнины обобщены в монографии Н.Г. Смирнова с соавторами (1986).

Важным событием в биоценотических исследованиях фауны крупных млекопитающих стала концепция «смешанной фауны» А.Я. Тугаринова (1929). Рассматривая как исторический факт сосуществование в фауне позднего неоплейстоцена «арктических» и «степных» видов, он предположил, что природные условия того времени должны были равно удовлетворять потребности обеих групп. Ключевой основой концепции А.Я. Тугаринова является существование в плейстоцене специфических биоценозов, отражением которых являлась «смешанная фауна». Палеоэкологии и палеозоогеографии четвертичных млекопитающих посвящены отдельные главы в монографиях F.E. Zeiner (1939), Л.И. Алексеевой (1977, 1990), В.И. Громовой (1965), Э.А. Вангегейм (1961, 1977), специальных статьях (Кожамкулова, 1977; Вангегейм, 1982; Верещагин, 1988; Верховская, 1988; Агаджанян, 2001; Смирнов и др., 2014 и др.). Снежный покров как важнейший лимитирующий фактор обитания четвертичных и современных млекопитающих, рассмотрен в работах И.В. Формозова (1990), А.В. Шпанского (2003б). Большие статьи по палеоэкологии мамонтовой фауны написаны Н.К. Верещагиным и Г.Ф. Барышниковым (1980, 1983), в которых приводится характеристика основных представителей мамонтового фаунистического комплекса, проводится сравнение экологической структуры мамонтовой группировки Евразии и Аляски со структурой териофауны современной саванны тропической Африки. Причины вымирания мамонта и некоторых его «спутников» обсуждаются в работах Э.В. Алексеевой (1976), А.М. Буровского и П.В. Пучкова (2013), Н.К. Верещагина (1971, 1979), Н.К. Верещагина, Г.Ф. Барышникова (1985), Н.Б. Верховской (1988), С.В. Лещинского (2016), П.В. Пучкова (1992, 2001), В.В. Украинцевой (1991), P.S. Martin (1984а, б), P.S. Martin, R.G. Klein (1984) и др. Р.Д. Гатри (1976) подробно рассмотрены экология мамонтовой фауны и влияние изменений условий среды обитания на морфологические изменения крупных млекопитающих и развитие их социальных органов.

Новым, интенсивно развивающимся направлением, является изучение вопросов пространственно-временного распространения представителей мамонтовой фауны во второй половине позднего неоплейстоцена и вымирания некоторых видов. Для территории Сибири эти вопросы успешно решаются с помощью радиоуглеродного метода Л.А. Орловой, Я.В. Кузьминым, А. Стюартом (Кузьмин, 2010; Kuzmin, 2010; Кузьмин и др., 2001; Kuzmin et al., 2009, 2017; Орлова и др., 2008; Orlova et al., 2004; Русанов, Орлова, 2013; Русанов и др., 2010; van der Plicht et al., 2015; Stuart, Lister, 2011, 2014; Stuart et al., 2002, 2004 и др.). Оригинальную

модель вымирания предложил С.В. Лещинский (2016), по его мнению, главной причиной вымирания является минеральное голодание, которое испытывали популяции мамонтов в конце позднего плейстоцена. Определенным итогом многолетних работ по изучению четвертичных отложений Западной Сибири стало "VI Совещание по изучению четвертичного периода" в г. Новосибирске (2009) и специальный выпуск Бюллетея Комиссии по изучению четвертичного периода (2009).

Собственные исследования автора на территории Западно-Сибирской равнины проводятся с 1990 года. Полевыми работами охвачена значительная часть юго-востока ЗСР по долинам крупных рек Иртыш, Обь, Томь, Омь, Чулым – в Павлодарской области, частично Новосибирской, Омской, Кемеровской и Томской областях. Краткосрочные работы проводились в Северо-Казахстанской области на реке Бурлук. В музейных коллекциях изучены остатки из местонахождений Акмолинской, Кустанайской и др. областей. Исследования фауны в пределах горно-складчатого обрамления Западно-Сибирской равнины проводились автором в пределах Хакасии (Шпанский, Маликов, 2015). На юго-западе Красноярского края изучались палеонтологические коллекции из местонахождений Красноярского водохранилища, собранные геологами («Красноярскгеолсъемка») при геолого-съемочных работах (Шпанский, 2000а). Определения видовой принадлежности костей из местонахождений Алтая автором проводились по материалам собранным Г.Г. Русановым («Горно-Алтайская экспедиция») при геолого-съемочных работах (Русанов и др., 2010). Самостоятельные сборы осуществлялись и из местонахождений восточного склона Южного Урала (Челябинская обл.; Шпанский, 1999б).

Автором описано два скелета *Mammuthus trogontherii trogontherii* из местонахождений Пятирыжск и Усть-Тарка (Шпанский и др., 2008, 2015), скелет *Megaloceros giganteus giganteus* из местонахождения Джамбул (Шпанский, 2014а), три скелета *Bison priscus* из местонахождений Григорьевка, шахта Владимировская, Красный Яр (Томская обл.) (Shpansky et al., 2016), с участием европейских коллег описан скелет *Stephanorhinus kirchbergensis* из местонахождения Горжов Великопольский (работа сдана в печать). Автором впервые дана оценка размеров и пропорций скелета носорога Мерка, а также проведен палеоэкологический анализ на основе морфофункциональных исследований нижней челюсти и дистальных отделов конечностей. Подготовлено описание первой находки в Западной Сибири скелета *Elasmotherium sibiricum* из местонахождения Кирилловка. Предварительные данные по этому местонахождению указывают на первую совместную находку остатков *E. sibiricum* и *S. kirchbergensis* в Западной Сибири (Шпанский и др., 2017). Кроме этого, проведены морфологические исследования по нескольким видам крупных млекопитающих – *Mammuthus primigenius* (Машенко, Шпанский, 2002; Шпанский, 2003а; Шпанский, Печерская, 2007), *Coelodonta antiquitatis* (Shpansky, 2014), *Stephanorhinus kirchbergensis* (Shpansky, Billia, 2012;

Шпанский, 2016; Шпанский, Боескоров, 2018), *Elasmotherium sibiricum* (Шпанский и др., 2015; 2017; Shpansky et al., 2016a), *Megaloceros giganteus* (Шпанский, 2011), *Alces alces* (Шпанский, 2001), *Bison priscus* (Шпанский, 1997; Shpansky, 2006; Shpansky et al., 2016b), *Saiga tatarica* (Шпанский, 1998; Ratajczak et al., 2016), *Ursus arctos* и *U. savini rossicus* (Шпанский, Черноус, 2012а, б; Moskvitina et al., 2017). Проводится работа по морфометрическому анализу черепов овцебыков (Semba et al., 2016). В рамках морфологических исследований отдельным направлением стало изучение патологических изменений и аномального строения зубов и костей крупных млекопитающих плейстоцена (Машенко, Шпанский, 2005; Шпанский, 2014б; Shpansky et al., 2015). Обзор стратиграфического распространения представителей семейства Felidae в пределах Западно-Сибирской равнины представлен автором в докладе на V Международном симпозиуме «Эволюция жизни на Земле» (Шпанский, Святко, 2018). Авторами установлено более раннее вымирание *Panthera spelaea* на этой территории. Вопросам палеоэкологии и палеозоогеографии, как отдельных таксонов, так и фаун в целом, посвящены отдельные статьи (Шпанский, 2010, 2017; Шпанский, Печерская, 2010) и главы в монографии «Четвертичные млекопитающие Томской области и их значение для оценки среды обитания» (Шпанский, 2003б).

Некоторые моменты истории исследований четвертичных млекопитающих по отдельным вопросам морфологии, филогении, биостратиграфии, палеоэкологии и зоогеографии рассмотрены в последующих главах.

2 Стратиграфическое положение основных местонахождений остатков четвертичных млекопитающих

В настоящей главе приведено описание геологических разрезов четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины, которые включают основные местонахождения остатков крупных млекопитающих. Наиболее древние отложения палеоплейстоцена и эоплейстоцена обнажаются на юге Западно-Сибирской равнины, а в пределах средней и северной частей Западно-Сибирской равнины вскрываются более молодые отложения, относящиеся к неоплейстоцену, преимущественно среднего-верхнего неоплейстоцена. Такое распределение отражает приподнятое положение южной части ЗСР и опущенное северной части. Глубокое врезание речных долин на юге обеспечивает высокую степень обнаженности четвертичных отложений и наличие высоких цокольных террас. В соответствии с этим распределение местонахождений различного возраста в пределах ЗСР не равномерно – местонахождения наиболее древних млекопитающих известны из обнажений среднего течения р. Иртыш, на р. Ишим, в верхнем течении рек Бия, Чумыш. Более молодые местонахождения также известны из долин крупных рек (Обь, Иртыш, Томь, Тобол, Чулым) и их притоков (Бурлук, Сосьва, Омь, Шегарка и др.). Большинство местонахождений остатков млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины приурочены к аллювиальным или озерно-аллювиальным отложениям. Этим объясняется наличие различных тафономических типов местонахождений: скелетов или фрагментов скелетов отдельных животных – *Mammuthus trogontherii*, *Megaloceros giganteus*, *Bison priscus*, *Elasmotherium sibiricum* и др. (Пятирыжск, Усть-Тарка, Джамбул, Красный Яр (Томская обл.), Кирилловка и др.); значительные скопления, в которых насчитывается от нескольких сотен до нескольких тысяч костей (Григорьевка, Красный Яр (Новосибирская обл.), Шестаково, Волчья Грива, Красный Яр (Томская обл.), Сергеево, Луговское и др.); единичные находки или небольшие скопления костей (Причулымское, Киндал, Ямышево, Кожамжар и др.). Особое место занимают местонахождения связанные с деятельностью палеолитического человека (Лагерный сад, Гари и др.). Некоторые крупные многовидовые местонахождения включают более древние переотложенные остатки (Красный Яр (Томская обл.), Тараданово и др.), что связано с интенсивной боковой эрозией крупных рек в пределах своих долин.

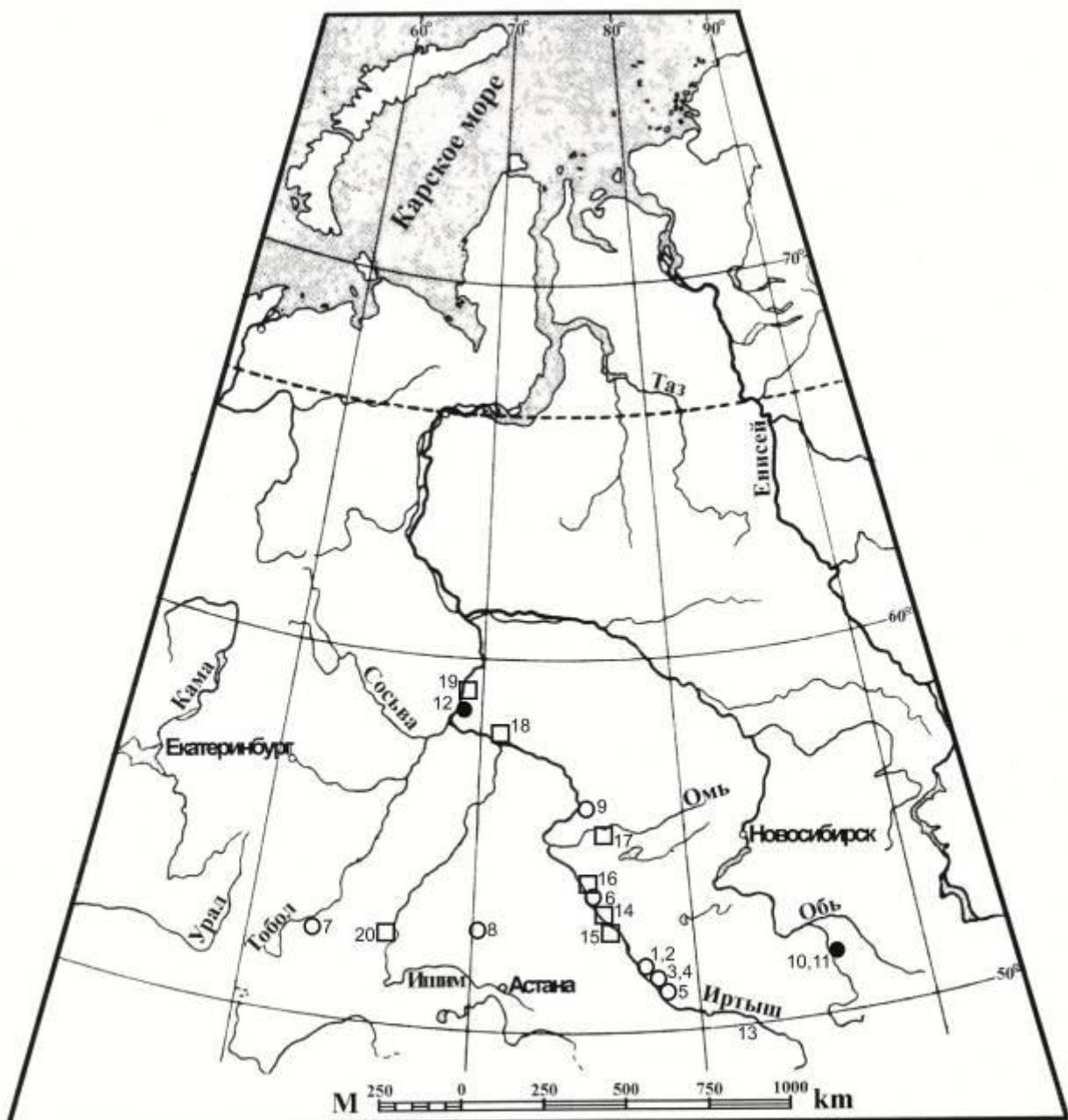
Для обозначения самой ранней части плейстоцена, вошедшей в состав четвертичной системы в 2009 году, а до этого являвшейся самостоятельным ярусом в составе верхнего плиоцена под названием гелазий, автором принят термин палеоплейстоцен. Этот термин для обозначения нижней части плейстоцена был предложен А.С. Тесаковым (2013). Автор солидарен с А.С. Тесаковым и др. (2014), что включенный в состав четвертичной системы верхний ярус плиоцена – гелазий, правильнее обозначить в качестве самостоятельного нижнего

раздела плейстоцена. Включение его в состав эоплейстоцена, как это предлагает Б.А. Борисов (2010), приведет к нарушению традиционной структуры стратиграфической схемы и ее усложнению. Для остальной части четвертичной системы фактический материал излагается применительно к региональным подразделениям «Унифицированной стратиграфической схемы четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины» (2000).

Местонахождения палеоплейстоцена

Местонахождения крупных млекопитающих палеоплейстоцена известны, в основном, из Павлодарского Прииртышья (рисунок 1). Между п. Лебяжье (в настоящее время Акку) и с. Подпуск (в настоящее время не существует) на правом берегу р. Иртыш (около 115-140 км юго-восточнее г. Павлодара) на протяжении около 25 км расположена серия обнажений неоген-четвертичных отложений. В этих отложениях четко прослеживается двучленное строение. Нижняя часть отложений представлена глинистыми осадками, верхняя преимущественно фациями руслового аллювия. На обнажениях в разное время работали К.В. Никифорова (1953), В.В. Лавров (1959), Р.К. Камбариддинов (1966, 1969а), Э.А. Вангенгейм, В.С. Зажигин (1965, 1969, 1977), И.Г. Зальцман (1968), С.А. Архипов (1971), Р.А. Зинова (1972, 1982), И.А. Вислобокова (1973а, б), В.С. Зажигин, В.С. Зыкин (1984) и др. На стратиграфическое положение иртышской свиты, выделенной В.В. Лавровым (1951) в этих обнажениях, существует четыре точки зрения. По мнению Р.А. Зиновой (1982) и И.А. Вислобоковой (Vislobokova, 1996), к иртышской свите надо относить красноцветные и буровато-зеленовато-серые глинистые отложения, составляющие нижнюю часть «иртышской свиты» В.В. Лаврова, залегающие на павлодарской свите, и сопоставляемые с битеекской свитой Приишимиya. А верхнюю часть, представленную аллювиальными песками с галькой и валунами, линзами суглинка Р.А. Зинова (1973) выделила в подпук-лебяжинские слои. В.С. Зыкин (2012) нижнюю глинистую часть иртышской свиты и подстилающие ее коричнево-красные глины, описанные В.В. Лавровым (1959) как павлодарская свита, выделяет в аксорскую свиту, характеризующую верхнюю часть селетинского горизонта верхнего плиоцена. А верхнюю песчаную толщу относит к собственно иртышской свите. З.А. Сваричевская и М.С. Тэн (1966) песчаную толщу выделяют в лебяжинскую свиту. С.А. Архипов (1971) относит ее к кочковской свите. По вопросу стратиграфического положения и объема иртышской свиты автор присоединяется к мнению В.С. Зыкина. Отложения иртышской свиты с размывом залегают на глинах аксорской свиты.

Подробное описание разреза сделано В.С. Зыкиным (Зыкин, 2012; Зажигин, Зыкин, 1984). Мощность отложений иртышской свиты колеблется от 2 до 14 м.



○ местонахождения палеоплейстоцена; ● местонахождения зоплайстоцена; □ местонахождения раннего неоплейстоцена;

Рисунок 1 – Местонахождения крупных млекопитающих палеоплейстоцена – раннего неоплейстоцена: 1, 2 – Лебяжье 1 и 2; 3, 4 – Подпук 1 и 2; 5 – Прорва; 6 – Моисеевка; 7 – Покровка; 8 – Капитоновка; 9 – Исаковка 4; 10 – Раздолье; 11 – Маханово; 12 – Надцы; 13 – Усть-Таловка; 14 – Пятирыжск; 15 – Жанабет; 16 – Моисеевка; 17 – Усть-Тарка; 18 – Скородум; 19 – Абалак-Чёрная; 20 – Дальнее

Остатки млекопитающих в обнажениях между Подпуком и Лебяжьим известны как из глинистых отложений аксарской свиты, так и более многочисленные и разнообразные по видовому составу из иртышской свиты. И.А. Вислобокова (1973а, б; 1974а, б, в; Vislobokova, 1996) при определении стратиграфического положения местонахождений (точек находок) дала им обозначения – Лебяжье 1, 2, Подпук 1, 2 (рисунок 2). Позднее Л.Л. Гайдученко (1986)

добавил описание еще одного местонахождения – «урочище Прорва», расположенное выше с. Подпукс.

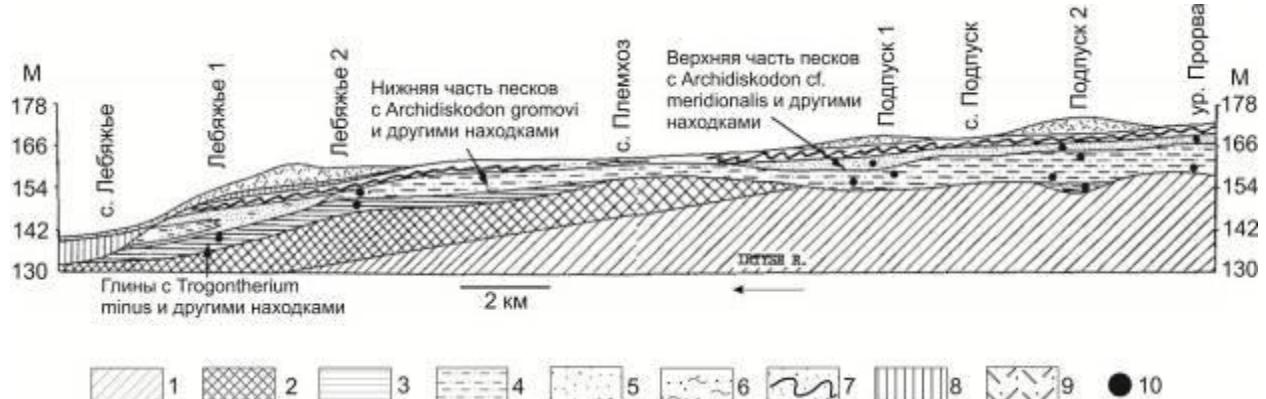


Рисунок 2 – Схема геологического разреза плиоцен – четвертичных отложений по правому берегу р. Иртыш, между п. Лебяжье и с. Подпукс с расположением мест находок ископаемых млекопитающих (по Вислобоковой, 1973а, 1996): 1 – зеленоватые глины аральской свиты; 2 – озерные красные глины павлодарской свиты; 3 – озерные полосатые глины аксорской свиты; 4 – аллювиальные пески и алевриты нижней части иртышской свиты; 5 – аллювиальные пески верхней части иртышской свиты; 6 – озерные алевриты и пески краснокутской свиты; 7 – пески и супеси кулундинской свиты со следами мерзлотных нарушений; 8 – аллювиальные отложения первой надпойменной террасы и субаэральные осадки; 9 – голоценовые эоловые осадки; 10 – местонахождения остатков млекопитающих

Местонахождение **Лебяжье 1**, расположено в 2-3 км выше по течению р. Иртыш от п. Лебяжье. В этом месте Б.С. Кожамкуловой в серо-зеленых глинах выше с. Лебяжьего найдены зубы лошади Стенона *Equus (Allohippus) robustus* Pomel (Вангенгейм, Зажигин, 1965; Кожамкулова, 1969) и кости конечностей архаичной лошади *Equus* sp. (Зинова, 1982).

Местонахождение **Лебяжье 2** расположено примерно в 6 км выше по течению от п. Лебяжье. В глинах аксорской свиты И.А. Вислобоковой был найден неполный скелет бобра *Trogontherium minus* Newton. (Вислобокова, 1974а), фрагмент рога мелкого оленя *Croizetoceros* sp. Установленные из глинистых отложений аксорской свиты (из Лебяжье 1 и 2) виды млекопитающих сопоставляются с зоной MN 16а (Vislobokova, 1996). Они составляют кызылайгирский фаунистический комплекс позднего плиоцена (Зажигин, Зыкин, 1984). По палеомагнитным данным отложения аксорской свиты относятся к концу эпохи Гаусс (около 3,22-3,04 млн. лет) с обратной намагниченностью (Зыкин, 2012).

Из песчаных отложений иртышской свиты происходит основная часть остатков млекопитающих, которые и выделены в качестве подпук-лебяжинского фаунистического комплекса. Местонахождения расположены достаточно близко к с. Подпукс, поэтому получили названия **Подпукс 1** (расположено в 3 км ниже по течению) и **Подпукс 2** (в 3 км выше по течению; рисунок 2), некоторое количество костей в отложениях иртышской свиты найдено и

выше п. Лебяжье (местонахождение Лебяжье 2). В 60-х начале 70-х годов прошлого века в нижней части иртышской свиты (Подпуск 1) были найдены зубы и фрагмент черепа *Archidiskodon meridionalis gromovi* (Вислобокова, 1974б). А.Н. Мотузко (1971; с. 8) отмечает находку «полного скелета в анатомическом порядке... газели (*Gazella sinensis*)». Позднее археологом В.К. Мерцем были найдены кости дистальных отделов конечностей *Equus* sp., фрагмент metacarpele III *Elasmotherium* sp., фрагмент metatarsale IV *Stephanorhinus* sp., фрагмент левого рогового стержня *Gazella (Vetagazella) sinensis*, фрагмент рога *Cervus* sp. (определения автора) и переданные впоследствии в ПМ ТГУ. В 2017 году автором из местонахождения Подпуск 2 были получены лопатка *** и большая берцовая кость ***. Общий видовой состав млекопитающих из нижней части иртышской свиты: *Ursus* sp., мелкий *Canis* sp., *Homotherium* sp., *Pachicrocuta* sp., *Archidiskodon meridionalis gromovi* Garutt et Alexejeva, *Stephanorhinus* sp., *Elasmotherium* sp., *Equus livenzovensis* Bajgusheva, мелкая *Equus* sp., *Paracamelus* cf. *gigas* Schlosser, *Eucladoceras* sp., *Antilospira* cf. *gracilis* Teilhard de Chardin et Trassaert, *Gazella (Vetagazella) sinensis* Teilhard de Chardin et Piveteau, *Bovinae* gen. indet. (Vislobokova, 1996).

Мелкие млекопитающие представлены достаточно разнообразно (Зажигин, 1980): *Hypolagus* sp., *Proochotona* sp., *Borsodia petenyii* (Mehely), *B. ex gr. petenyii-hungaricus*, *Clethrionomys* sp., *Mimomys pliocaenicus* F. Major, *M. coelodus* Kretzoi, *M. reidi* Hinton, *M. minor* Fejfar, *Cromeromys irtyshensis* Zazhigin, *C. ex gr. newtoni* (F. Major).

Видовой состав млекопитающих из верхней части иртышской свиты Подпус 1 и 2, Лебяжье 2 представлен: *Archidiskodon* cf. *meridionalis* Nesti, *Equus stenonis* Cocchi, мелкая *Equus* sp., *Alces* sp., *Capreolus* sp., *Gazella* sp., *Castor* aff. *fiber* L., *Mimomys coelodus* Kretzoi, *Borsodia (=Villanyia)* ex gr. *petenyii-hungaricus*, *Leporidae* gen. indet. (Vislobokova, 1996).

По мнению И.А. Вислобоковой, остатки млекопитающих, происходящие из нижней части песчаной толщи иртышской свиты, имеют более древний возраст, чем остатки из верхней части (Vislobokova, 1996). Это позволило ей предложить разделение подпуск-лебяжинского комплекса на два подкомплекса (субкомплекса) – ранний и поздний. Подробно этот вопрос рассмотрен в разделе 3.2.

Местонахождение урочище **Прорва** расположено в 7 км выше по течению р. Иртыш от с. Подпуск. Геологическое строение отложений (рисунки 3, 4), приведенное Л.Л. Гайдученко (1986, с. 86-87), аналогично точкам наблюдения у местонахождений Подпуск 1 и 2. Общая высота обнажения около 30 м, сверху вниз обнажаются:

	Мощность, м
1. Песок буровато-серый, серый, мелкозернистый, полимиктовый, слагающий эоловые бугры вдоль борта долины	1-3,6
2. Почвенный слой	0,8

- | | | |
|----|--|-------------|
| 3. | Супесь бурая, среднезернистая, карбонатизированная, с резкой подошвой | 1,5 |
| 4. | Песок серый, мелкозернистый с примесью среднезернистого, полимиктовый, косо- и горизонтальнослоистый, с включениями гальки. Встречаются кости <i>Mammuthus primigenius</i> | 1-1,8 |
| 5. | Песок охристо-серый, полимиктовый, с прослойками глинистого материала, гравия, редкой гальки. Присутствуют криогенные деформации. Найдены остатки <i>Bison sp.</i> и переотложенные остатки позднеплиоценовых позвоночных | 1,4-2,0 |
| 6. | Песок зеленовато-серый, темно-серый, изредка охристо-серый, разнозернистый, чередующийся с прослойками суглинка и глинистого материала, мелким гравием, галькой. Включает валуны магматических пород до 20 см, костные остатки | 14,0 |
| 7. | Глина зеленая, местами кирпично-красная, плотная, не слоистая. Включает отдельные кристаллы и друзы гипса с марганцевыми дробинами. Нижняя часть перекрыта оползнями и осыпями | Видимая 7,0 |
| 8. | В основании разреза обнажаются темно-бурые до черного, пластиичные, неслоистые глины, включающие кристаллы гипса | До 6,0 |

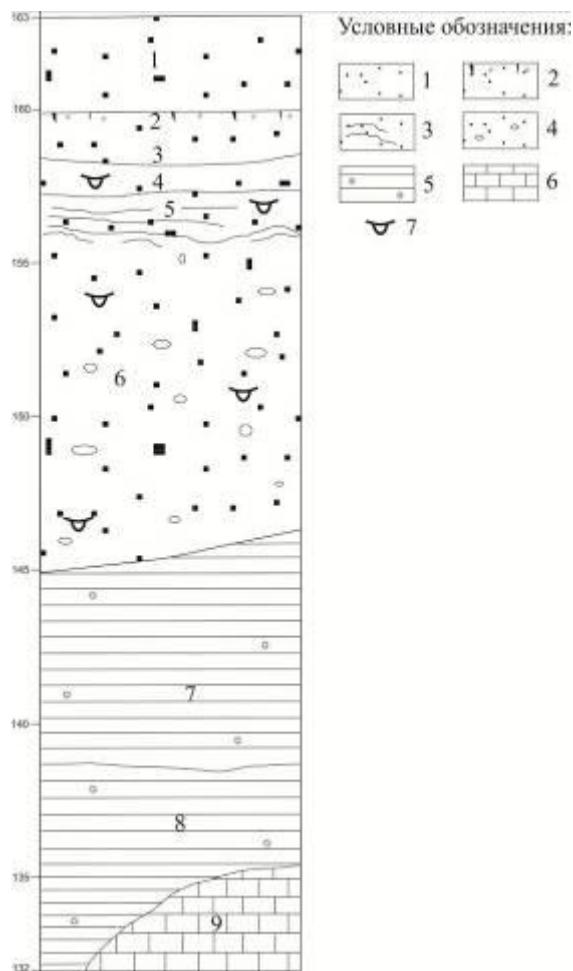


Рисунок 3 – Схема геологического строения правого берега р. Иртыш в урочище Прорва (по Л.Л. Гайдученко, 1986): 1 – пески эоловых бугров; 2 – почвенный покров на бурых супесях; 3 – пески с криогенными деформациями; 4 – пески с гравием и галькой; 5 – глины с друзами гипса; 6 – песчаник; 7 – остатки крупных млекопитающих



Рисунок 4 – Обнажение отложений иртышской свиты на правом берегу р. Иртыш выше с. Подпуск, урочище Прорва (Павлодарская область) (здесь и далее фото автора, если нет особых указаний)

В слоях 4 и 5 встречаются остатки млекопитающих среднего-позднего неоплейстоцена. Из слоя 6, представляющего иртышскую свиту, получены остатки рыб, черепах и млекопитающих. Видовой состав млекопитающих по Л.Л. Гайдученко (1986), выглядит следующим образом: *Ochotona* ex gr. *gigas*, *Canidae* gen. (cf. *Vulpes*?), *Meles* cf. *meles* L., *Archidiskodon meridionalis gromovi* Gar. et Alex., *Equus* ex gr. *stenonis* Cocchi, *Rhinocerotidae* gen., *Cervidae* gen., *Alcini* gen. (ex gr. *latifrons*?), *Bison* (*Eobison*) aff. *tamanensis* Ver., *Gazella* (*Vetagazella*) cf. *sinensis* Teilh. et Piv. В 2009 году автором из отложений иртышской свиты получены астрагал *Elasmotherium* sp., коленная чашка мелкой *Equus* sp. Приведенный видовой состав из местонахождения Прорва полностью соответствует видовому составу из местонахождений Подпуск 1 и 2 нижней части иртышской свиты.

От п. Пятирыжск до п. Железинка, на правом берегу р. Иртыш, на 30 км протягивается разрез четвертичных отложений с серией обнажений (рисунок 5), преимущественно в своей верхней части. Ранее из этого обнажения у п. Пятирыжск К.Ж. Жылкибаевым (1975) были описаны два зуба, по своим морфологическим признакам соответствующие *Archidiskodon meridionalis gromovi* (частота пластин 4,5 на 10 см, толщина эмали 3-4 мм), но точной привязки

в разрезе эти остатки не имеют. Местонахождение у с. **Моисеевка** (автором оно обозначено как Моисеевка 1; рисунок 5) расположено ниже по течению от п. Пятирыжск, в 165 км от г. Павлодара на северо-запад (Павлодарская обл.). В косослоистой песчано-галечной толще (перисто-слоистых песках, по Р.А. Зиновой (1973)) в основании разреза найдены метакарпальная кость и первая фаланга *Equus (Allohippus) robustus* Pomel (Кожамкулова, 1969) и фрагмент нижней челюсти с двумя зубами *Stephanorhinus* sp. (определения автора, хранится в ПОИКМ № 100/386). К.Ж. Жылкибаев (1982) определил зубы южного слона *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) и выделенного им для Казахстана «актюбинского слона» *Archidiskodon aktjubensis* Zhylkibaev, 1975. Зубы m_2 *A. aktjubensis* описаны как из Железинки, так и из Моисеевки, а также описаны m_2 и m_3 из, близко к ним расположенных, местонахождений Жаскайрат и Жана-Аул (Жылкибаев, 1975). Б.С. Кожамкуловой (1969) переопределена центральная кость верблюда из Моисеевки, как *Paracamelus praebactrianus*, ранее определенная Я.И. Хавесоном (1954) как *Camelus cf. knoblochi*.

Э.А. Вангенгейм и др. (1972) местонахождение у п. Моисеевка сопоставляла с верхней частью кочковской свиты. В разрезе между Моисеевкой и Железинкой остатки млекопитающих происходят минимум из трех разновозрастных местонахождений (рисунок 5, отметки 1, 4 и 5). Наиболее древнее местонахождение Моисеевка 1 включает остатки лошади, фалангу *Archidiskodon* sp. и нижнюю челюсть носорога *Stephanorhinus* sp. По сохранившимся зубам *A. meridionalis meridionalis* (Таблица 6) автор определяет возраст этого местонахождения, как поздний палеоплейстоцен. К более молодым местонахождениям раннего (Моисеевка 2, Железинка 1) и среднего неоплейстоцена (Железинка 2) отнесены разнообразные остатки слонов, эласмотерия, лошадей и гиен. Подробнее они рассмотрены ниже.

В Кокчетавской области у с. **Капитоновка** получен фрагмент скелета, по которому К.Ж. Жылкибаевым был выделен новый подвид – «казахстанский слон» *Archidiskodon meridionalis kazachstanensis* Zhylkibaev, 1975. По строению зубов (частота пластин 4,5 на 10 см, толщина эмали 3-3,5 мм) данный слон близок к *A. m. gromovi*.

На южной окраине с. **Покровка** (Кустанайская обл.) Б.С. Кожамкуловой (1969) найдена вторая фаланга *Equus (Allohippus) robustus* Pomel, описание разреза ею не приводится.

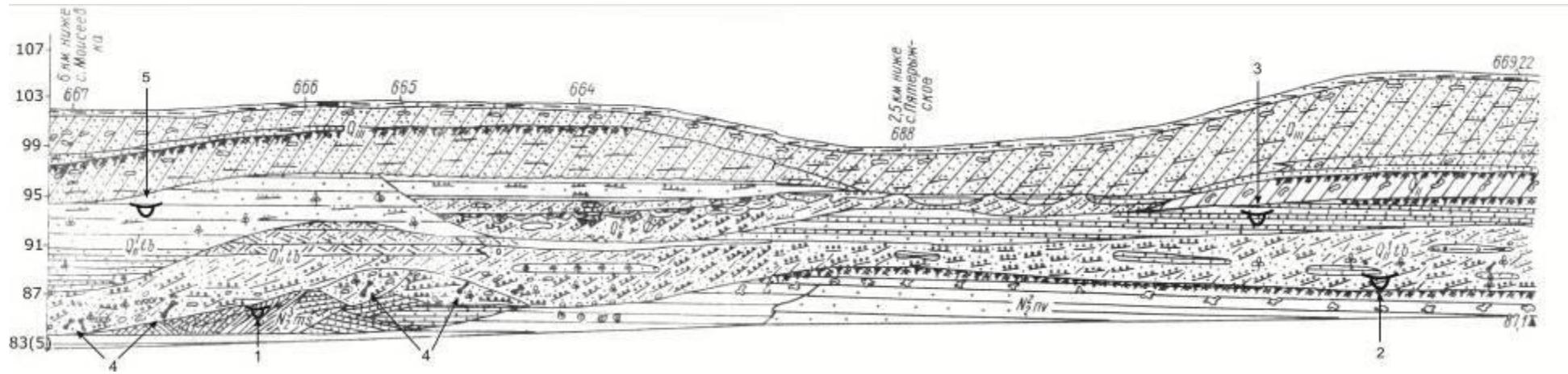


Рисунок 5 – Схема разреза четвертичных отложений на правом берегу р. Иртыш между с. Пятирижск и п. Железинка (Павлодарская обл.) (по Зиновой, 1982 с дополнениями): Цифрами обозначены местонахождения крупных млекопитающих: 1 – фрагмент челюсти *Stephanorhinus* sp. и фаланга *Archidiskodon* sp. (Моисеевка 1), 2 – череп *Phanagoroloxod irtyshensis*, 3 – скелет *Mammuthus trogontherii trogonthrii* (Пятирижск), 4 – многочисленные находки остатков млекопитающих вяткинского комплекса (Моисеевка 2, Железинка 1), 5 – челюсть *Crocuta crocutea spelaea* и другие остатки млекопитающих прииртышского комплекса (Железинка 2)

Еще одним местонахождением является аллювиальная пачка, общей мощностью 5-6 м, залегающая с размывом на мио-плиоценовых алевритах на правом берегу р. Иртыш у с. Исаковка (Горьковский р-н, Омская обл.). Местонахождение **Исаковка 4** ($55^{\circ}44'44''$ с.ш. $74^{\circ}24'00''$ в.д.) расположено у юго-западной окраины села. «Отложения представлены мелко-среднезернистыми косослоистыми песками с горизонтами гравелитов, местами ожелезненных, в основании и средней части пачки» (Тесаков и др., 2016, с. 276). Из гравелитовых горизонтов А.С. Тесаковым определена представительная фауна мелких млекопитающих – *Soricidae*, *Spermophilus* sp., *Prosiphneus* sp., *Sicista* sp., *Plioscirtopoda* sp., *Allophaiomys deucalion*, *Borsodia* gr. *fejervaryi-prolaguroides*, *Mimomys* gr. *tornensis*, *M.* gr. *pusillus*, *Lemmus* sp., *Clethrionomys* sp. Крупные млекопитающие представлены – *Bovini* gen. indet и *Equus* sp. По первому появлению некорнезубых полевок рода *Allophaiomys* А.С. Тесаков сопоставляет данную фауну с региональной зоной грызунов MQR11 и псекупским фаунистическим комплексом Восточной Европы (Тесаков и др., 2017). Для Западно-Сибирской равнины этот комплекс, в совокупности с богатым комплексом малакофауны с присутствием рода *Corbicula*, соотносится с муккурским интервалом конца палеоплейстоцена. В 2016 году из этих отложений был получен фрагмент черепа *Rangifer* sp., являющийся самой древней находкой представителей этого рода (Бондарев и др., 2017). В перекрывающих муккурскую свиту слоистых суглинках в 2003 году автором, совместно с В.С. Зыкиным, собраны остатки крупных млекопитающих среднего-позднего неоплейстоцена, включая крупный череп *Bison priscus*.

Местонахождения эоплейстоцена

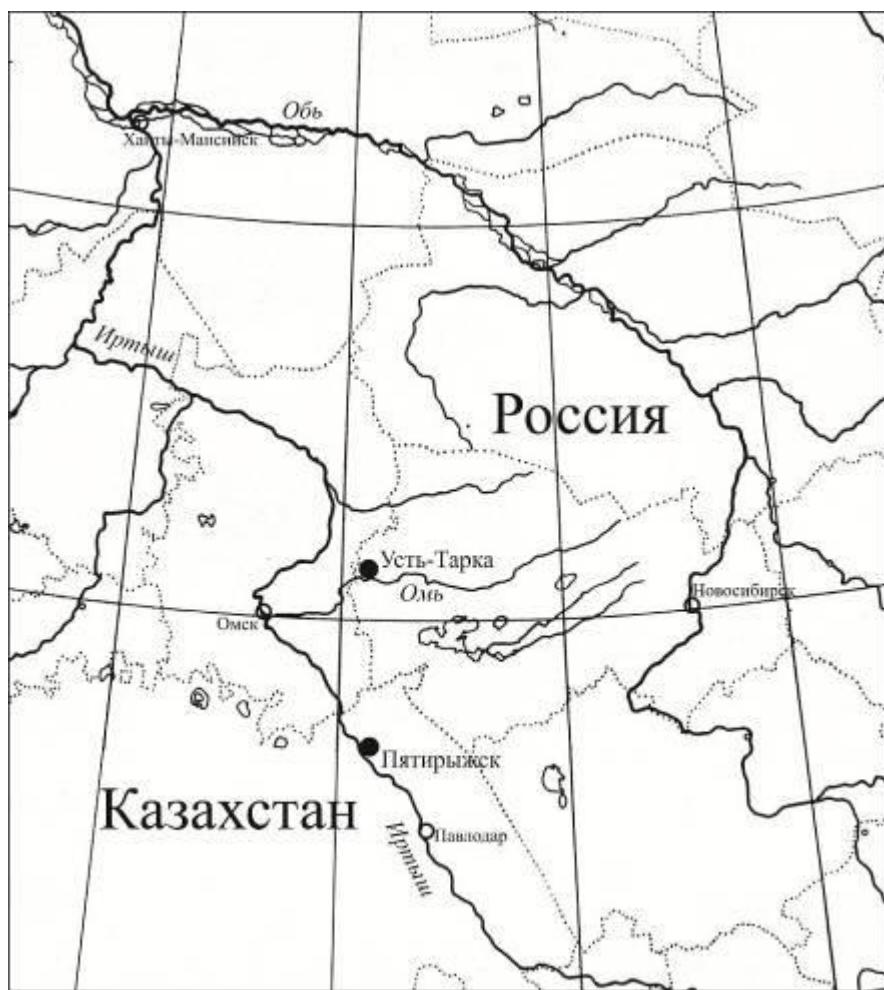
На правом берегу р. Алей (левый приток р. Обь) в 1,5 км юго-восточнее п. **Раздолье** расположено местонахождение мелких млекопитающих (Вангенгейм, Зажигин, 1965). В основании 14 метровой террасы обнажаются голубовато-зеленые глины верхней части кочковской свиты. Остатки мелких млекопитающих получены из гравийных прослоев в этих глинах: *Beremendia* sp., *Sorex* sp., *Crocidura* sp., *Hypolagus* sp., *Lepus* sp., *Lagomvinae* gen., *Ochotona* sp., O. cf. *pusilla*, *Citellus* sp., *Sicista* sp., *Allactaga* ex gr. *jaculus*, *Alactagalus* aut *Pygerethmus*, *Plioscirtopoda* sp., *Cricetus* sp., *Cricetulus* sp., *Clethrionomys* sp., *Mimomys pusillus* Nich., *M. intermedius*, *Villanyia prolaguroides*, *Eolagurus argyropuloi*, *Prolagurus pannonicus*, *Allophaiomys pliocaenicus*, *Microtus hintoni* Pall., *Ellobius tarchancutensis* Grom. et Ponf., E. sp., *Prosiphneus* sp. Из крупных млекопитающих в этом местонахождении В.С. Зажигиным был найден метаподий *Equus* sp.

Местонахождение **Маханово** расположено в 2 км от местонахождения Раздолье, также на правом берегу р. Алей. Видовой состав мелких млекопитающих, определенных В.С. Зажигиным, в целом повторяет комплекс из Раздолье, но в более обедненном варианте:

Leporinae gen.?, *Ochotona* cf. *pusilla*, *Citellus* sp., *Sicista* sp., *Allactaga* ex gr. *jaculus*, *Alactagalus* aut *Pygerethmus*, *Plioscirtopoda* sp., *Cricetus* sp., *Clethrionomys* sp., *Mimomys pusillus* Nich., *M. intermedius*, *Prolagurus arankae*, *P. pannonicus*, *Allophaiomys pliocaenicus*, *Microtus hintoni* Pall., *Prosiphneus* sp. (Зажигин, 1980). Крупные млекопитающие представлены единичными остатками – «...коренной зуб лесного слона (*Palaeoloxodon* sp.) и таранная кость овцебыка (*Ovibovini* gen.?)» (Зажигин, 1980; с. 58).

Местонахождения раннего неоплейстоцена

Местонахождения млекопитающих раннего неоплейстоцена приурочены к обнажениям надпойменных террас р. Иртыш. Таковым является местонахождение в отложениях III надпойменной террасы на правом берегу в 1,5 км ниже пос. **Пятирыжск** (Железинский район, Павлодарской области) (рисунок 6). На глубине около 10 м в толще руслового аллювия осенью 2002 года сотрудниками Музея природы и Археологического центра Павлодарского государственного педагогического института проведены раскопки фрагмента скелета степного



● Местонахождения скелетов *Mammuthus trogontherii* Pohlig

слона *Mammuthus trogontherii* Pohlig (рисунки 7, 8). Предположительно левое бедро осталось законсервированным в раскопе и его извлечение предполагалось провести в 2003 году. Но повторные раскопки были проведены только в сентябре 2005 года, и новых находок уже не было получено.

Рисунок 6 – Карта местонахождений скелетов *Mammuthus trogontherii* Pohlig на территории Западно-Сибирской равнины (Шпанский и др., 2015)

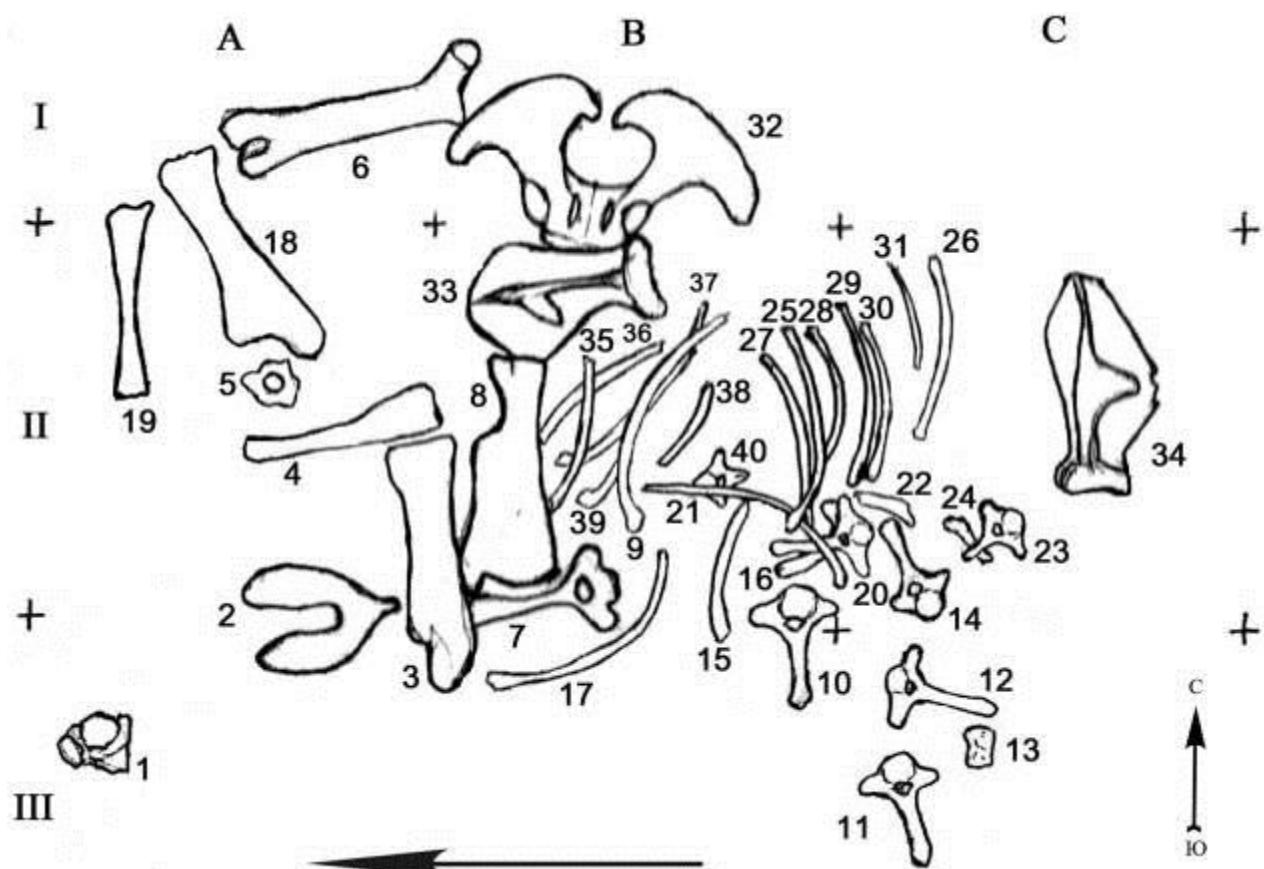


Рисунок 7 – Схема раскопок скелета *Mammutus trogontherii trogontherii*, проведенных в 2002 году. Стрелкой обозначено направление современного течения р. Иртыш (Шпанский и др., 2008а)



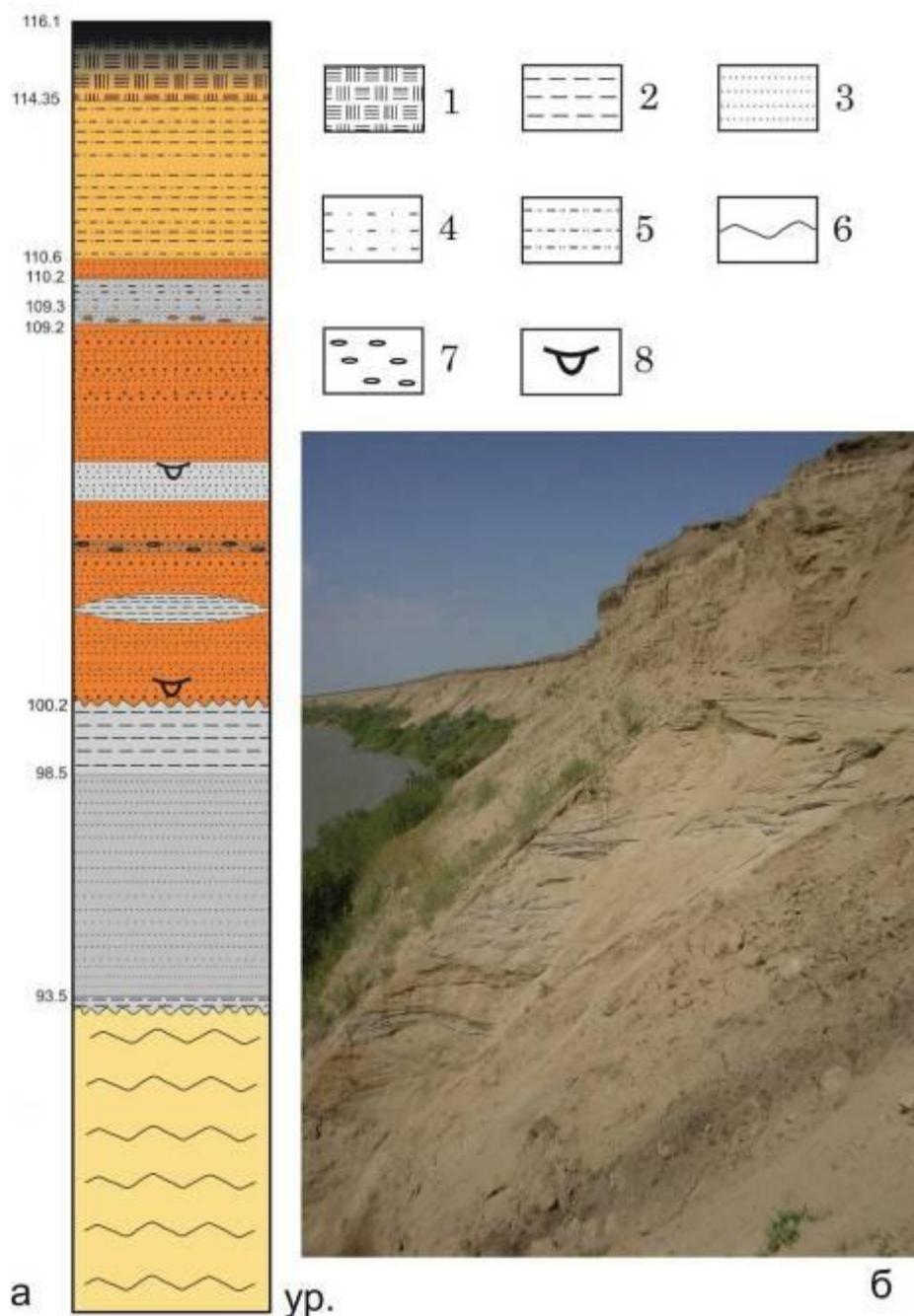
Рисунок 8 – Отдельные моменты раскопок скелета *Mammutus trogontherii trogontherii* у п. Пятирыжск в 2002 году: 1 – общий вид и положение раскопа в разрезе; 2-3 – залегание костей в слое песков; 4 – левая лопатка; 5 – таз; 6 – плечевая кость (фото В.Н. Алиясовой, ПГПИ)

Описание геологического разреза на правом берегу р. Иртыш у с. Пятирыжск, сделано автором в наиболее обнаженном месте (точка наблюдения расположена в 170 м ниже по течению от верхнего поворотного знака), сверху вниз (рисунки 5, 9):

	Характеристика отложений	Мощность, м	Глубина, м
1	Почва, верхняя часть светло-коричневая, нижняя – гуммусированная, темно-коричневая до черного цвета	1,75	
2	Лёссовидный суглинок светло-коричневого цвета не слоистый, в нижней части с тонкими горизонтальными прослойками мелкозернистого песка	3,75	5,5
3	Средне-крупнозернистые пески, вверху горизонтально-, внизу косослоистые с рыжим окрашиванием	0,4	5,9
4	Супесь пятнистая серовато-рыжая, с переходом зернистости от тонкозернистой до мелкозернистой в нижней части	0,9	6,8
5	Грубозернистый песок горизонтально слоистый серый с рыжими пятнами	0,1	6,9
6	Пески косослоистые мелко-среднезернистые, более крупные фракции в виде отдельных прослоев. Под этими песками (на глубине около 3,0 м от кровли) расположен слой серого мелкозернистого слюдистого горизонтально слоистого песка. В нем обнаружены кости скелета <i>Mammuthus trogontherii</i> Pohlig. Ниже опять расположены рыжие грубозернистые пески. На глубине 5,3 м от кровли расположен прослой ожелезненных грубозернистых с мелкой галькой темно-коричневых до черного песков горизонтально слоистых, мощностью около 10 см. Ниже, на глубине 6,0 м, имеется мощная (около 1,2 м) линза сизых вязких глин. На поверхности при выветривании глины растрескиваются и отслаиваются вертикальными брусками. В глубь слоя песков линза распространяется не значительно, контакт с вмещающими песками резкий вертикальный, на границе с ними у глин имеется тонкое (до 1,5 см) коричневое окрашивание. Нижняя часть песчаного слоя сложена грубозернистыми горизонтально слоистыми песками с рыжим «ржавым» окрашиванием	9,0	15,9
7	Глины сизые, вязкие, плотные, не слоистые. По ним проходит уровень грунтовых вод, вода стекает довольно обильными ручьями, образуя в местах выходов суффозионные цирки с отвесными стенками	1,7	17,6
8	Пески мелко-среднезернистые, серые, горизонтально слоистые, с размывом залегают на подстилающих глинах	5,0	22,6
9	Глины сизые, вязкие, не слоистые, уходят под урез воды	видимая 0,5	23,1

Ранее из этого обнажения К.Ж. Жылкибаевым (1975) были описаны два зуба *Archidiskodon meridionalis gromovi* и один зуб *Mammuthus trogontherii chosaricus*, найденные в 1952 г. Т.Н. Нурумовым. В.С. Бажановым и Н.Н. Костенко (1962) отмечен M_2 *Archidiskodon meridionalis*. Однако эти находки не имеют точной геологической привязки и поэтому их стратиграфическое использование затруднено. Можно предположить, что зубы слона Громова происходят из горизонтальнослоистых песков слоя 8. Не исключено их переотложение или место их взятия было ниже по течению, около п. Моисеевка, где обнажаются пески иртышской свиты (Моисеевка 1).

В начале 1980-х г. в этом обнажении был найден череп *Phanagoroloxodon irtyshensis* Shpansky, залегавший в основании мощной песчаной толщи слоя 6 на границе со слоем 7, сформированной в раннем неоплейстоцене (Shpansky, 2005). Кроме многочисленных остатков слонов из обнажения у п. Пятирыжск известны остатки *Cervus elaphus* (Кожамкулова, 1969).



Рисунки 9 – Схема геологического разреза четвертичных отложений у пос. Пятирыжск Павлодарской области (Республика Казахстан): а – схема разреза; б – фото обнажения; 1 – почва; 2 – суглинок; 3 – пески; 4 – супеси; 5 – глины; 6 – отложения плиоцена; 7 – галечник; 8 – положение остатков крупных млекопитающих; ур. – уровень реки (Шпанский и др., 2008а; Ильина, Шпанский, 2014)

Между поселками **Моисеевка** и **Железинка** (около 165-180 км северо-западнее г. Павлодара) на правом берегу р. Иртыш расположено большое по протяженности обнажение четвертичных отложений. В отложениях «диагональных песков» раннего неоплейстоцена, залегающих с размывом на иртышской свите разными авторами найдены многочисленные остатки крупных млекопитающих. Точки с наиболее массовыми сборами обозначены Моисеевка 2 (выше по течению и ближе к п. Моисеевка) и Железинка 1 (ниже по течению и

ближе к п. Железинка) (рисунок 5, точки 4). В Моисеевке 2 найдены m1 или m2 ИЗ НАН 46 *Elasmotherium sibiricum* плохой сохранности, астрагал *C. elaphus* (Кожамкулова, 1969). Там же, были обнаружены костные остатки *Bison schoetensacki* (Зинова, 1973). Г.Ф. Барышников (Барышников, Верещагин, 1996) описывает череп *Crocuta crocuta praspeleae* из Железинки 1, сопоставляя его с европейскими находками кромерского возраста (вторая половина раннего неоплейстоцена). К.Ж. Жылкибаев (1975) отмечает находки зубов *Archidiskodon aktjubensis*. Параметры зубов этого слона хорошо сопоставимы с номинативным подвидом трогонтериевого слона – *Mammuthus trogontherii trogontherii*, в том числе с морфологией зубов скелетов из Пятирыжска, Усть-Тарки и др. (Шпанский и др., 2008, 2015).

На правом берегу р. Иртыш у с. **Жанабет** (Павлодарская обл.) обнажаются плиоцен-четвертичные отложения. Б.С. Кожамкулова (1981) приводит следующее строение разреза (сверху вниз):

	Литологическая характеристика	Мощность, Глубина,	
		м	м
1	Современная почва	1,5	1,5
2	Суглинки неслоистые, палево-бурые, пористые, с линзочками крупнозернистого песка	2,8	4,3
3	Песок горизонтально-слоистый, зеленовато-серый, тонкозернистый	1,0-2,0	5,3-6,3
4	Переслаивание косослоистых песков, горизонтально-слоистых, палевых супесей и неслоистых буроватых суглинков с остатками растений	6	~11,3
5	Пески косо- и диагонально-слоистые, ожелезненные, крупнозернистые с включениями гравия и гальки; включают остатки крупных млекопитающих	2,0-3,0	~13,3
6	Суглинки сизовато-зеленые	Видимая 10	~23,5

Из аллювиальных отложений слоя 5 получены остатки крупных млекопитающих, принадлежащие следующим видам: *Mammuthus trogontherii trogontherii*, *Soergelia* sp., *Bison* sp., *Cervus elaphus*, *Ursus* sp., *Equus mosbachensis*. Видовой состав остатков указывает на принадлежность животных вяткинскому фаунистическому комплексу раннего неоплейстоцена.

На р. Омь (правый приток р. Иртыш) у п. **Усть-Тарка** в 1989 году найден скелет *Mammuthus trogontherii trogontherii* (рисунок 10) (Шпанский и др., 2015). Скелет залегал непосредственно в русле реки. Приблизительные координаты находки 55°32' с.ш., 75°41,5' в.д. (рисунок 6). Прямых данных об условиях залегания скелета на момент раскопок нет, так как он был извлечен не специалистами. Об условиях захоронения можно судить по сохранности костей. Кости тяжелые, значительно минерализованы. Их поверхность прокрашена гидроокислами марганца на глубину до 1-2 мм. Изначально поверхность некоторых костей была покрыта сцементированным песчаным чехлом, постепенно отслоившимся при высыхании. Можно предположить, что труп слона, сравнительно быстро захоронился под слоем мелкозернистых песков в краевой части русла реки. Сохранившийся череп с бивнями и нижней челюстью, указывает на отсутствие значительного переноса трупа. Предполагаемое место находки было изучено автором в 2002 году. Разрез, где была сделана находка, не был изучен,

т.к. был полностью скрыт осыпью и задернован. Ближайшим обнажением к местонахождению является разрез на правом берегу р. Омь, в 2,5 км (по прямой) ниже по течению от п. Усть-Тарка. Его удаленность от места находки скелета составляет нескольких сот метров. В разрезе сверху вниз представлены следующие отложения:

	Литологический состав отложений	Мощность, м
1	Почва	0,3
2	Пески желтовато-коричневые, мелкозернистые, горизонтально тонкослоистые, плотные. В верхней части пески переходят в алевролиты с редкой вертикальной трещиноватостью. В нижней части пески становятся среднезернистыми, попадаются раковины пресноводных моллюсков <i>Amesoda asiatica</i> (Marthens 1874) и карбонатные стяжения	7,0
3	Глины коричневые с голубыми пятнами, тонко переслаивающиеся, содержат большое количество карбонатных конкреций	Видимая 6,0



Рисунок 10 – Скелет *Mammuthus trogontherii trogontherii* Pohlig ИАЭ № 18 из Усть-Тарки, смонтированный в Институте археологии и этнографии СО РАН (г. Новосибирск) (Шпанский и др., 2015)

Нижняя часть обнажения закрыта оползнем и задернована, общая высота обнажения около 20 метров. Подобное строение четвертичных отложений в высоких террасах прослеживается на всем протяжении нижнего течения р. Омь. Можно предположить, что скелет

слона был извлечен из основания террасы, где глины слоя 3 могут подстилаться песками нижнего – начала среднего неоплейстоцена.

Обнажение у п. **Скородум** на р. Иртыш (Усть-Ишимский район, Омская обл.) имеет высоту около 50 м. Местонахождение остатков млекопитающих приурочено к средней части разреза к отложениям горизонтально- и косослоистых песков. Пески с размывом залегают на палеогеновых глинах (Мотузко, 1970б). Мощность песчаной толщи 11 м. Из этих отложений определены мелкие и крупные млекопитающие: *Ochotona* sp., *Lepus* sp., *Sorex* sp., *Mimomys* ex gr. *intermedius* New., *Allophajomys pliocaenicus* Kormos, *Lemmus obensis* Brandt, *Dicrostonyx* sp., *Mammuthus* cf. *trogontherii trogontherii* Dubrovo, *Cervalces latifrons* Jons, *Elasmotherium* sp. (Мотузко, 1970б, 1975). По морфологическим признакам зубов последней смены типичного степного слона (Таблица 7), фрагменту рога широколобого лося и высокой численности остатков *Allophajomys pliocaenicus* возраст песков, вмещающих костные остатки, А.Н. Мотузко (1970б) оценивает как ранний плейстоцен.

Местонахождения **Надцы**, **Романово**, **Казаковка**, **Крапива**, известны из серии разрезов аллювиальных отложений на р. Иртыш между городами Тобольск и Усть-Ишим. Они содержат микротериофауну, близкую по видовому составу к фауне из «диагональных песков» у п. Скородум (Круковер, Кривоногов, 1995).

Между поселками **Абалак** и **Чёрная** в нижнем течении р. Иртыш (рисунок 1) обнажается 55 метровая цокольная терраса. Из косослоистых песков на глубине 35-45 м от верхней бровки, залегающих с размывом на палеогеновых отложениях, были получены многочисленные остатки мелких и крупных млекопитающих. В состав фауны входят: *Ochotona* sp., *Mimomys* cf. *intermedius* New., *M. ex gr. intermedius* New., *M. (Clethrionomys)* sp., *Allophajomys pliocaenicus* Kormos, *Clethrionomys rutilus* Pall., *Lagurodon pannonicus-posterior*, *Lemmus obensis* Brandt, *Trogontherium cuvieri* Fisch., *Equus ex gr. sanmeniensis* Teilh. et Piv., *Bison* sp., *Cervalces* cf. *latifrons* Jons., *Camelidae* (*Paracamelus?*) gen. (Мотузко, 1975). В.А. Мартыновым (1957) у с. Абалак отмечается находка *Mammuthus trogontherii trogontherii*.

Вышеупомянутые местонахождения (Скородум и Абалак-Чёрная) приурочены к серии обнажений единого разреза и, по мнению А.Н. Мотузко (1975), приурочены к нижней части тобольской свиты, а по видовому составу и уровню эволюционного развития фауны соотносятся с концом раннего неоплейстоцена. В представленных фаунах присутствует несколько древних (позднеэоплейстоценовых) форм – высокая доля корнезубых полевок рода *Mimomys*, древние полевки рода *Allophajomys pliocaenicus*, древние пеструшки рода *Lagurodon*, бобр-трогонтерий, саньменская лошадь и верблюд. По мнению Э.А. Вангенгейм и В.С. Зажигина (1975), эти древние формы являются переотложенными из отложений палеоплейстоцена и эоплейстоцена.

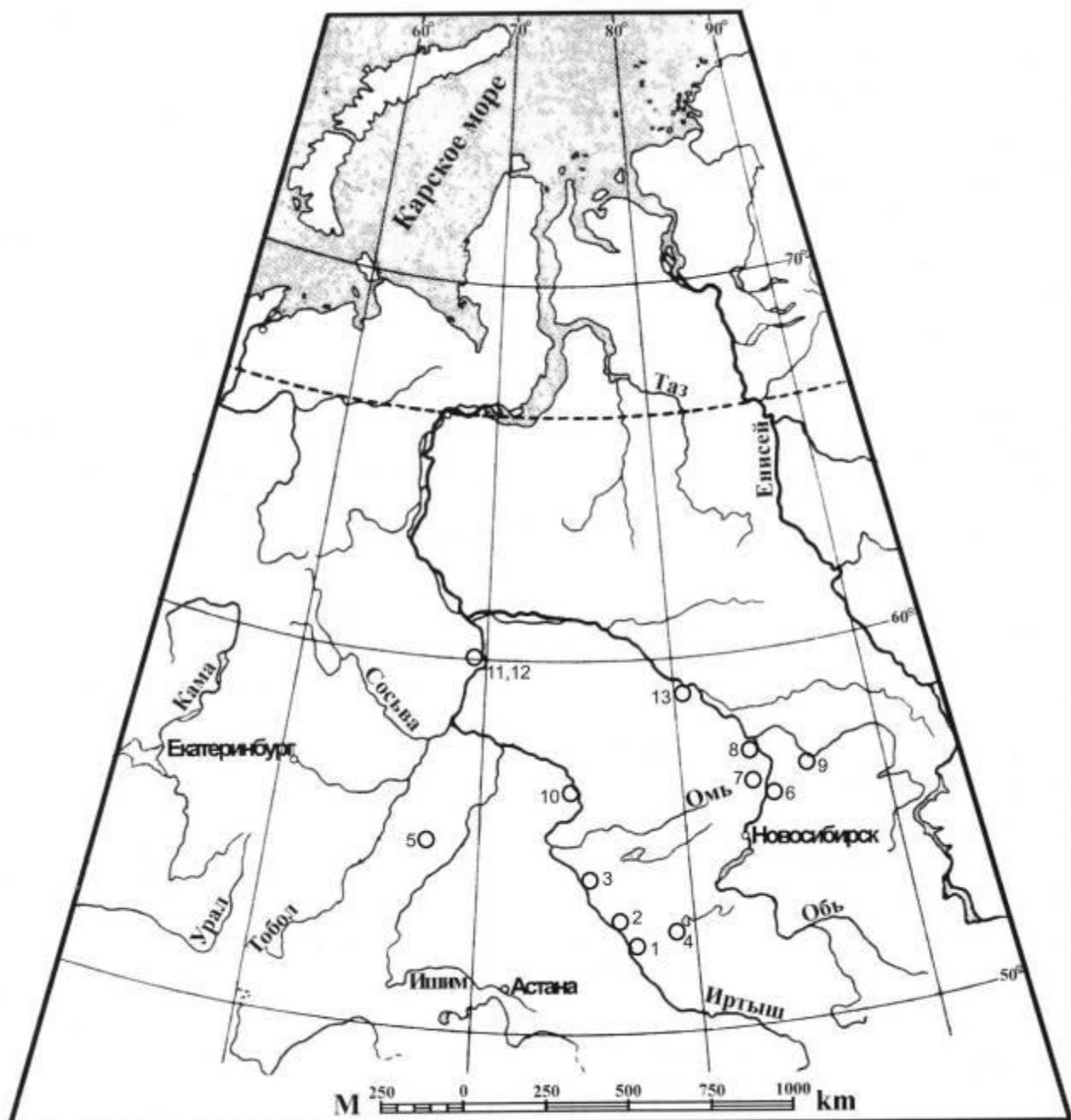
В 1996 г. П.А. Тлеубердиной у с. **Дальнее** ($52^{\circ}14'28''$ с.ш., $66^{\circ}22'16''$ в.д.) найдена нижняя челюсть носорога в отложениях неясно-горизонтально-слоистых алевритов верхней подсвиты жуншиликской свиты. Позднее автором она определена как принадлежащая *Stephanorhinus kirchbergensis*. Геологический возраст верхней подсвиты жуншиликской свиты сопоставляется со второй половиной нижнего неоплейстоцена (MIS 15-16). Местонахождение находится в 3-х км на юго-запад от с. Знаменка Есильского района (Акмолинская область, Казахстан), в 1,5 км на запад от моста дороги Аркалык – Знаменка через речку Жаныспай (левый приток р. Ишим). В отложениях жуншиликской свиты, на правом берегу **р. Убаган**, правый приток р. Тобол (Кустанайская обл.; 54° с.ш., $64^{\circ}45'$ в.д.) в нижнем течении в 1960-е годы А.Г. Илларионовым были найдены кости носорога Мерка – «*Rhinoceros aff. mercki Jager*» (Илларионов, 2013). Эти находки носорога Мерка являются самыми ранними в пределах Западно-Сибирской равнины. Ранее из этих отложений был получен зуб *Mammuthus trogontherii trogontherii* (Кожамкулова, Коченов, 1989).

Местонахождение у с. **Жана-Аул** (Павлодарская обл.) находится на левом берегу р. Иртыш. Из песчаной толщи, обнажающейся в основании разреза получены остатки *Paracamelus gigas*, *Cervalces latifrons*, *Palaeoloxodon antiquus* (Кожамкулова, 1969). Возраст этих остатков, по присутствию *P. gigas*, оценивается как ранний неоплейстоцен. В верхней части разреза найдены фрагменты черепа, нижних челюстей и кости посткраниального скелета *Megaloceros giganteus* Blum., *Gazella subgutturosa* (Güldenstaedt), *Bison priscus* Boj., *Bos primigenius* Boj., *Cervus elaphus*, *Equus ex gr. gallicus* Prat., *Coelodonta antiquitatis* (Кожамкулова, 1981). Это сообщество имеет возраст не древнее среднего неоплейстоцена.

Местонахождения среднего неоплейстоцена

Отложения среднего неоплейстоцена, содержащие остатки крупных млекопитающих, обнажаются вдоль правого берега р. Иртыш в Павлодарской и Омской областях и Ханты-Мансийского автономного округа (рисунок 11). В Томской области серия местонахождений среднего неоплейстоцена известна по левому берегу р. Обь, отдельные местонахождения известны в бассейне рек Ишима, Тобола.

У п. **Железинка** в верхней части толщи «диагональных песков» (рисунок 5, точка 5) (местонахождение **Железинка 2**) найдена нижняя челюсть гиены, которая хранится в ПОИКМ. Челюсть имеет высокую минерализацию, но ее морфология и размеры, по мнению автора, сходны с *C. crocuta spelaea*, распространенной в среднем-позднем неоплейстоцене. Е.И. Беляева (1935) также отмечает около п. Железинка находки *Crocuta crocuta spelaea* Goldf., *Ursus savini rossicus* Borissiak.



○ местонахождения среднего неоплейстоцена;

Рисунок 11 – Местонахождения крупных млекопитающих среднего неоплейстоцена: 1 – Ямышево; 2 – Григорьевка; 3 – Урлютюб; 4 – Маралды; 5 – Кирилловка; 6 – Уртам; 7 – Анастасьевка; 8 – Кривошеино; 9 – Асино; 10 – Карташёво; 11 – Горная Суббота; 12 – Чембакчино; 13 – Киндал

Местонахождение «Григорьевка» находится на правом берегу р. Иртыш, выше п. Григорьевка, около 40 км севернее г. Павлодара (рисунок 11). Здесь на протяжении 2 км берег регулярно подмывается и обновляется. В основании обнажаются костеносные пески. Координаты точки, наиболее насыщенной костными остатками $52^{\circ}36'38''$ с.ш. $76^{\circ}44'47''$ в.д. (Шпанский и др., 2007). Первые сборы в этом местонахождении проводились П.Ф. Савиновым в 1963 году, полученные им материалы хранятся в ИЗ НАН Казахстана (г. Алматы).

Разрез сложен аллювиальными неоплейстоценовыми отложениями (рисунки 12, 13).

Сверху вниз обнажаются:

	Литологическая характеристика	Мощность, м	Глубина, м
1	Почва черная сверху с постепенным осветлением и побурением к низу, со значительным количеством вкрапленного среднезернистого песка	0,75	0,75
2	Светло-коричневые пески мелко-среднезернистые горизонтально слоистые, сильно уплотненные с небольшими тонкими прослойками карбонатизированных суглинков в верхней части	2,7	3,45
3	Коричневые плотные тонко горизонтально или волнисто слоистые суглинки. На обнаженной поверхности хорошо заметен белый налет, предположительно солевой. В средней части встречаются длинные линзы крупнозернистого песка до 15 см толщиной	2,1	5,55
4	Пески разнозернистые горизонтально и косослоистые желто-рыжие, местами бурые от окислов железа, иногда хорошо промытые и сортированные голубоватого оттенка. Содержат остатки крупных млекопитающих мамонтового фаунистического комплекса. В нижней части часто переходят в мелкий хорошо окатанный галечник. С размывом залегают на подстилающих глинах	1,75	7,3
5	Вязкие сизые местами очень плотные глины. В нижней по течению части обнажения в кровле слоя имеются карманообразные размывы заполненные мелким галечником и крупнозернистым песком, поверхности «карманов» уплотнены и ожелезнены, имеют бурую окраску, как и наполняющий их галечник. Местами окраска темнеет до черной и галечник цементируется	Видимая 1.0	8,3

В пределах обнажения песчаный слой 4 часто погружается ниже уреза воды и граница с подстилающими глинами обнажается во время межени (август-сентябрь). Поэтому сборы костей из нижней части песков часто производятся из-под уреза воды, с глубины до 1 м. Кости в большинстве своем имеют хорошую сохранность, следы окатанности отсутствуют, сломы костей, как правило, свежие, эти наблюдения дают возможность предположить коренное захоронение костей ниже уровня воды. Трудность извлечения костного материала из-под воды приводит к значительной выборочности в сборах материала, к искажению и неполноте характеристики видового состава местонахождения. Редко встречаются мелкие кости скелета, отдельные зубы и в целом кости мелких животных. Тем не менее, общее количество остатков весьма велико и разнообразно, имеется значительное количество краиального и челюстного материала. На местонахождении кости собираются сотрудниками из нескольких организаций (МП ПГПИ, ПОИКМ, Павлодарский дом географии, ИЗ, ПМ ТГУ), что затрудняет анализ материала (Таблица 1). Некоторые кости после весеннего размыва песков (слой 4), представлены сильно трещиноватыми и рассыпающимися обломками (рисунок 14). Окраска костей варьирует, часть костей окрашены в различные оттенки красного цвета, часть костей имеет светло-серый цвет. В 2008 году в слое 4 найден скелет *Bison priscus* Boj., залегавший в анатомическом порядке. От скелета сохранилось часть черепа, обе ветви нижней челюсти, 14 позвонков, крестец, часть таза и все трубчатые кости, не сохранились кости запястья и заплюсны и фаланги пальцев (Shpansky et al., 2016). В 2012 году была предпринята попытка определить геологический возраст скелета *Bison priscus* методом AMS в лаборатории Queen's

University Belfast (UK). По данным С. Святко, выполнившей анализ, в костях скелета не обнаружено коллагена (Таблица 4). Попытка датировать фрагмент черепа гигантского оленя из этого же слоя также показала отсутствие коллагена (Shpansky et al., 2016). Эти данные подтверждают значительную древность остатков.

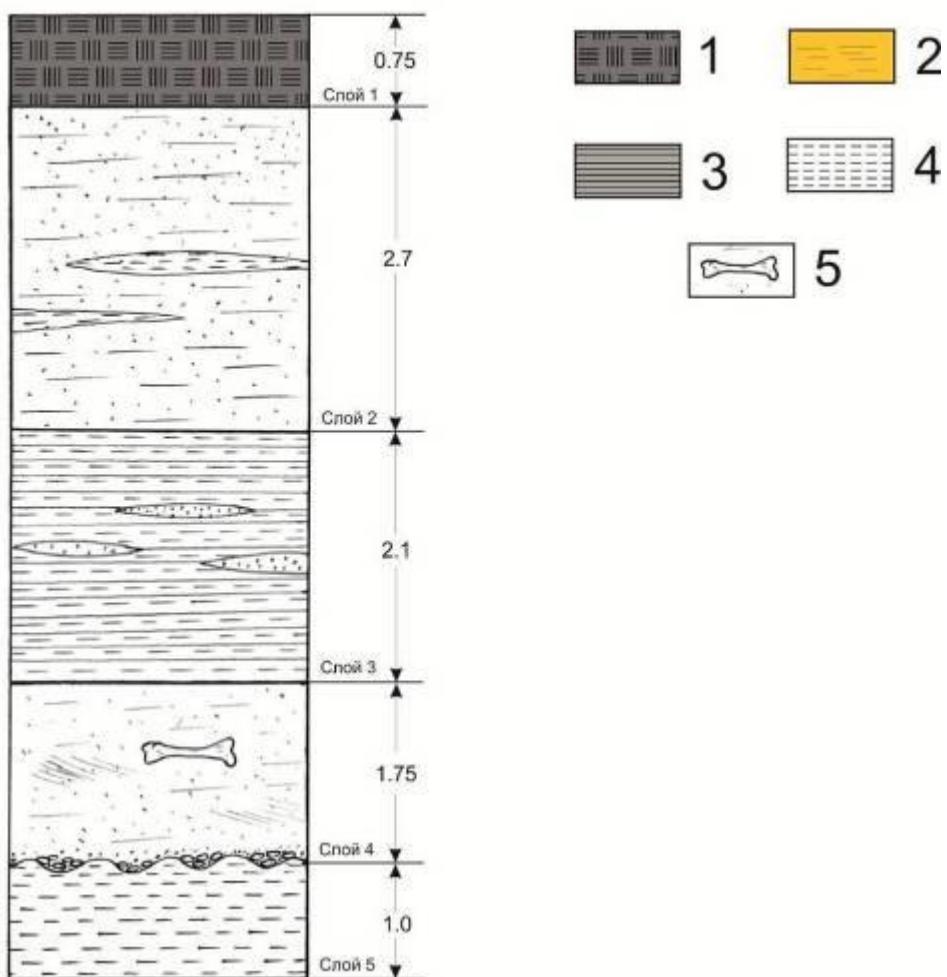


Рисунок 12 – Схема геологического строения четвертичных отложений у п. Григорьевка (Павлодарская область, Республика Казахстан): 1 – почва; 2 – пески второго и четвертого слоев; 3 – горизонтально-слоистые суглинки; 4 – вязкие сизые глины; 5 – залегание остатков млекопитающих (Шпанский и др., 2007)

В 2017 году автором из костеносного слоя местонахождения Григорьевка получен дистальный отдел правой задней ноги манула *Felis* (=*Otocolobus*) *manul* Pallas (рисунок 15). Сохранилось 9 костей: дистальная часть большой берцовой кости, астрагал, фаланги пальцев. Для территории Западно-Сибирской равнины это первая находка мелкой кошки и тем более в столь древних отложениях. В 2018 году автором найден фрагмент левой ветви нижней челюсти волка *Canis* aff. *lupus* L. с сильно стертыми р3-м2. Проведенные автором сравнительно-морфологические исследования черепов *Megaloceros giganteus*, *Bison priscus* (Шпанский и др., 2011; Shpansky et al., 2016b), зубов слонов и общий видовой состав фауны местонахождения

позволяет сопоставлять его с сингильской фауной Восточной Европы, установленной для начала среднего неоплейстоцена (Шпанский, 2009).



Рисунок 13 – Обнажение четвертичных отложений у п. Григорьевка, в нижней части хорошо видны диагональнослоистые крупнозернистые пески

Таблица 1 – Видовой состав млекопитающих в местонахождении у п. Григорьевка

Места хранения коллекций	МП ПГГИ	ПОИКМ	ПДГ	ПМ ТГУ	ИЗ	Общее
Виды	Количество остатков					%
<i>Canis aff. lupus L.</i>	1	1		1		3 0.6
<i>Felis manul Pallas</i>				1(9*)		1(9*) 0.2
<i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i> (Dubrovo)	31	5	19	4	1	60 12.0
<i>Elasmotherium sibiricum</i> Fischer	8					8 1.6
<i>Coelodonta antiquitatis</i> (Blumenbach)	8	3			1	12 2.4
<i>Equus ex gr. mosbachensis-germanicus</i>	3	6	7	1		17 3.4
<i>Equus</i> sp.	7				1	8 1.6
<i>Bison priscus</i> Bojanus	130+42**	52	40	3	9	234+42** 46.6
<i>Bos primigenius</i> Bojanus	1					1 0.2
<i>Saiga tatarica</i> L.	3	1				4 0.8
<i>Megaloceros giganteus ruffi</i> Nehr.	16	7	18	3		44 8.8
<i>Cervus elaphus</i> L.	26+18	3	6	1		54 10.8
<i>Camelus knoblochi</i> Nehr.	2					2 0.4
Неопределено	23	23	6	2		54 10.8
Всего:	277+42**	101	96	16(+8)	12	502(+50)

*единичная находка фрагмента ноги одной особи, в скобках указано сохранившееся количество костей.

**отдельно выделено количество костей скелета бизона, найденного в 2008 году (Shpansky et al., 2016b).



Рисунок 14 – Размыв костеносного слоя местонахождения Григорьевка на уровне меженного положения р. Иртыш (фрагменты костей *Mammuthus trogontherii chosaricus*)



Рисунок 15 – Местонахождение Григорьевка, вскрытый фрагмент ноги *Felis manul*

Местонахождение **Ямышево** расположено на правом берегу р. Иртыш южнее г. Павлодара (Павлодарская обл.). Е.И. Беляевой (1935) и Б.С. Кожамкуловой (1969) из аллювиальной толщи получены остатки *Saiga tatarica* L., *Bison priscus* Boj., *Equus caballus fossilis* (=ex gr. *mosbachensis-germanicus*), *Coelodonta antiquitatis*. В 1964 году в светло-серых песках обнаружен фрагмент скелета *B. priscus* (передан в ИЗ Казахстана), включающий: «роговой стержень, зубы верхней и нижней челюстей, обломанные лучевые кости, центральные кости передней конечности, метакарпальные кости, фаланги I, II, III, метатарзальные кости, пяткочные, центрально-кубовидные и таранные кости» (Кожамкулова, 1969; с. 110). Кости отнесены к короткорогой форме бизона, которого Б.С. Кожамкулова идентифицирует как *Bison bonasus* L. Автором в 2015 г. в слое серых диагонально-слоистых песков найдена дистальная часть метакапальной кости *Bison* sp., имеющая сохранность близкую к костям из Григорьевки.

В разрезе у с. **Урлютюб** на р. Иртыш (Павлодарская обл.) Р.К. Камбариддиновым (1969; с. 19) выделяются две толщи аллювиальных осадков, соответствующие «позднему эоплейстоцену и раннему плейстоцену». По современному стратиграфическому положению эти толщи соответствуют раннему и среднему неоплейстоцену и представлены карааульской (ранний неоплейстоцен), лебяжинской и жанааульской свитами (средний неоплейстоцен). Последние две свиты не всегда различимы морфологически и имеют одинаковую биостратиграфическую характеристику прииртышским фаунистическим комплексом, поэтому их целесообразнее объединять в составе тобольского регионального горизонта. В отложениях среднего неоплейстоцена, представленных диагонально слоистыми песками, найдены: очень крупная и сильно минерализованная плечевая кость *Ursus arctos* (Moskvitina et al., 2017), *Ursus savini rossicus* Borissiak (Кожамкулова, 1969), рога и отдельные кости *Megaloceros giganteus ruffi*, *Cervus elaphus* (Беляева, 1935). В ПОИКМ хранятся: нижняя челюсть с m3 средней степени стертости *Mammuthus trogontherii chosaricus* (толщина эмали 2,3 мм, частота пластин на 10 см составляет 7,5 шт), череп *Coelodonta antiquitatis* (без зубов), кости посткраниума *Bison priscus*, *Equus* sp.

Отложения среднего неоплейстоцена обнажаются по правому борту в среднем течении р. Бурлук (приток Ишима). В 4 км от с. **Кирилловка** Северо-Казахстанской обл. в основании террасы в 2016 году был обнаружен фрагмент скелета *Elasmotherium sibiricum* (рисунок 16). От скелета сохранилось 23 кости, включая один нижний зуб, несколько позвонков, длинных костей конечностей и фрагмент таза. Совместно с эласмотерием найдены фаланги *Equus* sp. и верхний зуб *Stephanorhinus kirchbergensis* (Шпанский и др., 2017). В 1959 году на р. Бурлук отмечена находка пястной кости *Bos primigenius* (Кожамкулова, 1969).



Рисунок 16 – Местонахождение фрагмента скелета *Elasmotherium sibiricum*: А – обнажение на р. Бурлук у п. Кирилловка (Северо-Казахстанская обл.) (фото автора); Б – кости эласмотерия после извлечения (фото В. Мишонина)

Серия разрезов высоких террас обнажается на левом берегу р. Обь в Кожевниковском районе Томской области – Вороново, Уртам, Красный Яр. В последнем обнажении вскрываются отложения верхнего неоплейстоцена с многочисленными остатками представителей мамонтового фаунистического комплекса. Севернее находится обнажение Кривошеинно (рисунок 11).

В обнажении **Вороново II** (ниже с. Вороново, в 1,3 км расположено Вороново I, близ устья протоки Симан) остатки млекопитающих происходят из двух разновозрастных костеносных уровней. В интервале 27-34 м от верхней бровки обнажаются горизонтально-косослоистые пески, переслаивающиеся с иловатыми глинами и супеями, которые перекрывают толщу диагонально-слоистых песков. Из этого слоя А.Н. Мотузко (1975) получены многочисленные остатки мелких млекопитающих: *Ochotona* sp., *Lemmus* cf. *obensis* Brants, *Dicrostonyx torquatus* Pall., *Microtus* sp., *Microtus* cf. *oeconomus* Pall., *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* (Pall.), *Lagurus lagurus* Pall., *Citellus* sp., *Ellobius* sp. Автором совместно с С.В. Лещинским в 1997 году в слое гумусированных суглинков, венчающих зеленовато-серые, лёссовидные суглиники, найдены остатки *Bison priscus*, *Mammuthus primigenius*, *Equus* cf. *gallicus* (Шпанский, 2003). Из обнажения Вороново I А.Н. Мотузко (1975) получены только остатки мелких млекопитающих.

Обнажение **Уртам** находится на левом берегу р. Обь ниже одноименного поселка в Кривошеинском районе Томской области. Общая мощность вскрываемых отложений составляет 40 м. По разрезу из отложений «диагональных» песков слоев 7, 8 и 9 А.Н. Мотузко (1970а) получены остатки крупных и мелких млекопитающих. Из косослоистых песков и галечников слоя 9 определены крупные млекопитающие: *Mammuthus trogontherii chosaricus* Dubrovo, *Equus* ex gr. *sanmeniensis-mosbachensis* (вероятно, переотложена), *Coelodonta* cf. *antiquitatis* (Blum.), крупный *Bison priscus* subsp., *Cervalces latifrons* (Johns.), *Cervus elaphus* L.; мелкие млекопитающие получены им из слоев 7 и 8: *Mimomys intermedius* Newton, *M. ex gr. intermedius* Newton, *Clethrionomys* sp., *Allophajomys* sp., *Microtus oeconomus* Pall., *Microtus* (*Arvicola*) sp., *Microtus* (*Stenocranius*) *gregalis* (Pall.), *Lemmus* sp., *Eolagurus* sp., *Lagurus* sp., *Myospalax* sp., *Cricetus* sp., *Citellus* sp., *Ochotona* sp., *Lepus* sp. (Мотузко, 1975). Эти отложения (слои 7-9) А.Н. Мотузко отнесены к тобольскому горизонту. В слое 6 В.В. Фениковой (1977) найден зуб *Mammuthus primigenius* (Blum.) (определение И.А. Дуброво). В 1997 году автором получены остатки *Cervus elaphus*, *Bison priscus*, *Equus* sp., *Mammuthus primigenius*.

Обнажение **Кривошеино** расположено на левом берегу р. Обь, выше одноименного п. Кривошеино, между устьями рек Шегарка и Чулым ($57^{\circ}18'51''$ с.ш., $83^{\circ}56'42''$ в.д.), имеет протяженность около 2,5 км и является опорным (рисунок 17). Его исследования проводились многими геологами (Архипов, 1971, Гричук и др., 1971; Махензон, Мизеров, 1966; Фениксова, 1968 и др.). Палеонтологические остатки из обнажения собирались и изучались А.Н. Мотузко (1971, 1975) и А.В. Шпанским (2003, 2005). Позднее было проведено датирование уран-ториевым методом торфяника (Максимов и др., 2010а, б; Maksimov et al., 2015).

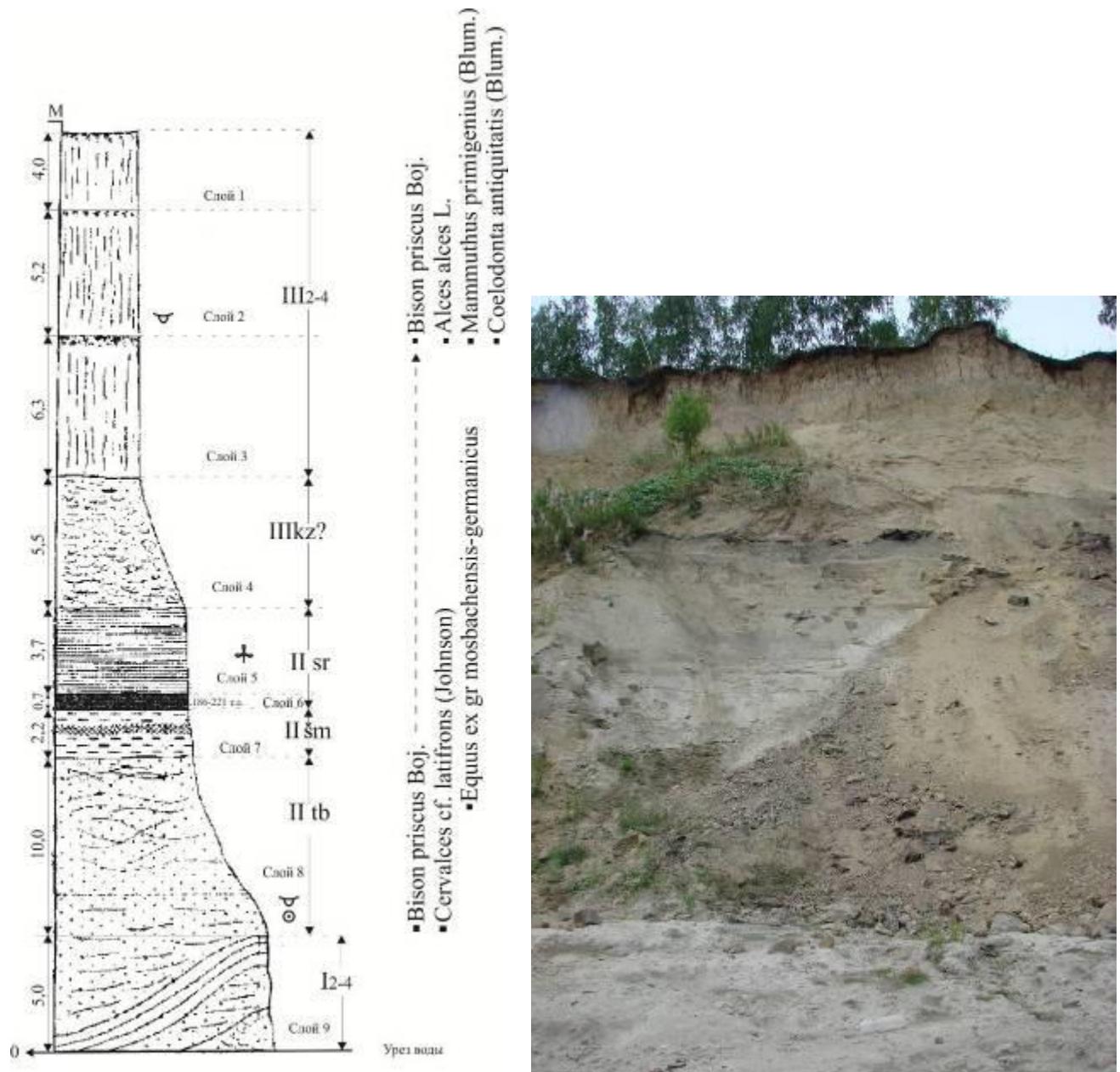


Рисунок 17 – Схема разреза четвертичных отложений у п. Кривошеино (по Махензону, Мизерову, 1966, с добавлениями автора) с видовым составом найденных остатков крупных млекопитающих (по данным автора). Справа вид самой обнаженной части разреза, отчетливо виден горизонт торфа (слой 6)

Обнажение вскрывает разрез водораздельной аккумулятивной равнины высотой 40-45 м. Разрез четвертичных отложений в самой высокой части выглядит следующим образом (сверху вниз):

		Мощность, Глубина,
		м м
III ₂₋₄	1. Суглинок буровато-желтый, лессовидный, макропористый, со столбчатой отдельностью, в верхней части гумусированный (почва)	4,0 4,0
	2. Супесь желто-серая, пористая, пылеватая, со столбчатой отдельностью, в нижней части суглинистая. В кровле слоя погребенная почва с линзами торфа. В средней части слоя местами видны мерзлотные деформации суглинков. Обнаружены остатки <i>Mammuthus primigenius</i>	5,2 9,2
	3. Суглинок желтовато-бурый, лессовидный с венчающей их погребенной почвой	6,3 15,5

Шкz?	4. Пески желтые и серые, тонко- и разнозернистые, диагональнослоистые, с тонкими прослойками коричневатой супеси и суглинка	5,5	21,0
Лиšr	5. Глина синевато-серая, легкая, слоистая, внизу коричневато-серая, иловатая, с растительными остатками	3,7	24,7
	6. Торф темно-коричневый, листоватый, плотный, горизонтальнослоистый, мощностью 0,7 м.	0,7	25,4
Лism	7. Суглинки голубовато-серые, неслоистые тонко переслаиваются со светло-серыми песками и супесью	2,2	27,6
Лitb	8. Пески в верхней части светло-серые, тонкозернистые, горизонтально- и волнистослоистые, местами ожелезнены. В нижней части пески светло-оранжевые, косослоистые, разно- и крупнозернистые, с линзами растительного дегрита и остатками <i>Cervalces cf. latifrons</i> , <i>Bison priscus</i> , <i>Equus</i> sp.	10,0	37,6
I?	9. Пески серовато-желтые и серые, слоистые, в нижней части косослоистые, крупно- и разнозернистые. В верхней части располагается суглинок голубовато-серый (сизый), крупнослоистый, плотный	5,0	42,6

Формирование нижней песчаной толщи (слой 9) отнесено к раннему неоплейстоцену (Махензон, Мизеров, 1966). Вышележащие диагональные пески (слой 8) отнесены к тобольскому горизонту (рисунок 18). В песках автором найдены разнообразные остатки крупных млекопитающих. Из мелкозернистых желтовато-серых песков с диагональной слоистостью (нижняя часть слоя 8) происходит фрагмент черепа *Cervalces cf. latifrons* (Johnson) (ПМ ТГУ № 6/7), что подтверждает тобольский возраст отложений (Шпанский, 2005а). В 1999 г. из этих песков получен сильно минерализованный фрагмент таза с вертлужной впадиной (ПМ ТГУ № 6/16) крупного *Bison priscus* Воj. Из верхней части песков происходят и два фрагмента черепа очень крупной лошади *Equus* sp. (ПМ ТГУ № 6/12 и 6/13), предполагаемая полная длина черепа составляла около 600 мм. Из этих же отложений происходит крупная левая ветвь нижней челюсти (ПМ ТГУ № 6/1) бизона, найденная в осипи в 1992 году. В 2006 году автором проведена промывка песков слоя 8 и были получены зубы мелких млекопитающих – окатанный обломок моляра *Cletrionomys* sp., щечный зуб *Ohotona* sp., M_1 , M^3 Lemmini gen. indet. Ранее, из этого же уровня, А.Н. Мотузко (1971, 1975) собраны остатки грызунов: *Microtus* sp., *M. oeconomus* Pall., *M. arvalis* Pall., *M. (Stenocranius) gregalis* (Pall.), *Clethrionomys* sp., *C. rutilus-glareolus*, *Arvicola* sp., *A. terrestris* Pall., *Lemmus* sp., *Eolagurus luteus* (Eversm.), *Myospalax* sp., *Ochotona* sp., *Sorex* sp., а также остатки крупных млекопитающих – *Mammuthus trogontherii chosaricus*, *Equus caballus* L., *Megaloceros* sp., *Cervus elaphus* L., *Ovibos?* sp., *Bison (Bos)* sp. Эти песчаные отложения охарактеризованы спорово-пыльцевыми спектрами (Гричук, 1966), в составе которых преобладает пыльца древесных (до 60-70%) при меньшем участии пыльцы травянистых (до 40%) растений. В древесной части спектра много пыльцы ели (30-80%), меньшее количество пыльцы березы, сосны и сибирского кедра (8-25%) и отмечается незначительное присутствие пыльцы пихты, ольхи, ивы. Среди травянистых растений преобладает пыльца разнотравья (до 60%), а также присутствуют маревые, полыни, сложноцветные. Очевидно, осадки накапливались в таежной зоне, в условиях широко развитых

темнохвойных лесов. Поэтому можно предполагать климатические условия, близкие современным для Кеть-Тымского Приобья.



Рисунок 18 – Общий вид обнажения четвертичных отложений у п. Кривошеино, на переднем плане «мусорный горизонт» (слой 8) тобольского возраста, являющийся костеносным

Позднее было проведено датирование $^{230}\text{Th}/\text{U}$ методом отложений тобольского горизонта (Linke, Frechen, 2014). Полученные даты 209 и 248 тыс. лет соответствуют стадии MIS 7, но никак не, традиционно сопоставляемым с тобольским горизонтом, стадиям MIS 9-11. Суглинки слоя 7 отнесены к самаровскому горизонту. Слой торфа (слой 6) и перекрывающие его глины (слой 5) отнесены к ширтинскому горизонту. В 2010 году слой торфяника был продатирован $^{230}\text{Th}/\text{U}$ методом, полученные результаты по 8 образцам находятся в интервале 186-221 тыс. лет (в среднем 200 тыс. лет), что соответствует интервалу 7-й морской изотопно-кислородной стадии (MIS 7) (Максимов и др., 2010а, б). Для Западно-Сибирской равнины этому интервалу соответствуют отложения ширтинского горизонта. Отложения верхней части разреза (слои 1-4) относятся к верхнему неоплейстоцену. В желтовато-серых супесях мощностью 5-6 метров (слой 2), в 1999 г. автором обнаружены последний нижнекоренной зуб (ПМ ТГУ № 6/9) и две кости

запястья (ПМ ТГУ № 6/10 и 6/11) мамонта. Морфологические особенности зуба, позволяют отнести остатки к типичной форме *Mammuthus primigenius* (Blum.).

Местонахождение **Чембакчино 3** расположено в нижнем течении на правом берегу р. Иртыш в южной части Чембакчинского Яра ($60^{\circ}08'$ с.ш. $69^{\circ}48'$ в.д.), в 18 км выше по течению от п. Чембакчино. Здесь в 1993 году в слое бурой глины с прослойками белого мелкозернистого песка, близко к урезу воды, найден почти полный скелет слона. «Большая часть костей находилась в анатомическом сочленении. Череп и бивни полностью разрушены, часть костей смыта рекой, часть разрушена в слое» (Косинцев и др., 2004; с. 200). При описании его систематическая принадлежность была определена как *Mammuthus trogontherii trogontherii* Pohlig, а геологический возраст вмещающих отложений (полученный ТЛ-методом, в интервале 550-600 тыс. лет) определен второй половиной нижнего неоплейстоцена – семейкинской свитой шайтанского горизонта (Косинцев и др., 2004). Но морфологические особенности скелета и зубов этого слона позволили автору отнести его к *Mammuthus trogontherii chosaricus* Dubrovo и оценивать его геологический возраст не древнее начала среднего неоплейстоцена (Шпанский и др., 2015). Данные по макрофлорам, палинологии и энтомофауне не противоречат этим выводам. Они указывают на умеренно холодный, влажный климат близкий современному (Никитин, 1970; Каплянская, Тарноградский, 1974; Косинцев и др., 2004).

На левом берегу р. Чулым в черте города **Асино** при рытье котлована в песчано-галечных отложениях был найден фрагмент скелета *Mammuthus trogontherii chosaricus*. К сожалению, в музейную коллекцию попал только хорошо сохранившийся череп (ТОКМ 10300/3; Шпанский, 2000; Шпанский и др., 2015) с последней сменой зубов (Таблица 7).

В разрезе III надпойменной террасы в песчано-гравийных отложениях тобольского горизонта севернее г. Омска на правом берегу р. Иртыш у с. **Карташево** (Омская обл.; $56^{\circ}05'$ с.ш., $74^{\circ}45'$ в.д.) Р.К. Камбариддиновым (1969) найдены остатки *Ursus savini rossicus*, *Equus cf. mosbachensis* и раковинами *Corbicula fluminalis*. В 1960-1961 гг. Г.И. Худяков (1966) собрал остатки крупных млекопитающих (*Coelodonta antiquitatis*, *Ursus* sp.), включая зуб мамонта с морфологическими признаками, характерными для *Mammuthus* cf. *primigenius* с толстой эмалью. По мнению Г.И. Худякова остатки млекопитающих и вмещающие их отложения имеют тобольский возраст. В 1963 и 1965 годах В.С. Зажигиным собрано большое количество остатков мелких млекопитающих. Кроме значительного количества переотложенных неогеновых и эоплейстоценовых форм В.С. Зажигиным определены виды, характерные для среднего-позднего неоплейстоцена: *Citellus* sp., *Cletrionomys* sp., *Microtus oeconomus* Pall., *M. gregalis* Pall., *Arvicola* sp., *Eolagurus luteus* Evers., *Lagurus lagurus* Pall., *Lemmus* cf. *obensis* Brants, *Dicrostonyx* sp., *Myospalax* sp., *Allactaga* sp., *Lepus* sp., *Ochotona* sp. (Вангегейм, Зажигин, 1975). По мнению Э.А. Вангегейм и В.С. Зажигина диагональнослоистые пески у Карташево

имеют более молодой возраст, чем тобольский. Позднее В.С. Зажигин (1980) возраст фауны из Карташово соотносит с тазовским временем.

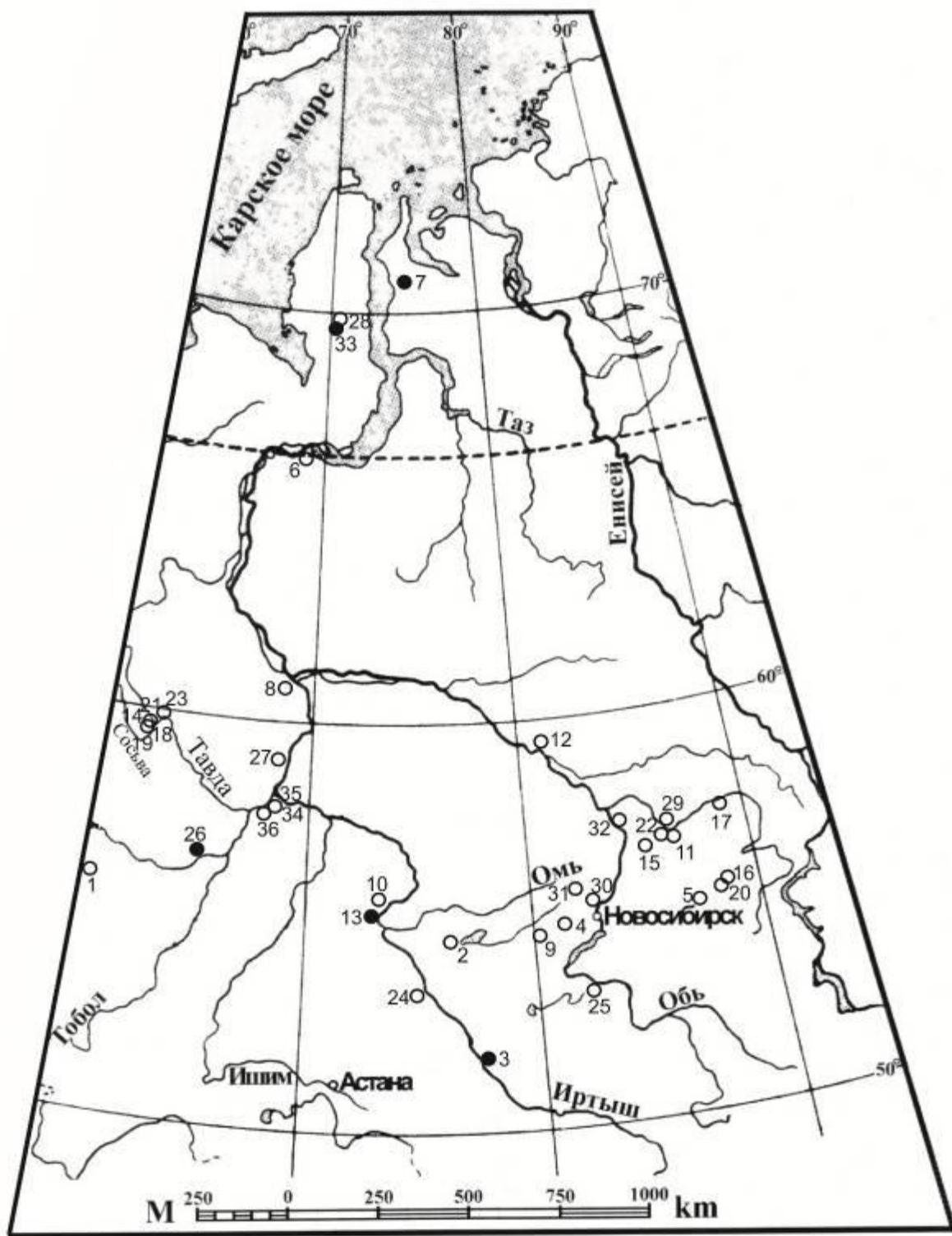
В толще диагональных песков местонахождения **Горная Суббота** ($59^{\circ}50'$ с.ш. $69^{\circ}55'$ в.д.) на р. Иртыш Б.С. Кожамкуловой (1981) указана *Equus cf. mosbachensis* Reichenau. Возраст остатков она соотносит с ранним неоплейстоценом. Торфяники, залегающие выше, в этом разрезе имеют казанцевский возраст (Лаухин, 2009).

У с. **Анастасьевка** на р. Шегарка (Томская обл.) Э.А. Алексеевой был найден скелет первоначально определенный и описанный ею, как *Ursus deningeri* (Алексеева, 1980). Позднее Г.Ф. Барышников (2007) переопределил его как крупного *Ursus arctos* из среднего неоплейстоцена. Геологическое положение скелета неизвестно, исследования автора в 2003 году, на предполагаемом месте находки, результатов не дали, так как берега р. Шегарка в окрестностях с. Анастасьевка оказались полого наклонными без обнажений.

Остатки крупных млекопитающих, происходящие из сизых глин, обнажающихся на берегу соленого оз. **Маралды** (Павлодарская обл.), имеют специфическую сохранность: они имеют светло-розовый или белый цвет, иногда покрыты тонким пылеватым слоем соли и очень тяжелые. Основная часть найденных костей принадлежит *Bison priscus*, *Mammuthus trogontherii chosaricus* (сохранившиеся зубы имеют характерные морфологические параметры), *Equus* sp., единичные остатки *Panthera spelaea*, *Coelodonta antiquitatis*. Полученный видовой состав близок к хазарской фауне второй половины среднего неоплейстоцена – начала позднего неоплейстоцена. Обнаружена одна кость верблюда, отнесенная к *Paracamelus gigas* (определения П.А. Тлеубердиной), которая, по мнению автора, является переотложенной из более древних отложений, либо принадлежит более позднему верблюду *Camelus knoblochi*.

Местонахождения позднего неоплейстоцена

Местонахождений остатков млекопитающих позднего неоплейстоцена в пределах Западно-Сибирской равнины достаточно много (рисунок 19). Пять крупных местонахождений – Шестаково (Кемеровская область), Волчья Грива (Новосибирская область), Красноярская курья (Томская область), Луговское (Ханты-Мансийский автономный округ) и Гари I (Свердловская область) – можно назвать моновидовыми. В этих местонахождениях, при общей численности остатков от 4.5 тысяч (Шестаково, Красноярская курья) до 6-7 тысяч костей (Гари I, Луговское, Волчья Грива), более 95% составляют остатки *Mammuthus primigenius*. Накопление остатков в этих местонахождениях происходило не одномоментно, а в течение нескольких тысяч лет. Их возраст по радиоуглеродным данным: от 11 до 18 тысяч лет для Волчьей Гривы (Лещинский и др., 2015; Машенко, Лещинский, 2003); от 10.2 до 18.5 тыс. лет для Луговского (Машенко и др., 2006; Орлова и др., 2008); от 15.2 до 20.5 тыс. лет для Гари I (Chlachula, Serikov, 2011); для Кра-



○ крупные местонахождения ● местонахождения отдельных скелетов или трупов млекопитающих

Рисунок 19 – Географическое положение основных местонахождений крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины: 1 – Камышлов, 2 – Преображенка 6 и Сопка 2; 3 – Джамбул; 4 – Орда; 5 – Черниговский; 6 – Пяк-Яха; 7 – «Юрибейский» мамонт; 8 – Луговское; 9 – Волчья Грива; 10 – Ашкуль; 11 – Причулымский; 12 – Большой Исток; 13 – Кулачье; 14 – Рычково; 15 – Лагерный Сад; 16 – Кочегур; 17 – Красноярская курья; 18 – Гари I; 19 – Евалга; 20 – Шестаково; 21 – Балакино; 22 – Большедорохово; 23 – Болтышево; 24 – Кожамжар; 25 – Тараданово; 26 – Решетниково; 27 – Юровск; 28 – Хэхданаяха; 29 – Сергеево; 30 – Красный Яр (Новосибирская обл.); 31 – Чик; 32 – Красный Яр (Томская обл.); 33 – мамонтенок «Люба»; 34 – Худяково; 35 – Лягушкино; 36 – Липовка

сноярской курии имеются две даты – 19780 ± 180 лет (ГИН-12877) и 19670 лет (ГИН-12876) (Boiko et al., 2005); для Шестаково от 18 до 25.7 тысяч лет (Деревянко и др., 2003). С ними сопоставимы по геологическому возрасту и единичные находки фрагментов скелетов мамонтов в: Лагерном Саду (18300 ± 100 лет, ГИН-2100), Причулымском (15540 ± 165 лет, СОАН-5212; 19290 ± 280 лет, АА-60034), Большедорохово (25800 ± 2200 лет, АА-60031), Кочегур (18580 лет), Кулачье (17740 ± 385 лет, СОАН-4793) и др. (рисунок 20) (Цейтлин, 1983; Шпанский, 2003; Лещинский и др., 2003; Лещинский, Бурканова, 2005). Каргинский возраст (30200 ± 500 лет, ЛУ-5194) имеет очень крупный скелет мамонта из Решетниково (Тюменская обл.) (Бобковская, Косинцев, 2005). Ниже автор остановится только на некоторых местонахождениях скелетов, имеющих однозначно инситное захоронение. Такие местонахождения очень важны для палеоэкологических и палеозоогеографических реконструкций для отдельных таксонов млекопитающих плейстоцена, но не дают представления о видовом составе и структуре фауны, соотношении численности между видами и общих вопросах палеоэкологии и палеозоогеографии. Эти вопросы помогают решать крупные многовидовые местонахождения.

Наиболее крупными многовидовыми местонахождениями крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины являются: Красный Яр, Тараданово, Орда, Чик и Бибиха в Новосибирской области; Красный Яр и Сергеево в Томской области; Юровск в Ханты-Мансийском автономном округе; Евалга в Свердловской области (рисунок 19). Их стратиграфическое положение отражено на рисунке 20.

Крупное многовидовое местонахождение остатков млекопитающих расположено на правом берегу Оби в 17 км ниже г. Новосибирска у п. **Красный Яр** (Новосибирская область). В береговом обрыве, протянувшемся на 3,5 км, в непрерывном обнажении вскрыто строение III эрозионно-аккумулятивной террасы р. Обь высотой до 28-34 м над урезом реки (Васильев, 2005). Подробное описание этого разреза сделано И.А. Волковым (Волков, Архипов, 1978) (рисунок 21). Главными костеносными горизонтами являются каргинские синевато-серые суглинки 4-го слоя в средней части разреза, возраст которых, по данным радиоуглеродного анализа, составляет около 30 тыс. лет (16,5% от общего числа находок), а также диагонально-слоистые пески и галечники 6-го слоя в его основании, уходящие под урез воды (83,5% всех костных остатков) (Васильев, 2002, 2005). Анализ биостратиграфических данных: споропыльцевых комплексов, семенной флоры, остракод и моллюсков, свидетельствует о тёплых, межледниковых условиях времени формирования слоя 6. Согласно первоначальным представлениям, возраст этого слоя определялся тобольским временем, а возраст 4-го слоя – самаровским (Мартынов и др., 1978). Сторонники другой точки зрения, опираясь на серию радиоуглеродных дат, полученных для 4-го слоя, существенно омолаживали эти слои – до казанцевского и каргинского времени соответственно. Данные радиоуглеродного анализа по

древесным остаткам из слоя 4 имеют разброс в пределах 27,5-33 тыс. лет (Волков, Архипов, 1978; Николаева и др., 1989; Васильев, 2002).

Четвертичная					Система
Неоплейстоцен			Голоцен		Раздел
Верхнее				Современное	Звено
Казанцевский	Ермаковский	Каргинский	Сартанский	Современный	Горизонт
127	71	57	24	11	Тыс. лет
Красный Яр (Новосибир- ская обл., слой 6) Татарка Худяково Лягушкино	Тараданово (часть материала)	Большедорохово (25,8) Болтышево (25,9-26,3) Кожамжар (29) Тараданово (25,7-35) Решетниково (30,2) Юровск (31) Хэхэданаяха (24-24,7; 31,2-31,6) Сергеево (32,1) Красный Яр (Новосиб. обл., для слоя 4 - 27,5-33) Чик (27,4-33,7) Красный Яр (Томская обл. 38-45) Мамонтенок «Люба» (41,9) Джамбул (43,6) Липовка (30,2-31,3)	Луговское (10,2-18,5) Вочья Грива (11-18) Ашкуль (13,6) Причулымский (15,5; 19,3) Большой Исток (16) Кулачье (17,7) Рычково (17,8) Лагерный Сад (18,3) Кочегур (18,6) Красноярская курия (19,7) Орда (13,2-14,8; 19,5-21,7) Гари I (15,2-20,5) Евалга (15,6-22,9) Шестаково (18-25,7) Балакино (18,8-24,3)	Камышлов (гигантский олень 6,8) Преображен- ка 6 и Сопка 2 (гигантский олень 7,9) Орда (бизон 9,3) Черниговский (гигантский олень 10) Пяк-Яха (мамонт 9,5) Юрибейский мамонт (10) Луговское (мамонт 10,2) Луговское (шерстистый носорог 10,8)	Местонахождения (тыс. лет)

Рисунок 20 – Стратиграфическое положение и радиоуглеродные данные основных местонахождений крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины

Анализ остатков крупной териофауны подтверждает именно казанцевский возраст русловых отложений 6-го слоя. Кости из слоя 6, синхронные казанцевскому аллювию, отличаются типичной аллювиальной сохранностью. Окатанность, большинства из них, выражена слабо или практически отсутствует. Из этих отложений получены инситные находки черепов *Mammuthus trogontherii chosaricus* и нижняя челюсть *Stephanorhinus kirchbergensis* (Васильев, 2005). Целые лопатки и тазовые пояса бизона и носорога, не распавшиеся осевые черепа полувлзрослых бизонов, гигантских оленей и т.д., свидетельствует об инситном характере местонахождения. Обнаруженные на пляже остатки *Soergelia cf. elisabethae*, также происходят из

этого слоя (Васильев, 2010). Из 6-го слоя получено 2920 костных остатков казанцевского возраста, принадлежащих 23 видам из 6 отрядов млекопитающих (Таблица 2). Почти половина (48,3%) всех костных остатков в тафоценозе 6-го слоя относится к *Bison priscus*. К хищным (*C. lupus*, неизвестный мелкий *Canis* sp., *Ursus arctos*, *Ursus (Spelaeartos) rossicus*, *G. gulo*, *M. meles*, *Crocuta spelaea* и *Panthera spelaea*) относится 1,7% костей. От росомахи, барсука и пещерной гиены найдено всего по одной кости. По определениям Л.И. Галкиной из слоя 6 происходят: *Ochotona* sp., *Cittellus (Colobotis)* sp., *Clethrionomys* cf. *rutilus*, *C. cf. rufocanus*, *Ellobius* sp., *Lemmus* sp., *Dicrostonyx* cf. *simplicior* Fejfar, *Microtus* cf. *gregalis*, *M. cf. arvalis*, *M. cf. oeconomus*, *M. cf. agrestis* L., *M. sp.* По мнению А.А. Круковера (1999) состав фауны носит «смешанный» характер, так как присутствуют степные и тундровые формы. Поэтому такая фауна отражает «условия начального или завершающего этапов развития природной среды казанцевского межледникового» (Круковер, 1999, с. 1432). В пользу более древнего возраста (самое начало казанцевского межледникового, стадия MIS 5e) свидетельствуют находки остатков *M. t. chosaricus* и *S. kirchbergensis*. Данные спорово-пыльцевого анализа (выполнены В.С. Волковой) из слоя 6, показали формирование осадков в теплых климатических условиях, близких современным. «Доминировали полынно-маревые группировки в сочетании с осоко-злаковыми ассоциациями. По увлажненным местам произрастали сосново-березовые леса» (Волков, Архипов, 1978; с. 25). В.С. Зыкиным получен богатый по разнообразию комплекс пресноводных моллюсков. В составе комплекса установлены «только ныне живущие виды, обитающие на этой же территории» (Волков, Архипов, 1978; с. 27).

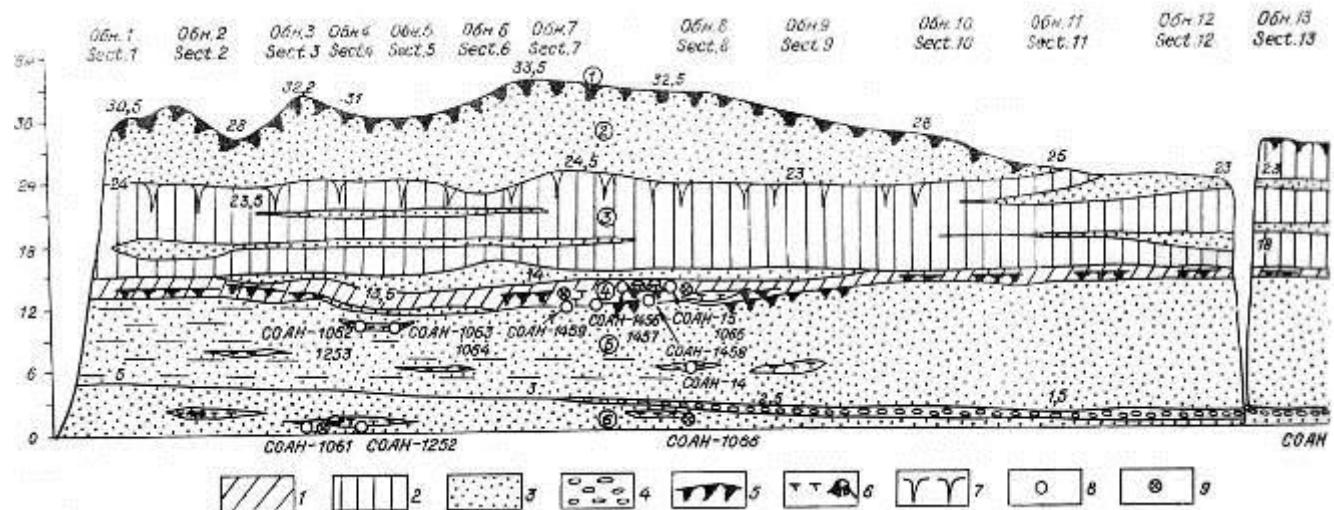


Рисунок 21 – Обобщенный геологический профиль разреза Красный Яр (Новосибирская обл.).

Составил С.А. Архипов. Условные обозначения: 1 – суглинки; 2 – суглинки и супеси лессовидные; 3 – пески; 4 – галечники; 5 – гумус; 6 – торф, древесина; 7 – морозобойные клинья; 8 – радиоуглеродные даты (^{14}C); 9 – ископаемая флора (Волков, Архипов, 1978)

Таблица 2 – Видовой состав местонахождения Красный Яр (Новосибирская обл.) (Косинцев, Васильев, 2009)

Виды	слой 6 (MIS 5)		слой 4 (MIS 3)	
	Количество костей	%	Количество костей	%
<i>Castor fiber</i> L.	12	0,41		
<i>Lepus timidus</i> L.	2	0,07	1	0,14
<i>Marmota</i> sp.	1	0,03		
<i>Panthera spelaea</i> Goldf.	13	0,44	6	0,81
<i>Ursus savini rossicus</i> Vereshchagin	7	0,24		
<i>Ursus arctos</i> L.	10	0,34	2	0,27
<i>Crocuta crocuta spelaea</i> Goldf.	1	0,03		
<i>Canis lupus</i> L.	9	0,31	1	0,14
<i>Cuon alpinus</i> Pallas	6	0,21		
<i>Gulo gulo</i> L.	1	0,03		
<i>Meles leucurus</i> Hodgson	1	0,03		
<i>Mammuthus primigenius</i> Blum.			10	1,35
<i>M. trogontherii chosaricus</i> Dubr.	143	4,9		
<i>Coelodonta antiquitatis</i> Blum.	205	7,02	80	10,83
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> Jager	2	0,07		
<i>Equus</i> ex gr. <i>Gallicus</i> Prat	582	19,93	454	61,43
<i>Equus ovodovi</i> Eisenmann et Vasiliev	14	0,48		
<i>Bison priscus</i> Boj.	1411	48,32	123	16,64
<i>Saiga tatarica</i> L.	3	0,1	3	0,41
<i>Soergelia</i> cf. <i>elisabetae</i>	1	0,03		
<i>Alces alces</i> L.	151	5,33	21	2,84
<i>Megaloceros giganteus</i> Blum.	199	6,82		
<i>Cervus elaphus</i> L.	143	4,9	24	3,25
<i>Rangifer tarandus</i> L.	3	0,1	13	1,76
Всего (24 вида)	2920	100	739	100

Местонахождение **Татарка** расположено на правом берегу р. Иртыш в 4,5 км ниже с. Татарка (Омская обл.). В косослоистых песках с раковинами *Corbicula fluminalis* найдены остатки мелких и крупных млекопитающих. Крупные млекопитающие представлены *Ursus savini rossicus*, *Elephas* (*Palaeoloxodon*) cf. *antiquus*, *Equus* cf. *steinheimensis*, большим количеством *Megaloceros* sp.; комплекс грызунов состоит из *Lagurus lagurus*, *Microtus gregalis*, *Arvicola kalmankensis* Zazhigin, *Cittellus* sp., *Cricetus* sp. и др. В.С. Загиным (1980; с. 41) местонахождение Татарка названо «типовым для комплекса млекопитающих первой половины среднего плейстоцена юга Западной Сибири» и характеризует отложения тобольского горизонта. Однако позднее для некоторых местонахождений млекопитающих (Татарка и Новотроицкое-2, имеют очень близкий видовой состав), ранее относимых к среднему неоплейстоцену (Вангенгейм, 1977; Зажигин, 1980) по присутствию примитивной полевки *A. kalmankensis*, были получены ЭПР-датировки по раковинам *Corbicula tibetensis* Prashad. Эти даты показали более молодой возраст отложений, сопоставимый с самым концом среднего неоплейстоцена, а по мнению А.А. Круковера (Круковер, 1999; Волкова и др., 2002), Татарка имеет казанцевский возраст (98,8 тыс. лет, по уточненным данным – 141±6 тыс. лет);

местонахождение **Новотроицкое-2¹** имеет 174,2 тыс. лет (по уточненным данным – 147 ± 30 тыс. лет) (Архипов, Линке, 1987). Таким образом, в местонахождении Татарка можно предполагать переотложенность остатков *Elephas (Palaeoloxodon) cf. antiquus*, *Equus cf. steinheimensis*. Автором совместно с С.В. Иванцовым в 2002 году из этого местонахождения было получено 90 костных остатков (коллекция ПМ ТГУ № 40). Большая часть костей крупных млекопитающих принадлежат видам позднего неоплейстоцена – *Equus ex gr. gallicus*, *Bison priscus*, *Saiga tatarica*, *Cervus elaphus*, *Mammuthus primigenius*, но есть и значительно более древние остатки, включая фрагменты панциря болотной черепахи *Emydoidea gen.* среднего миоцена. Поэтому можно констатировать, что формирование песчаной толщи местонахождения Татарка происходило с размывом более древних отложений и переотложением значительной доли остатков позвоночных.

В серии разрезов отложений III надпойменной террасы на правом берегу в нижнем течении р. Тобол содержатся остатки мамонтовой фауны. По данным Ф.А. Каплянской и В.Д. Тарноградского (1974) в основании разрезов у сел **Худяково**, **Лягушкино** и **Липовка** обнажаются «нижнетавдинский аллювий» и «липовский лимноаллювий», датируемые второй половиной среднего неоплейстоцена. Из отложений получены близкие по видовому составу фауны крупных млекопитающих: *Mammuthus primigenius* (раннего типа), *Bison priscus*, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, *Equus caballus*, *Coelodonta antiquitatis*. Для Худяково известна находка *Saiga tatarica*, а для Лягушкино – *Elephas* sp. (предположительно «антиквоидная форма» (Каплянская, Тарноградский, 1974, с. 151)). Морфометрические данные по зубам мамонтов и слона не приводятся. Приуроченность остатков в Худяково и Лягушкино к типичному аллювию в основании террасы и запредельная радиоуглеродная дата (более 55000 лет, ЛГ-61), по мнению автора диссертации, говорит о более молодом возрасте отложений, не древнее казанцевского времени, а не средний неоплейстоцен, как это предполагали Ф.А. Каплянская и В.Д. Тарноградский (1974). Каргинский возраст этих отложений предполагает С.К. Кривоногов (1988). Серия радиоуглеродных дат по древесине из «лимноаллювия» разреза у с. Липовка показали каргинский возраст отложений (30200 ± 250 лет, СО АН-40; 30560 ± 240 лет, ЛГ-37; 30700 ± 300 лет, ГИН-126; 31300 ± 800 лет, СО АН-41), вмещающих остатки млекопитающих.

Многочисленные пляжные материалы получены С.К. Васильевым с р. **Чик**, ниже д. Казаково (Васильев и др., 2016). Коренное залегание костей на р. Чик в настоящее время не известно. Радиоуглеродные даты в интервале 27.4-33.7 тыс. лет, полученные по костям,

¹ Геологический возраст этого местонахождения остается дискуссионным. В 2005-2011 годах из диагональных песков местонахождений Новотроицкое и Красноярка А.А. Бондаревым собран большой материал по крупным и мелким млекопитающим близких видовых составов. По мнению А.С. Тесакова эволюционный уровень грызунов соответствует первой половине среднего неоплейстоцена (Тесаков, Бондарев, 2012). Видовой состав крупных млекопитающих соответствует фауне среднего-позднего неоплейстоцена и не содержит видов (руководящих форм), которые могли бы уточнить геологический возраст.

позволяют сопоставлять его с материалами из 4-го слоя Красного Яра (Новосибирская обл.) и Сергеево (Томская обл.), имеющих аналогичный возраст (рисунок 21).

Многовидовое местонахождение на р. **Орда** (Новосибирская область) находится в 15 км западнее г. Ордынска, между сёлами Рогалёво и Усть-Луковка (Васильев и др., 2007). Инситные находки здесь единичны и получены с глубины 5-6 м (слой плотных песчанистых суглинков), остальные остатки собраны в русле реки во время межени. Радиоуглеродное датирование костей показало, что по шести датам гибель животных происходила, в основном, в сартанское время в интервалах 13.2-14.8 тыс. лет и 19.5-21.7 тыс. лет. Еще две даты – по близону (9320 ± 95 лет, СОАН-4568) и мамонту (28720 ± 560 лет, СОАН-6384), относятся к голоценовому и каргинскому возрасту.

Тарадановским местонахождением является береговая отмель на правом берегу р. Обь, ниже с. Тараданово (Сузунский район, Новосибирская обл.), куда ежегодными паводками выносится большое количество костей млекопитающих (Васильев, 2011). По мнению С.К. Васильева, источником костей являются отложения Тарадановского яра, расположенного выше по течению. Он считает, что костеносные отложения залегают ниже уреза воды, в доступных отложениях кости не обнаружены. Кости с пляжа имеют разную сохранность, что может указывать на происхождение их из разных слоев. Прямое радиоуглеродное датирование костей (18 дат) показало, что большая часть из них имеет запредельный возраст для чувствительности радиоуглеродного метода. По мнению С.К. Васильева, возраст основной массы костей находится “в интервале от казанцевского до раннекаргинского времени” (Васильев, 2011, с. 22). Из этого местонахождения получено значительное количество (около 50) костей *Soergelia cf. elisabethae*.

Местонахождение почти полного скелета *Megaloceros giganteus giganteus* Blum. (ПОИКМ № КП 7191), расположено на правом берегу р. Иртыш у совхоза **Джамбул** в 9 км северо-западнее с. Лебяжье (в настоящее время Акку) Павлодарской области, Республики Казахстан (примерные координаты $51^{\circ}30'$ с.ш. $77^{\circ}40'$ в.д.) (рисунок 19). Скелет найден и раскопан в 1978 г. С.А. Ареновым. Скелет лежал на левом боку на глубине 12 м в слое беловато-серых глин, карбонатизированных с голубым оттенком и прослойками темно-бурых глин. Общая мощность глин при раскопках оценивалась примерно в 2 м. Эти отложения можно соотнести с мелководными озерными осадками озера Аксор, сформировавшимся в первой половине каргинского времени. В.С. Зыкиным в 1.5 км южнее с. Лебяжьего сделано подробное описание геологического разреза озерных отложений позднего неоплейстоцена (Зыкин и др., 2002), обнажающихся на правобережье р. Иртыш на протяжении 24 км от Лебяжьего до Подпуска. Залегание скелета можно сопоставить со слоями 19-22, но с несколько большей мощностью (рисунок 22). В 1981 году скелет смонтирован в Павлодарском областном историко-

краеведческом музее (рисунок 23). По фрагменту ребра, взятому автором от скелета гигантского оленя, в 2010 году получена радиоуглеродная дата 43600 ± 550 лет (OxA-20250), с помощью AMS анализа в лаборатории Oxford Radiocarbon Acceleration Unit (Великобритания) (Шпанский, 2014а).

№ слоя	Литологический состав (по Зыкину и др., 2002, с. 221-224 с сокращением)	Мощность, м
1	Почвенно-растительный слой – коричневато-серый, плотный, плохо сортированный	0.2
2	Песок коричневато-серый, полимиктовый, мелкозернистый, неслоистый, переработанный почвенными процессами	0.4
3	Песок коричневато-серый, светлый, полимиктовый, преимущественно среднезернистый, с неравномерной субгоризонтальной слоистостью. Редко встречается мелкая галька (<0.5 см) и линзочки грубозернистого песка. Нижняя граница резкая, неровная	2.65
4	Песок серовато-коричневый, полимиктовый, среднезернистый, плохо сортированный, с зернами крупнозернистого песка и редкой мелкой галькой. В верхней части слоя находится ископаемая почва с гумусовым горизонтом черного цвета. Песок и почва рассечена мерзлотными клиньями, выполнеными более светлым песком, глубиной до 0.7 м.	0.9
5-9	Слои песка серовато-коричневого, плотного, полимиктового, слабослюдистого, слабоглинистый, с прослойками и линзочками крупнозернистого песка и мелкого гравия. Верхние поверхности слоев разбиты на глубину 0.3-1.7 м мерзлотными клиньями. Границы слоев резкие отделены друг от друга тонкими (1-2 см) прослойками мелкой гальки	общая 1.66
10	Переслаивание коричневого со слабым красноватым оттенком, очень плотного, полимиктового, мелкозернистого, алевритистого, неслоистого песка с мелкой галькой толщиной до 10-15 см и более рыхлого серовато-коричневого полимиктового, слабослюдистого с мелкой горизонтальной слоистостью, подчёркнутой слойками грубозернистого песка или мелкой гальки толщиной 10-20 см. Верхняя поверхность слоя разбита клиньями на глубину 0.5 м, а также обрамлена мелкими клиньями усыхания глубиной 10 см, оконтуренными карбонатами	0.8
11-13	Слои песка коричневато-серого или осветленного, полимиктового, преимущественно мелкозернистого, плохо сортированного, с зернами грубозернистого материала. Слоистость неравномерная, субгоризонтальная, обусловленная изменением размерности песка. Границы слоев резкие отделены друг от друга тонкими (1-2 см) прослойками мелкой гальки. Слои 12 и 13 разбиты глубокими (до 1.7 м) и широкими (до 1.5 м) клиньями	общая 2.3
14	Песок коричневато-желтый, плотный, полимиктовый, слабослюдистый, мелкозернистый, слабоалевритистый, с неравномерной мелкой параллельно слабонаклонной слоистостью, с линзами и редкими прослойками крупно- и среднезернистого песка толщиной 5-7 см	1.2
15	Суглинок коричневато-серый, плотный, в верхней части песчанистый, слабослюдистый, с редкими зернами гравия	0.5
16	Песок желтовато-коричневый, плотный, глинистый, разнозернистый, плохо сортированный с редкими кротовинами	0.5
17	Суглинок темно-коричневый, плотный, легкий, опесчанившийся, плохо сортированы, с редкими зернами гравия и мелкой гальки. В верхней части сохранились реликты погребенной почвы	0.5-0.7
18	Педокомплекс, состоящий из двух почв, почти черного цвета, разделенных темным коричневато-серым суглинком, мощностью 0.15 м. В центральной части наблюдается третий гумусированный горизонт. По нему получена серия радиоуглеродных дат. Гумусовые горизонты включают редкую гальку и гравий и большое количество нор землероев.	0.8
19	Суглинок коричневато-серый, плотный, лёссовидный, легкий, более глинистый в верхней части, плохо сортированный, с редкой мелкой галькой и гравием	0.5-0.8
20	Песок желтовато-серый, полимиктовый, мелкозернистый, слабослюдистый, слабоалевритистый, с редкой мелкой галькой и желто-коричневыми пятнами гидроокислов железа	0.4
21	Песок зеленовато-серый, мелкозернистый, преимущественно кварцевый, хорошо окатанный и сортированный	0.2
22	Глина серая, плотная, комковатая, песчанистая, с марганцево-железистыми дробовинами	0.1-0.3
23	Песчаник светло-серый, преимущественно мелкозернистый, полимиктовый, сильнокарбонатный, плохо сортированный, с редкой галькой	0.05
24	Галечник серый, плохо сортированный, состоящий из гальки разных размеров и степени окатанности. Слои 21-24 и верхняя часть слоя 25 сильно криотурбированы	0.08
25	Песок серый разнозернистый, полимиктовый, с зернами гравия, хорошо промытый, косослоистый	0.4

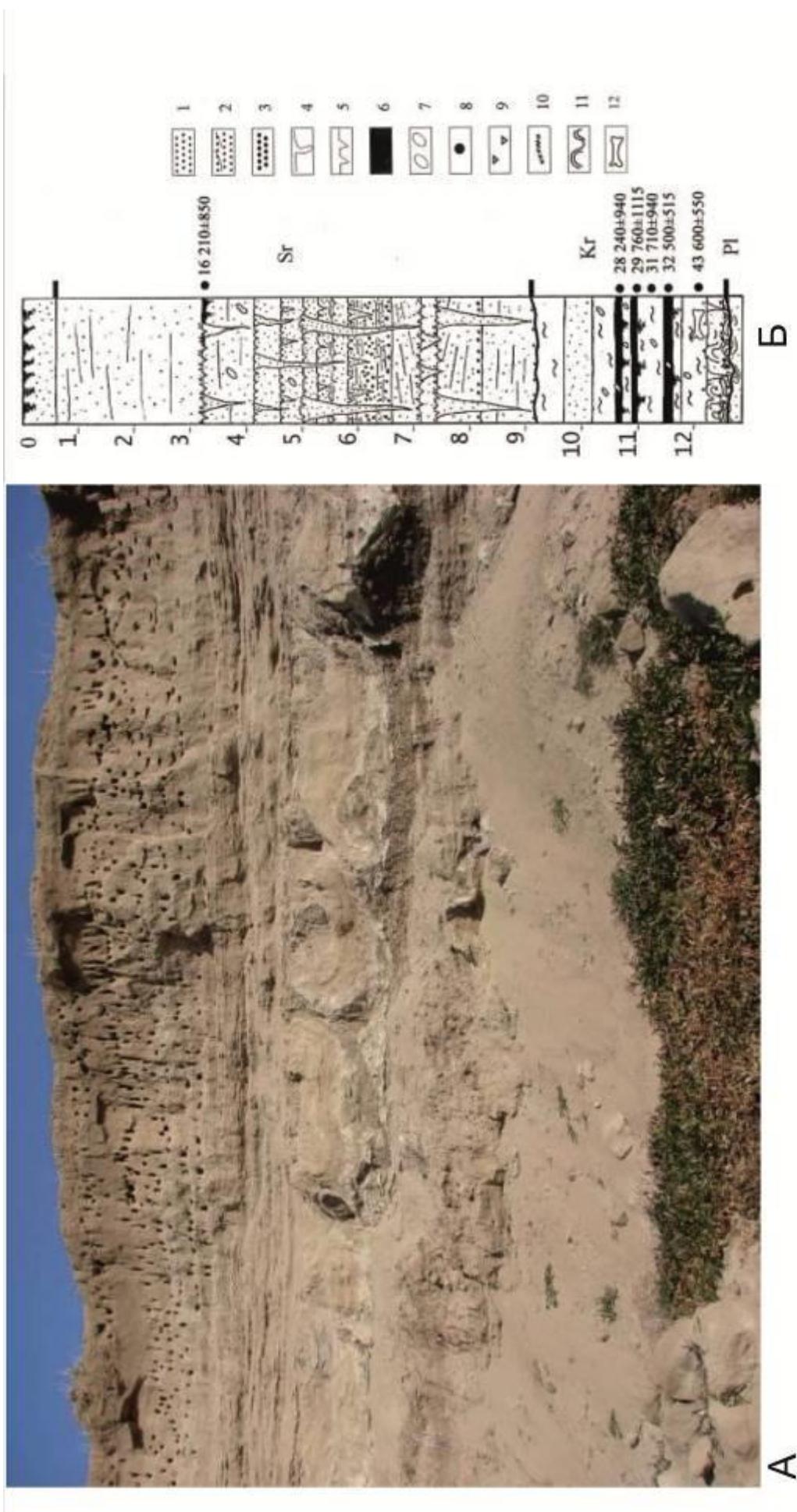


Рисунок 22 - Местонахождение скелета *Megaloceros giganteus* (Blum.) у п. Джамбул (Павлодарская область): А - общий вид обнажения. Б - схема разреза каргинско-сартанских отложений оз. Аксор, обнажающихся на правом берегу р. Иртыши (по В.С. Зыкину и др., 2002 с добавлением автора (Шланский, 2014а)): 1 - песок, 2 - песок слоистый, 3 - галька, 4 - первично-песчаные жилы, 5 - клинья усыхания, 6 - почва, 7 - почва, 8 - норы землероев, 9 - радиоуглеродные даты, 10 - ветротраннники, 11 - карбонатная кора, 11 - криотурбации, 12 - залегание скелета *M. g. giganteus*, Sr - каргинская толща, Kr - каргинская толща, P1 - плиоцен



Рисунок 23 – Скелет *Megaloceros giganteus giganteus* Blum. ПОИКМ № КП 7191 из местонахождения Джамбул (Павлодарская обл.). Самый полный скелет с территории бывшего СССР (Шпанский, 2014а)

Кожамжар. Разрез четвертичных отложений находится на левом берегу р. Иртыш в 120 км северо-западнее г. Павлодар, непосредственно ниже по течению от п. Актогай (до 1995 года назывался Краснокутск) до с. Кожамжар Актогайского района (рисунок 24). Протяженность разреза составляет около 8 км. При обследовании разреза в 2011 и 2015 годах было отмечено, что берег р. Иртыш активно подмывается ниже п. Актогай и около с. Кожамжар, где обнажается цокольная терраса р. Иртыш. Наиболее обнаженные части разреза имеют координаты у п. Актогая – 53°01'02" с.ш., 75°57'40" в.д., у с. Кожамжар – 53°01'59" с.ш., 75°52'18" в.д. Средняя

часть разреза, протяженностью около 4 км в настоящее время не подмывается (представлена задернованными осыпями) и удалена от рус洛вой части Иртыша до 300-500 м. Строение разреза в обоих обнажениях идентично. Местные жители отмечают находки костных остатков в нижнем по течению обнажении (у с. Кожамжар), большая часть которых потеряна. Ранее этот разрез был описан Р.А. Зиновой (1982) под названием «Рассвет» (по названию, существовавшего здесь совхоза). В геологических источниках местонахождение млекопитающих известно также под названием Краснокутск, по привязке части сборов костного материала. К.Ж. Жылкибаев (1975) отмечает находку нижнего левого зуба хазарского слона, сделанную М.Б. Куянцем в 1964 г. около п. Жданово (в настоящее время с. Ленинградское) в 1 км ниже по течению от п. Актогай. Б.С. Кожамкулова (1969) отмечает находки нескольких костей бизона из Краснокутска.

Ниже приведено составленное автором описание разреза четвертичных отложений в обнажении у с. Кожамжар, эта часть разреза имеет более крутую стенку обнажения и меньше осыпей. Сверху вниз обнажаются:

	Литологический состав и особенности залегания слоев	Мощность, м
1	Почвенный слой, гумусированный, плотный, темно-коричневого цвета	0.4
2	Лёссовидный суглинок, светло-коричневый, плотный, не слоистый, пористый, с вертикальной отдельностью (хорошо держит стенку), слабо карбонатизирован, местами с тонкими прослойками мелкозернистого песка. Нижняя граница резкая, ровная	0.8
3	Серо-коричневые супеси, в нижней части переходят в пески горизонтально слоистые с чередованием зернистости от мелкозернистой к среднезернистой и цветовыми изменениями от светло-коричневых к рыжевато-коричневым, ожелезненным. Нижняя граница четкая, но неровная	1.0-1.5
4	Серые крупнозернистые пески с включением мелкой гальки (до 5 мм), с горизонтальной и косой слоистостью, невыдержаные по простиранию, выклинивающиеся и имеющие раздувы.	0.1-0.6
5	Пески разнозернистые, светло-коричневые с тонкой слабо наклонной слоистостью	1.0-1.5
6	Горизонтальные и косослоистые пески, мелкозернистые с переслаиванием с крупнозернистыми песками и галечниками (до 1,5-2 см). Косослоистые серии имеют мощность до 10-15 см. Окраска песков часто меняется от серого к рыжему цвету. Нижняя граница резкая ровная. На границе слоя найдены остатки крупных млекопитающих.	2.8
7	Крупнозернистые пески, с мелкой галькой, насыщенные окислами железа и окрашенные в ржаво-бурый цвет. Нижняя граница резкая, ровная	0.1-0.2
8	Массивные, плотные, сизые, голубовато-серые глины, с четкой тонкой горизонтальной ленточной слоистостью, мягкие, легко режутся инструментом, вязкие, местами переслаивающиеся с алевритами. Верхние 8-10 см глин на контакте с песками пропитаны окислами Fe, окрашены в коричневый цвет и стали хрупкими, легко крошатся. При высыхании глины становятся светло-серыми, почти белыми, очень твердыми. В нижней части слоя на плоскостях напластования отмечаются тонкие прослойки светло-серого песка, а также развитие тонких уплотнений из гидроокислов железа. Встречаются лепешкообразные включения сидерита. Уходят под урез воды	9.5

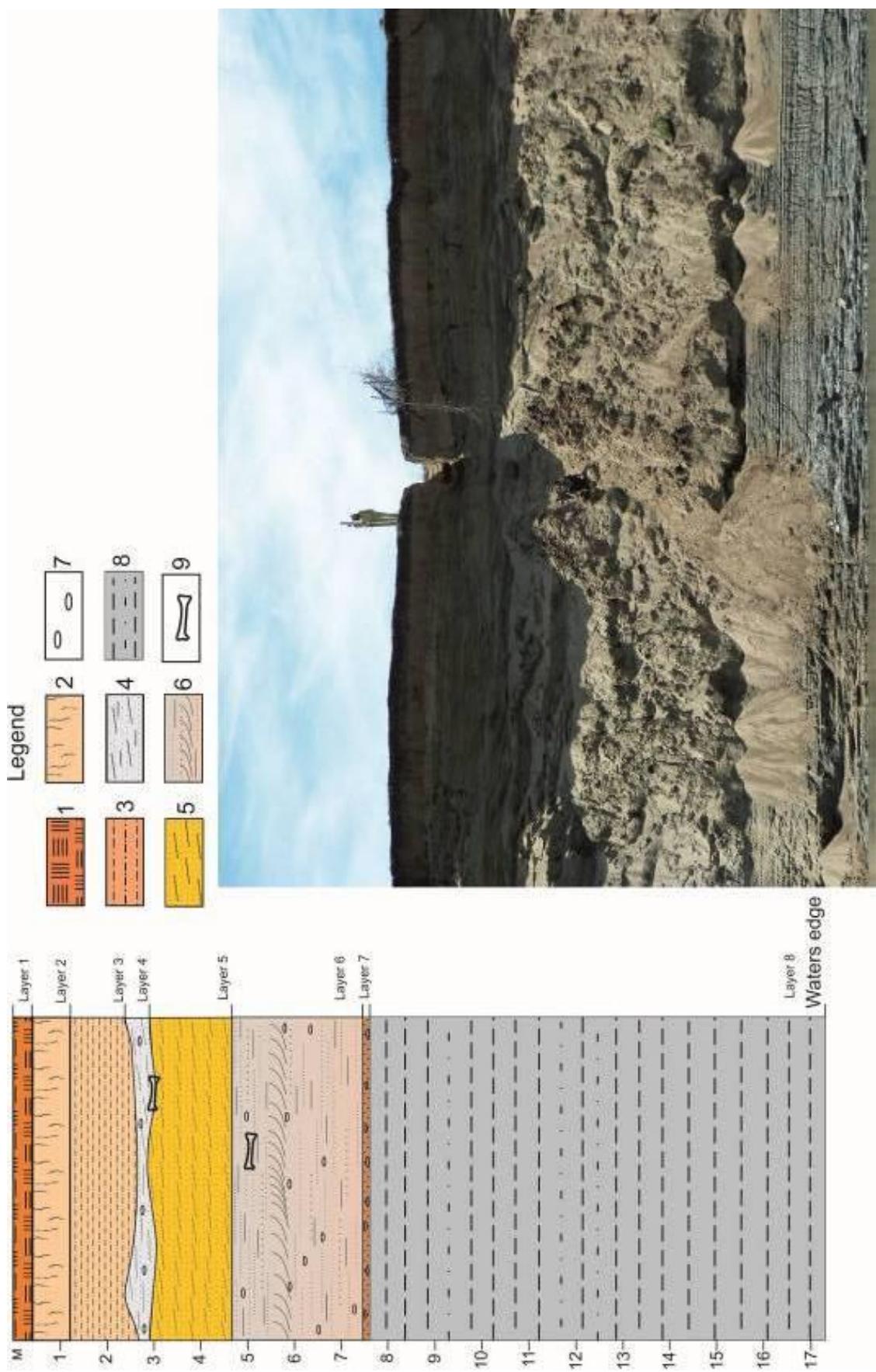


Рисунок 24 – Схема и фото разреза четвертичных отложений р. Иртыш у п. Кожамжар (Павлодарская область):
 1 – почвенно-растительный слой; 2 – лёссовидный суглинок; 3 – суглинки и супеси; 4 – пески с горизонтальной
 и косой слоистостью; 5 – косослоистые пески; 6 – разнозернистые пески, переслаивающиеся пески; 7 – галька; 8 –
 сизые глины с включениями алевритов; 9 – остатки млекопитающих (Shpansky et al., 2016a)

Общая высота террасы от уреза воды составляет от 16.5 до 17.3 м при меженном уровне. Описанное обнажение имеет четко выраженное двухуровневое строение – нижнюю часть составляет слой 8, представленный озерными слоистыми глинистыми осадками, преимущественно сизой и голубовато-серой окраски. По данным Р.А. Зиновой (1973), глины составляют отложения краснокутской (=качирская) свиты самого конца верхнего плиоцена. Глины с размывом перекрыты разновозрастными отложениями неоплейстоцена. Разрез между п. Актогай и п. Кожамжар выделен в качестве стратотипа краснокутской свиты (Зинова, 1973). З.А. Сваричевская и М.С. Тэн (1966) определяют возраст краснокутской свиты как среднеплиоценовый. Возраст этих отложений в соответствии с данными Р.А. Зиновой (1982) по малакофауне и спорово-пыльцевым спектрам оценивается, в настоящее время, как эоплейстоцен и сопоставляется с верхним подгоризонтом кочковского горизонта (Унифицированная..., 2000) и ашшеронским регионарным. Основной акцент в своих исследованиях Р.А. Зинова делала на спорово-пыльцевые данные, а остатки млекопитающих ею отмечены вскользь, с указанием общего видового состава из нескольких, предположительно одновозрастных местонахождений – “*Equus* sp., очень крупная форма с примитивными признаками, сближающими ее с *Equus steinheimensis* Reich, а также остатки *Cervus* ex gr. *elaphus* L., *Capreolus* sp., *Megaloceros* sp., *Cervidae* (cf. *Rangifer*), *Mammuthus* cf. *trogontherii* Pohl., *Palaeoloxodon* cf. *antiquus* (Falc.)” (Зинова, 1982; с. 101), со ссылкой на определения Э.А. Вангенгейм. При этом на схеме разреза у Краснокутска ею отмечена привязка этих остатков к отложениям среднего плеистоцена, собранных на глубинах 5-7 метров, но преимущественно в средней части толщи песков (слой 9 по Р.А. Зиновой; рисунок 32). По мнению автора, среди перечисленных видов, часть являются древними (*Equus steinheimensis*, *Mammuthus* cf. *trogontherii*, *Palaeoloxodon* cf. *antiquus*) и их остатки являются переотложенными. В коллекциях ГИН хранятся остатки бизонов и зубы слонов, из сборов Р.А. Зиновой и Всесоюзного гидрогеологического треста. Степень их минерализации и сохранность аналогичны костям, изученным автором из этого слоя. Раковины моллюсков из этих отложений представлены *Corbicula fluminalis* (Müll.). Семенная флора, полученная Р.А. Зиновой из диагональных песков, представлена *Azolla interglacialica* Nikit., *Potamogeton vaginatus* Turcz., *P. filiformis* Pers., *Carex* sp., *Chenopodium album* L., *C. rubrum* L., *Heleocharis palustris* (L.), *Limnanthemum hymphoides* (L.) соответствует теплой эпохе. В спорово-пыльцевом спектре преобладают древесные растения (*Pinus* более 70%, *Betula* около 20%), травянистые представлены маревыми, полынью, в меньшей степени сложноцветными.

Верхнюю часть разреза составляют залегающие с размывом аллювиальные отложения верхнего неоплейстоцена (слои 2-7). В конце 80-х годов прошлого века были получены остатки нескольких видов млекопитающих. Остатки *Mammuthus trogontherii chosaricus*, *Bison* sp. залегали на глубине 5 метров от верхнего края террасы, в верхней части горизонтально-косослоистых

песков слоя 6 (рисунок 24). Нижняя челюсть хазарского слона окрашена в красно-коричневый цвет, ее поверхность шелушиться, есть следы окатанности. Рог бизона имеет незначительные следы окатанности, сильно минерализован, во многих местах развиты пятна окислов марганца или железа (Shpansky et al., 2016a). На границе слоев 3 и 4 обнаружены два зуба «типичного» *Mammuthus primigenius* Blum., *Elasmotherium sibiricum*, имеющих меньшую минерализацию и небольшие отличия в цвете от костей из слоя 6. Слои 3 и 4 залегают с размывом, не выдержаны по простирианию. В 2015 году был проведен радиоуглеродный анализ черепа эласмотерия AMS методом, в лаборатории Queen's University Belfast; Belfast, UK). Дата получилась 26038 ± 356 лет (UBA-30522), калиброванная дата находится в интервале 28985-27490 BC (Shpansky et al., 2016a). Повторное датирование черепа в 2017 году в лаборатории Max Planck Institut für evolutionäre Antropologie (Leipzig) показало запредельный возраст образца (>49000 лет, MMAMS-33030), при этом отмечено высокое содержание коллагена (данные не опубликованы), что может указывать на первую половину позднего неоплейстоцена.

Местонахождение **Черноярка** находится на правом берегу р. Иртыш, в 25 км севернее г. Павлодара. Е.И. Беляева (1935) отмечает находки *Panthera spelaea* Goldf., *Equus ex gr. gallicus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Cervus elaphus*, *Megaloceros giganteus*. Б.С. Кожамкулова (1969) описывает новые находки рогов *Megaloceros giganteus*, относя их к подвиду *M. g. ruffi*.

Остатки крупных млекопитающих с р. Чулым известны уже очень давно. Еще в начале XX века в Палеонтологическом музее ТГУ появились левая лопатка и шейный позвонок мамонта из п. **Сергеево**, позднее поступили кости конечностей шерстистого носорога и другие остатки. В 1960-1970-х годах проводились активные работы по исследованию отложений верхнего кайнозоя Обь-Чулымского междуречья. Позднее, исходя из полученных данных, В.В. Фениковой (1977) была написана обобщающая монография, в которой она подробно описывает отложения речных террас, разделяя их в пределах бассейна р. Чулым на две категории и отмечает, что наиболее полные разрезы четвертичных отложений находятся в среднем течении реки, но обнажение III надпойменной террасы между п. Сергеево и п. Царицынка ею не изучено (координаты наиболее насыщенной остатками точки – $57^{\circ}15'15''$ с.ш., $86^{\circ}05'$ в.д.) (рисунки 19, 25). Общая протяженность обнажения около 7 км, а наибольшая высота около 21 м. Оно регулярно изучается автором с 1995 года и является самым крупным многовидовым местонахождением на р. Чулым. В 2003 году В.А. Коноваловой и А.В. Шпанским на этом местонахождении кроме остатков млекопитающих, были отобраны образцы на микрофаунистический и споро-пыльцевой анализы (Коновалова, 2005; Коновалова, Шпанская, 2005). Наиболее полный анализ разреза и палеонтологических находок у п. Сергеево опубликован в 2009 (Шпанская, Печерская, 2009). Хорошо привязанный к слоям материал (в Сергеево найдены только инситные остатки) делает это местонахождение важным в

биостратиграфическом анализе (оно предложено в качестве опорного для отложений каргинского горизонта) и понимании экологических особенностей фауны.

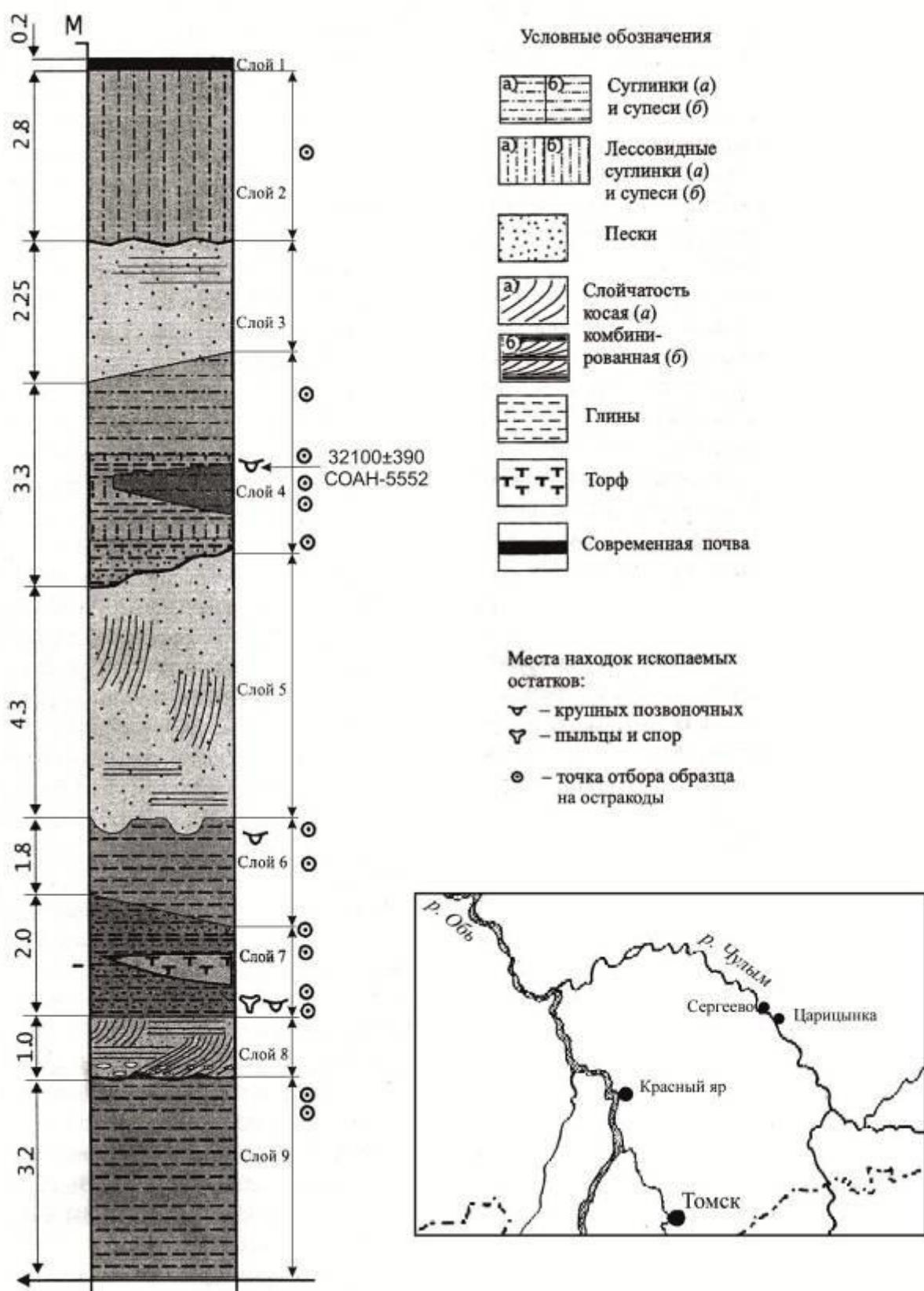


Рисунок 25 – Схема расположения местонахождения и разреза III надпойменной террасы р. Чулым у п. Сергеево (Шпанский, Печерская, 2009)

Ниже приводится описание (сверху вниз) сводного разреза III надпойменной террасы р. Чулым у п. Сергеево (рисунок 25).

Литологический состав	Мощнос ть, м	Глубин а, м
1. Современный почвенно-растительный слой (супесь серо-черного цвета)	0,2	0,2
2. Суглинки лессовидные светло-коричневого цвета (в верхней части светло-серые), массивные, с хорошо выраженной столбчатой отдельностью	2,8	3,0
3. Пески серовато-коричневые в верхней части, в нижней – с тонкими прожилками ожелезнения, горизонтально-слойчатые, средне-мелкозернистые, кварц-полевошпатовые, содержат многочисленные фрагменты полусгнивших стволов и веток деревьев	2,25	5,25
4. Чередование коричневых суглинков и голубовато-серых глин (мощность суглинистых прослоев 0,3-1,0 см; глинистых – 1-3 см) с охристыми пятнами и пятнами углистого дегрита. В нижней части слоя суглинки опесчаниваются и замещаются рыжими песками. Мощность прослоев глин увеличивается вниз по разрезу до 0,20 м. В средней по простирианию части обнажения суглинки становятся более темного от серо-коричневого до черного цвета, содержат многочисленные фрагменты ископаемых стволов и веток деревьев. К верхней границе этих суглинков приурочены остатки крупных млекопитающих мамонтового комплекса	3,3	8,55
5. Пески коричневые, в нижней части светло серые, горизонтально-косослойчатые, мелко-среднезернистые. В средней части слоя присутствуют растительные остатки (дегрит, фрагменты стволов деревьев). Отложения залегают на размытой кровле слоя 6	4,3	12,85
6. Глины темные, голубовато-серые, плотные, вязкие, включают линзочки рыжего песка и конкреции окислов железа, не выдержаны по простирианию. В слое встречаются остатки ископаемых млекопитающих	1,8	14,65
7. Чередование голубовато-серых прослоев глин и линз светло-коричневого до бурого мелкозернистого песка. Прослои глины имеют уплотненные, ожелезненные поверхности бурого цвета; мощность слойков глин 5-20 см, песков до 5 см, в линзах – до 0,20 м. Подошва слоя не ровная, имеются линзовидные карманообразные заполнения мелкозернистым песком. В средней по простирианию части обнажения в слое найдены мощные линзы торфа (мощностью до 0,5 м); торф слоистый, черного цвета, с большим содержанием растительного дегрита. В нижней части слоя обнаружены остатки крупных млекопитающих и раковины пресноводных моллюсков	2,0	16,65
8. Пески рыжевато-серые, пятнистые; в нижней части коричневатые, горизонтально- и косослойчатые, мелкозернистые с линзами мелкого гравия, содержат растительный дегрит	1,0	17,65
9. Глины темно-серые с зеленоватым оттенком, местами до черных, массивные, вязкие, слоистые, включающие мелкие обломки древесины	3,2	20,85

Отложения можно разделить на две хорошо выраженных толщи (рисунок 25). Верхняя, лессовидно-песчаная – включает в себя современный почвенный слой и отложения сартанского и каргинского горизонтов (слои 1-5); нижняя, преимущественно глинистая – состоит из чередования глин и песков, предположительно ермаковского горизонта (слои 6-9). Толщи отличаются литологическим составом, пески слоя 5 залегают с размывом на глинистых отложениях слоя 6, что дополнительно подтверждает двухчленное строение террасы.

Остатки млекопитающих известны из трех костеносных уровней. Большинство остатков происходят из средней по простирианию части слоя 4. Здесь суглинки становятся темного до черного цвета и содержат большое количество растительного дегрита и древесной растительности (в том числе крупные фрагменты стволов деревьев), что позволяет предположить развитие озерно-болотных отложений. Заболоченные условия подчеркивает и большое видовое разнообразие мелководных остракод. Впервые для отложений верхнего неоплейстоцена Западно-Сибирской равнины установлены виды остракод: *Herpetocypris reptans* (Baird), *Candona (Eucandona) hyaline*

Brady et Robertson, *Candona (Typhlocypris) insculpta* (Muller) (Коновалова, 2005). Кости млекопитающих залегают либо на границе изменения суглинков (глубина около 8 м), либо в верхней части озерно-болотных отложений. Все это позволяет говорить о том, что в каргинское время в этом месте был заросший растительностью переувлажненный участок, возможно заболоченное стариичное озеро, которое служило «ловушкой» для животных. Радиоуглеродные даты, полученные по фрагменту черепа шерстистого носорога – 32100 ± 390 лет (СОАН-5552) и метакарпальной кости пещерного льва – 34280 ± 737 лет (UBA-38455), свидетельствуют о каргинском времени накопления отложений. Необходимо отметить, что наиболее многочисленные остатки принадлежат лошадям (Таблица 3), а на втором месте *Bison priscus* и *Coelodonta antiquitatis* (сходное соотношение известно из местонахождения у п. Каргасок на р. Обь). Относительно небольшое количество остатков бизонов, всегда очень многочисленных в местонахождениях позднего неоплейстоцена, дополнительно характеризует данный участок как место не типичное для обитания этого вида.

На границе глин и песков (слои 5 и 6) была найдена большая берцовая кость *Equus* sp. белого цвета, сильно выветрелая и разрушившаяся, скорее всего переотложенная из более древних отложений. Здесь же были найдены фрагмент ребра (неопределенный) и в кровле слоя 6 лучевая кость *Bison priscus*. Исходя из имеющихся «бедных» материалов говорить о возрасте вмещающих отложений затруднительно.

В 1997 году из слоя 7 (на глубине около 18 м) получены остатки носорога *Coelodonta aff. antiquitatis* (Blum.), принадлежащие очень крупной (высота в спине не менее 2 м), но не старой особи, так как M_3 на нижней челюсти только начал стираться (Шпанский, Печерская, 2009). Позднее здесь были найдены остатки лошади, отнесенной к *Equus ex gr. mosbachensis-germanicus* и фрагмент большой берцовой кости очень крупного мамонта *Mammuthus* sp. В 2018 году по нижней челюсти носорога получена радиоуглеродная дата AMS методом >44894 лет (UBA-38452), что подтверждает более древний возраст, чем основной костеносный слой 4.

В спорово-пыльцевом комплексе, полученном из слоя 7 преобладают споры мхов и папоротников (33,9%), пыльца древесных пород составляет 10,5%. Наибольшее количество зерен принадлежит зеленому мху (*Bryales* sp.), отмечается единичные зерна сфагновых мхов, плауновых и папоротников. Древесные породы представлены ивой (*Salix* sp.), хвойными и березовыми. Из травянистых растений в большом количестве встречается пыльца полыни (*Artemisia* sp.), в меньшем количестве – нимфейных, маревых, лютиковых, смолевковых, капустных, астровых, единичные зерна розоцветных (определения И. Севастьяновой). Совместно с костями обнаружены раковины пресноводных моллюсков *Sphaerinova inflata*, *Anisus leucostoma* (L.) (определения Е.А. Новикова, ТГПУ), что предполагает мелководные стариичные условия осадконакопления. По палинологическим данным можно предположить, что

формирование вмешающей толщи происходило в холодную эпоху (большое содержание зеленых мхов и распространение злаковых). Климат был холодным, но данная территория испытывала повышенное увлажнение.

Таблица 3 – Общий видовой состав остатков млекопитающих из местонахождения у п. Сергеево на 2017 год

Виды	Кости	%
Lagomorpha		
<i>Lepus timidus</i> L.	1	0.65
Carnivora		
<i>Canis lupus</i> L.	2	1.4
<i>Panthera spelaea</i> Goldf.	3	2.0
Artiodactyla		
<i>Bison priscus</i> Boj.	27	17.5
<i>Ovibos moschatus</i> Zimmer.	1	0.65
<i>Saiga tatarica</i> L.	3	2.0
<i>Alces alces</i> L.	3	2.0
<i>Megaloceros giganteus</i> Blum.	2	1.3
<i>Rangifer tarandus</i> L.	3	2.0
<i>Cervus elaphus</i>	3	2.0
Perissodactyla		
<i>Coelodonta antiquitatis</i> Blum.	17	11.0
<i>Coelodonta</i> aff. <i>antiquitatis</i> Blum.	6	3.9
<i>Equus ex gr. gallicus</i>	56	36.4
Proboscidea		
<i>Mammuthus primigenius</i> Blum.	20	13.0
Неопределено	7	4.5
Всего: 13 видов	154	100

Анализ данных исследования остракод, выполненных В.А. Коноваловой (Коновалова, Шпанский, 2005), показал, что в составе комплекса остракод из слоя 7 преобладают холодовыносливые мелководные виды (кандиниды), живущие в современных водоемах. По наличию вида *Dolerocypris fasciata* (Muller) данный комплекс можно датировать, как поздненеоплейстоценовый (возможно, зырянского времени). Но присутствие таких видов как *Limnocythere negadaevi* (Popova), *Candona arcina* Liepin, известных из отложений нижнего-среднего неоплейстоцена позволяют считать его более древним. Таким образом, выяснение геологического возраста данных отложений требует дополнительных исследований.

За время изучения разреза из трех костеносных слоев отобрано более 150 ископаемых остатков, принадлежащих 13 видам крупных млекопитающих. Фрагменты черепов носорогов и мамонта, а также отдельные кости животных не имеют следов окатанности, что может говорить об их первичном захоронении. При этом на многих костях имеются следы погрызов, сделанные грызунами – сохранились характерные борозды. На многих костях на поверхности имеются характерные следы растворения («травления») корнями растений. Эти особенности могут указывать на то, что некоторое время остатки животных находились на дневной поверхности или их захоронение происходило в почвенном слое. Большая часть костей хранится в

Палеонтологическом музее Томского государственного университета (Таблица 3), несколько костей переданы местными жителями в районный краеведческий музей с. Первомайское.

Распределение остатков крупных млекопитающих в отложениях III надпойменной террасы р. Чулым у п. Сергеево показывает, что захоронение остатков млекопитающих происходило, как правило, во время смены гидрологического режима правого борта долины Палео-Чулыма с озерно-старичного на пойменный и русловой. Паводковыми водами в пониженный участок поймы, имеющий вытянутую корытообразную форму и глубину около 1 м, могли заноситься разрозненные костные остатки млекопитающих и даже фрагменты трупов с мягкими тканями. Перенос остатков был не значительным, о чем свидетельствует отсутствие следов окатанности, а захоронение происходило достаточно быстро, так как на костях отсутствуют следы погрызов хищниками. Данные условия периодически повторялись в течение достаточно продолжительного времени, что доказывает значительная мощность отложений.

Местонахождение **Красный Яр (Томская область)** известно более 50 лет. Э.В. Алексеевой (1980) опубликован краткий анализ около 5-7 тысяч костей, собранных в течение десяти лет (1965-1974 гг.). Сборы автора осуществляются с 1991 года по настоящее время. Общая численность полученных автором остатков превышает 5700 костей, происходящих как из пляжных сборов, так и из инситного захоронения, включая фрагмент скелета самки бизона *Bison priscus* (Шпанский, 1997; Shpansky, 2006; Shpansky et al., 2016b). Остатки принадлежат 20 видам млекопитающих.

Местонахождение находится на правом берегу р. Обь у п. Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область), около 105 км севернее г. Томска (Шпанский, 2003; Shpansky, 2006, 2014; Shpansky et al., 2016b). В данном месте протекает не основное русло р. Обь, а протока шириной около 150 метров, которая огибает остров Саргулинский (рисунок 26Б). За последнее время удалось уточнить геологическое строение обнажения у п. Красный Яр. Исследования показали, что в указанном месте река Обь размывает отложения верхнего неоплейстоцена.

	Мощность Глубина	
	м	м
1. Культурный слой: нарушенная очагами подзолистая почва, следы кострищ, остатки древесины, древесного угля, перегнивших растительных остатков, редких костей современных животных	0.2-0.5	0.2
2. Супесь палево-серого цвета, пылеватая, макропористая, бесструктурная, в верхней части пятнами окрашена переотложенным гумусом	0.6	0.8
3. Пески кварцевые, разнозернистые, голубовато-серые, слюдистые, местами желто-серого цвета, с железистыми стяжениями типа ортзандов и прослойками, тонко-горизонтально слоистые. В нижней части пески линзовидно-косослоистые, содержат глинистые включения; цвет от серого и зеленовато-серого до коричневого и бурого. В верхней части слоя найдены единичные кости <i>Alces alces</i> , <i>Bison priscus</i> , <i>Mammuthus primigenius</i> .	2.2	3.0
4. Глины вязкие, серо-сизые, слоистые с тонкими прослойками уплотненных ожелезненных коричнево-бурых глин.	1.5-2.5	5.5
5. Суглинки коричневые с бурыми прослойками в кровле и подошве, толщиной около 1.5-2 см. В слое обнаружен фрагмент скелета <i>Bison priscus</i>	0.2	5.7
6. Песок горизонтально-косослоистый (направление слоистости постоянно меняется), мелко-	2.5-3.5	9.2

среднезернистый, с линзами галечника, цвет от рыжего до темно-ржавого. Слой содержит большое количество растительного детрита и отдельные вертикально стоящие пни. В основании слоя найдены многочисленные остатки крупных млекопитающих мамонтового фаунистического комплекса и переотложенные остатки *Mammuthus trogontherii chosaricus*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Equus ex gr. mosbachensis-germanicus*.

Строение основной часть разреза представляет собой цокольную аллювиальную террасу реки Обь, сложенную чередованием отложений русловых и пойменных фаций. В основании ее залегают каргинские косослоистые, местами ожелезненные пески. В правой размытой части разреза мощность глин (слой 4) увеличивается до 5 метров (рисунок 26А), а сверху с размывом перекрывается большой линзой торфяника с максимальной мощностью около 1.5 м и протяженностью 450 м. Торфяник имеет молодой возраст (не старше 300 лет), так как в верхней части содержит многочисленные стволы деревьев со следами хозяйственного использования.

Местонахождение Красный Яр изучается автором более 25 лет. В пределах изученного обнажения выявлено три участка с залеганием костей в аллювиальных отложениях. Из песков слоя 3 получено несколько экземпляров костей млекопитающих мамонтовой фауны. По большой берцовой кости *Bison priscus* и бивню *Mammuthus primigenius* получены радиоуглеродные даты 18505 ± 215 (СО РАН-5555) и 25650 ± 420 (СО РАН-5201) (Таблица 4). Основные скопления костей, включая фрагменты скелетов, приурочены к пескам слоя 6. Одно из них в кровле песков и тонком слое суглинков (слои 6 и 5) расположено в 50 м ниже устья Черной речки (Шпанский, Печерская, 2006). К ним приурочено залегание остатков скелета *Bison priscus* Boj., координаты находки $57^{\circ}07'41.5''$ с.ш. $84^{\circ}31'32.1''$ в.д. (точка 2, рисунок 26А). В спорово-пыльцевом спектре (определения И.А. Севастьяновой и С.Н. Бабенко), полученном из слоя 5, с ископаемыми костями *B. priscus*, наибольшее количество (42.1%) составляет пыльца древесных пород, в основном хвойных (*Pinus sylvestris*, *P. sibirica*), небольшая часть пыльцы бересклета (*Betula pendula*) и ивы (*Salix* sp.). Травы (всего 7.1%) представлены единичными зернами астровых, цикориевых, маревых, в большом количестве встречаются полыни (*Artemisia* sp.). В меньшем количестве (1.6%) встречаются споры зеленого мха (*Bryales* sp.) и плауна (*Lycopodium* sp.). Набор спор и пыльцы предполагает достаточно теплые и влажные условия во время формирования отложений.

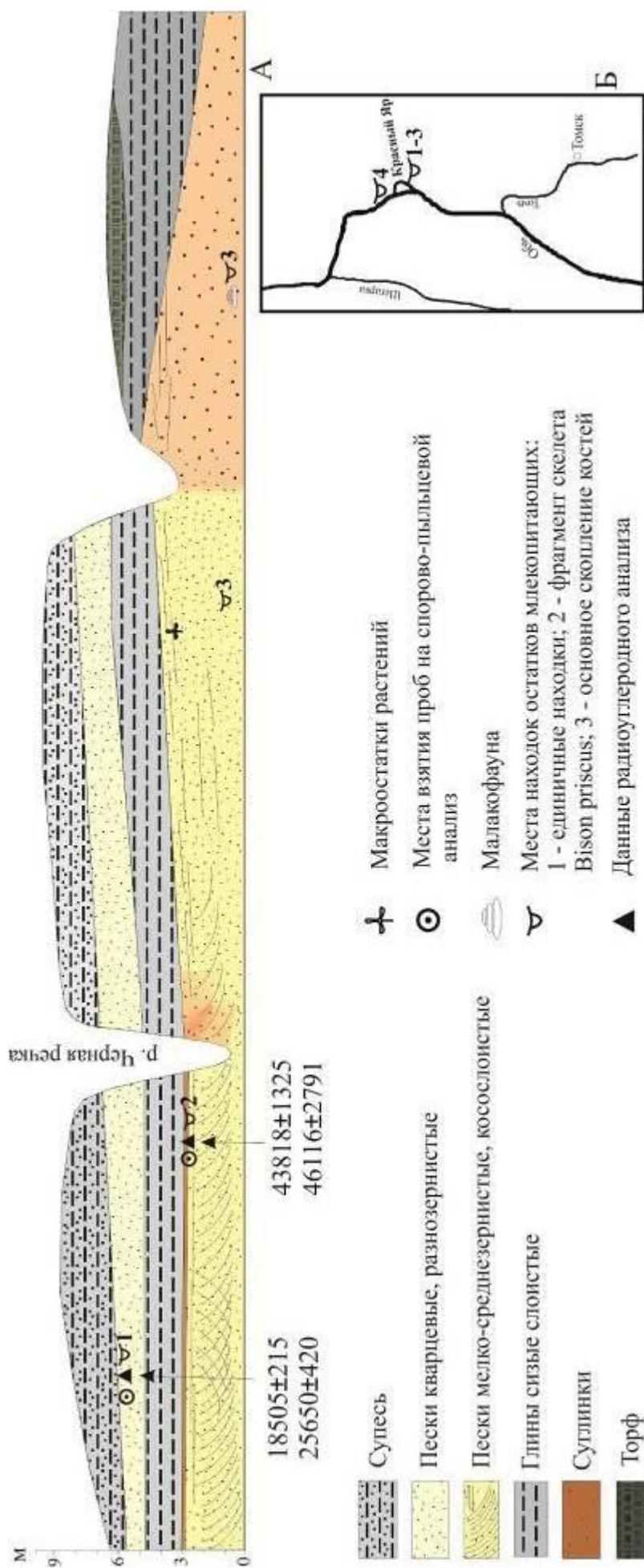


Рисунок 26 – Положение местонахождений остатков крупных млекопитающих у п. Красный Яр (Томская область): А – схема разреза четвертичных отложений; Б – географическое положение местонахождений: 1-3 коренное захоронение, 4 – переотложенные остатки на «Дикой косе» ниже по течению р. Обь. Под разрезом указаны радиоуглеродные даты по костям

Таблица 4 – Результаты радиоуглеродного датирования костей из местонахождений Григорьевка (Павлодарская обл.) и Красный Яр (Томская обл.) (Shpansky et al., 2016b с добавлениями)

Местонахожде ние	Вид	Коллекционный номер	Кость	Номер анализа	% collagen	C:N _{at}	¹⁴ C не калиброванн ый возраст	Калибранный возраст (2sd)
Григорьевка	<i>Bison priscus</i>	МП ПГПИ 1222-38	Femur	UBA-21203	n/a	n/a	(no collagen)	n/a
				UBA-21204	n/a	n/a	(no collagen)	n/a
	<i>Megaloceros giganteus</i>	ПМ ТГУ 55/1	Skull	UBA-25871	n/a	n/a	(no collagen)	n/a
Красный Яр	<i>Bison priscus</i>	ПМ ТГУ 5/1764	Tibia	SB RAS-5555	n/a	n/a	18505±215	21859-22856 BP
	<i>Mammuthus primigenius</i>	ПМ ТГУ 5/1741	Tusk	SB RAS-5201	n/a	n/a	25650±420	28888-30756 BP
	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	ПМ ТГУ 5/740	Astragal	UBA-21200	n/a	n/a	(no collagen)	n/a
				UBA-21201	n/a	n/a	(no collagen)	n/a
	<i>Bison priscus</i>	ПМ ТГУ 5/1744	Skull	UBA 25872	4.0	3.3	>44926	n/a
	<i>Bison priscus</i> (скелет)	ПМ ТГУ 8/10	Humerus	UBA-21202	6.7*	3.3*	43665±1456**	44618-49824 BP
				UBA-21643	n/a	n/a	46116±2791	n/a
	<i>Bison priscus</i>	ПМ ТГУ 5/1511	Skull	UBA-25870	1.6	3.4	37917±913	40520-43489 BP
	<i>Panthera spelaea</i>	ПМ ТГУ 5/524	Humerus	UBA-28337			>48614	
		ПМ ТГУ 5/644	Humerus	UBA-30469			Failed	
		ПМ ТГУ 5/3626	Humerus	UBA-30470			>46113	
		ПМ ТГУ 5/4904	Humerus	UBA-30471			>46113	
	<i>Crocuta spelaea</i>	ПМ ТГУ 5/3043	Tibia	UBA-28335			43141±2371	41205-[48051] BP
	<i>Ursus savini rossicus</i>	ПМ ТГУ 5/2705	Tibia	UBA-28336			>48614	

* Представлены средние значения для UBA-21202/6-15.

** The date represents fifteen ¹⁴C ages (UBA 21202/1-15) combined using uncertainty-weighted means.

Большая часть костей происходит из основания слоя 6 (включая черепа бизонов, лошадей, мамонтов) и с береговой отмели (ниже по течению), на которую вымываются кости. Кроме костных остатков от 19 видов крупных млекопитающих мамонтовой фауны (Таблица 5) встречены единичные остатки птиц и рыб. Среди полученных материалов имеется около 48 зубов и костей (включая 17 зубов и одну пятую кость, указанные Э.В. Алексеевой) *Stephanorhinus kirchbergensis* Jager, которые по мнению автора переотложены из более древних отложений (Shpansky, Billia, 2012; Шпанский, 2016). Сохранность этих костей аналогична костям животных мамонтовой фауны. Поэтому была сделана попытка провести радиоуглеродный анализ AMS методом астрагала (ПМ ТГУ 5/740) *S. kirchbergensis*, которая показала отсутствие коллагена в кости (Таблица 4), что, по мнению автора, подтверждает более древний возраст этих остатков и их переотложение. Можно также предположить переотложение черепа *B. priscus* (PM TSU 5/1744), который имеет значительно более крупные размеры и морфологическое строение сходное с *B. p. priscus* (=*B. p. longicornis*) жившего в среднем неоплейстоцене. Результаты радиоуглеродного анализа этого черепа показали, что его возраст находится за пределами чувствительности метода. Запредельной оказалась и серия дат по остаткам *Panthera spelaea* и *Ursus savini rossicus*, собранных с песчаной косы ниже по течению. В 2012 году по плечевой кости (ПМ ТГУ 8/10) скелета *B. priscus* проведен радиоуглеродный анализ. Возраст скелета оказался около 45 тыс. лет (Таблица 4). Близкий результат был получен по еще одному черепу бизона (ПМ ТГУ 5/1511) из этих же отложений, и большой берцовой кости *Crocuta spelaea*. Всего из местонахождения Красный Яр было продатировано 12 костей – две кости из слоя 3 и девять костей из слоев 5 и 6, в том числе кость от скелета бизона и два черепа от других особей бизонов (Таблица 4). Полученные результаты позволили пересмотреть геологический возраст отложений, обнажающихся в данном разрезе, и сопоставить их с каргинским горизонтом. Ранее для слоя 5 предполагался более молодой возраст – конец позднего неоплейстоцена или ранний голоцен (MIS 1-2) (Shpansky, 2006). При этом, местонахождение Красный Яр (Томская обл.) наряду с многовидовыми местонахождениями из Новосибирской области (Тараданово, Красный Яр, Орда и др.) наиболее полно отражает видовое разнообразие фауны крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена (Таблица 5). А наличие достаточно большого количества остатков детенышей шерстистого носорога и мамонта разного индивидуального возраста (Машенко, Шпанский, 2002; Шпанский, Печерская, 2007а; Shpansky, 2014) говорит о незначительных процессах выборочности при захоронении остатков.

Таблица 5 – Видовой состав остатков млекопитающих из местонахождения Красный Яр (Томская обл.) (по данным автора на 2017 г.)

Виды	Количество костей	%	Количество особей (min)	%
<i>Castor fiber</i> L.	11	0.2	4	0.86
<i>Lepus timidus</i> L.	6	0.1	3	0.65
<i>Panthera spelaea</i> Goldf.	52	0.9	5	1.1
<i>Ursus savini rossicus</i> Vereshchagin	22	0.4	3	0.65
<i>Ursus arctos</i> L.	8	0.14	3	0.65
<i>Crocuta crocuta spelaea</i> Goldf.	2	0.04	1	0.22
<i>Canis lupus</i> L.	25	0.45	11	2.4
<i>Gulo gulo</i> L.	3	0.05	2	0.43
<i>Meles leucurus</i> Hodgson	2	0.04	1	0.22
<i>Mammuthus primigenius</i> Blum.	564	10.1	33	7.1
<i>Bison priscus</i> Boj.	2325	41.8	159+3	35.0
<i>Ovibos moschatus</i> Zimmermann	8	0.14	1	0.22
<i>Saiga tatarica</i> L.	21	0.4	3	0.65
<i>Alces alces</i> L.	413	7.4	27	5.8
<i>Megaloceros giganteus</i> Blum.	255	4.6	22	4.75
<i>Cervus elaphus</i> L.	107	1.9	6	1.3
<i>Rangifer tarandus</i> L.	31	0.56	3	0.65
<i>Coelodonta antiquitatis</i> Blum.	431	7.75	44	9.5
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> Jager	21	0.4	2	0.43
<i>Equus ex gr. Gallicus</i> Prat	1112	20.0	127	27.4
Не определенно	142	2.6		
Всего (n=20)	5561	100	463	100

В пределах нижнего течения р. Иртыш можно отметить крупное многовидовое местонахождение представителей мамонтовой фауны – **Юровск** (более 1300 костей, таблица 20), привязанное к отложениям III надпойменной террасы р. Иртыш (Бобковская, 2002). Радиоуглеродное датирование древесины из костеносного слоя показало каргинский возраст местонахождения (30-31 тыс. лет), прямых датировок по костям пока нет. В этом местонахождении отмечено преобладание остатков *Mammuthus* sp. и *Coelodonta antiquitatis*, отсутствие оленей (кроме *Rangifer tarandus*) и хищных млекопитающих, найдено всего три кости *Canis lupus* (Таблица 20). Другие, отмеченные ею места находок костей, не имеют геологической привязки и представляют собой пляжные сборы.

На западе Западно-Сибирской равнины в долине реки Сосьва открыта серия естественных местонахождений и палеолитических памятников (Сериков, 2007; Chlachula, Serikov, 2011). Эти местонахождения имеют близкий возрастной интервал 15-23 тысяч лет (рисунок 20). Наиболее крупным местонахождением из них, с богатым видовым составом, является **Евалга**, здесь найдено более 800 костных остатков от 11 видов млекопитающих.

Одним из самых северных местонахождений остатков крупных млекопитающих является **Хэхэданаяха** (бассейн р. Юрибей, п-ов Ямал). Материал собран на береговой отмели и включает остатки мамонта, лошади, северного оленя, овцебыка и бизона (Косинцев, 2008).

Радиоуглеродное датирование показало, что остатки принадлежат животным, погибшим во второй половине каргинского термохона (24-24.7 тыс. лет и 31.2-31.6 тыс. лет).

Отдельные интересные находки известны из других местонахождений. Так единичные костные остатки джейрана *Gazella subgutturosa* были найдены у с. Канай (Восточно-Казахстанская обл.) (Кожамкулова, 1981). Остатки кулана *Equus hemionus* Pallas Б.С. Кожамкулова (1969) описывает из окрестностей с. Бобровка (Павлодарская обл.) и с. Чаглинка (Кокчетавская обл.). Труп подростка мамонта на р. Юрибей, получивший название «Юрибейского мамонта» (Дуброво, 1982), до сих пор является уникальной находкой, так как принадлежит самке в возрасте 8-10 лет. Череп очень мелкого мамонта с сильно стертыми МЗ найден автором на р. Чулым у п. Причулымский (Шпанский, 2003а).

Таким образом, краткий анализ основных местонахождений крупных млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины показал их наиболее частую приуроченность к аллювиальным и озерно-аллювиальным отложениям. Это определяет значительную разрозненность остатков и редкую встречаемость скелетов или их фрагментов. При этом в отложениях позднего неоплейстоцена довольно часто формировались крупные многовидовые и моновидовые местонахождения (скопления костей мамонтов в Шестаково, Волчей Гриве и др.), насчитывающие от нескольких сотен до нескольких тысяч костей крупных млекопитающих. Часто в многовидовых местонахождениях присутствует значительное количество переотложенного костного материала из более древних отложений. Влияние палеолитического человека на формирование «мамонтовых кладбищ» во второй половине позднего неоплейстоцена было крайне не значительным (см. раздел 4.4).

Стратиграфическое положение основных местонахождений крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины представлено на рисунке 27. На схеме хорошо видно не равномерное распределение местонахождений по временным интервалам плейстоцена. Наиболее полно представлены местонахождения среднего-позднего неоплейстоцена, известно несколько крупных местонахождений в отложениях палеоплейстоцена в Павлодрском Прииртышье и очень слабо охарактеризованы остатками крупных млекопитающих отложения эоплейстоцена. Местонахождения палеоплейстоцена – эоплейстоцена – раннего неоплейстоцена приурочены к южной части Западно-Сибирской равнины. В Павлодарском Прииртышье, в аллювии бассейна пра-Иртыша в палеоплейстоцене и позднее, в неоплейстоцене, накапливались мощные песчаные толщи с большим количеством остатков млекопитающих. Очень слабую представительность имеют местонахождения эоплейстоцена, приуроченные к отложениям кочковского горизонта. Можно предположить, что это связано со слабой обнаженностью отложений (преимущественно в пределах Приобского плато и Предалтайской равнины) и с преобладающими озерно-аллювиальными отложениями (Архипов,

1971). Широко распространенные красноцветные и зеленоватые иловатые суглинки, вероятно, имели невысокую скорость накопления, что и явилось причиной редкой (как правило, единичные находки) встречаемости остатков крупных млекопитающих.

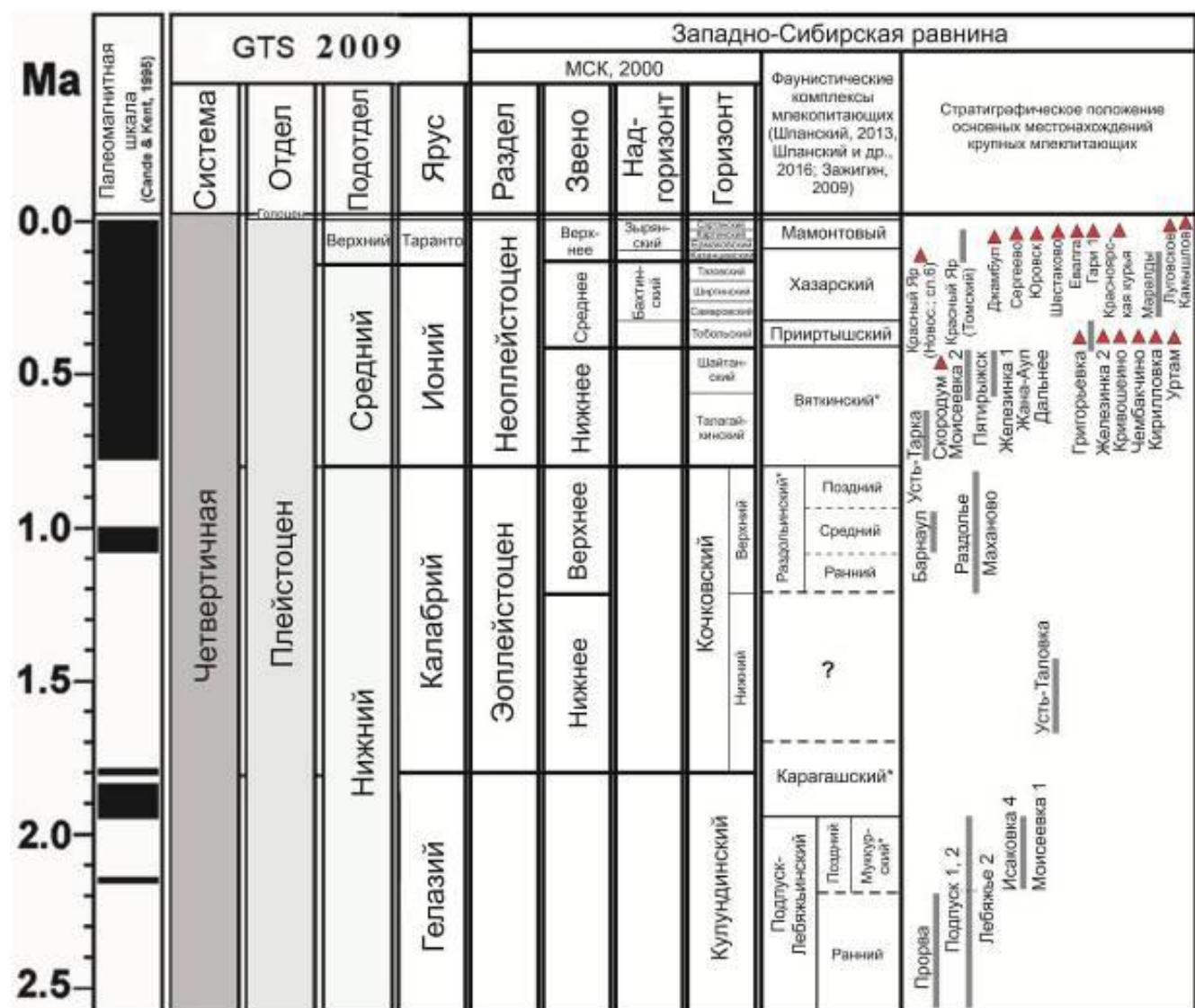


Рисунок 27 – Стратиграфическое положение основных местонахождений плейстоценовых крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины

Многометровые толщи, переслаивающихся диагонально и горизонтально слоистых песков обнажаются, преимущественно, по правому берегу р. Иртыш в Павлодарском Прииртышье (Ямышево, Пятирыжск-Мосеевка-Железинка, Урлютюб), в нижнем течении р. Иртыш (Чембакчино, Горная Суббота, Скородум и др.) и в Томском Приобье (Вороново, Уртам, Кривошеино). В нижней своей части они содержат многочисленные остатки крупных млекопитающих вяткинского фаунистического комплекса. Наиболее многочисленные остатки получены в разрезе между селами Моисеевка и Железинка с руководящими формами для раннего неоплейстоцена – *Mammuthus trogontherii trogontherii*, *Crocuta crocute prasaelaea*, *Bison*

schoetensacki и др. Подтверждением инситности этих остатков может являться находка в этих же отложениях фрагмента скелета *M. trogontherii trogontherii* у с. Пятирыжск (Шпанский и др., 2008). Верхняя часть диагональных песков в разрезе между Моисеевкой и Железинкой характеризуется находками *C. crocata spelaea*, *Ursus savini rossicus*, *Bison priscus* и др., имеющих более молодой – средне-поздненеоплейстоценовый возраст. Диагональные пески тобольской свиты охарактеризованы прииртышским комплексом млекопитающих, наиболее полно представленного в местонахождении Григорьевка. Здесь уже многочисленными являются остатки *M. trogontherii chosaricus*, *Megaloceros giganteus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Elasmotherium sibiricum* и др. Эти остатки также являются инситными, так как включают фрагменты скелетов и черепа оленей с рогами (Шпанский и др., 2007; Shpansky et al., 2016b).

Естественные местонахождения позднего неоплейстоцена, охарактеризованные остатками представителей мамонтовой фауны, на территории Западно-Сибирской равнины приурочены в основном к аллювиальным (как правило, многовидовые местонахождения) отложениям или элювиально-делювиальным (единичные остатки разных видов или скопления остатков мамонтов).

3 Видовой состав и стратиграфическое распространение фаунистических комплексов крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины в четвертичном периоде

Первая биостратиграфическая схема по млекопитающим, хорошо обоснованная значительным фактическим материалом, была опубликована В.И. Громовым в 1939 г. Для позднего плиоцена и четвертичного периода европейской части СССР им выделено девять фаунистических комплексов: хапровский, псекупский (разделяемый на нижний и верхний), таманский, тираспольский, хазарский и верхнепалеолитический (с выделенным позднемустьерским) (Громов, 1939, 1948). Для Западно-Сибирской равнины, с высокой долей уверенности, им предложены хазарский и верхнепалеолитический комплексы. О более древних комплексах имеется только указание на присутствие «отдельных руководящих элементов». Под фаунистическим комплексом В.И. Громов понимал совокупность видов животных, характерных для «определенных более или менее значительных стратиграфических единиц квартера и для определенных территорий» (Громов, 1939, с. 200). В качестве руководящей группы крупных млекопитающих В.И. Громовым предложена филогенетическая линия мамонтоидных слонов (*Archidiskodon-Mammuthus*). Позднее он провел сопоставление фаунистических комплексов Восточной Европы со временем существования отдельных форм мамонтоидных слонов, что стало определяющим для оценки стратиграфического объема комплексов (Громов, 1961; Громов и др., 1965). Тем самым фаунистические комплексы стали биохронами слонов филогенетической линии *Archidiskodon-Mammuthus*. Такое понимание фаунистических комплексов сохраняется до настоящего времени.

Развитие идей В.И. Громова по биостратиграфии Северной Азии вообще и Западно-Сибирской равнины в частности произошло в 1960-1970 года. В это время усилиями многих геологических организаций были проведены разнообразные геолого-съемочные, поисково-разведочные и биостратиграфические работы. В ходе их выполнения выявлено много местонахождений неогеновых и четвертичных крупных и мелких млекопитающих, собран обширный фактический материал. Местонахождения древних фаун выявлены только в южной части Западной Сибири – верхнем и среднем течении рек Иртыш, Обь, Ишим, где в естественных обнажениях вскрываются миоцен-плиоценовые и четвертичные отложения. Для позднего плиоцена и эоплейстоцена Э.А. Вангенгейм и В.С. Зажигиным (1965) были предложены бетекейский, лебяжинский и раздольинский комплексы, позднее преимущественно по мелким млекопитающим выделены кизихинский и вяткинский комплексы (Вангенгейм, Зажигин, 1972; Зажигин, 1980). Обобщение этих материалов сделано в монографии Э.А. Вангенгейм (1977). В состав Западно-Сибирских «антропогеновых» комплексов млекопитающих она включала бетекейский и подпук-лебяжинский комплексы,

до недавнего времени характеризовавших средний – поздний плиоцен (Вангенгейм, 1977). Ею разработаны основные принципы построения биохронологических шкал по млекопитающим для плиоцена и плейстоцена (Вангенгейм, 1982; Вангенгейм, Тесаков, 2008) и дана четкая формулировка понятия фаунистический комплекс (Вангенгем, 1977, 1982). К уже традиционным «Громовским» критериям выделения комплексов добавлено важное «условие – наличие типового местонахождения» (Вангенгейм, 1977, с. 71).

До настоящего времени нечеткими оставались оценки фауны среднего неоплейстоцена. Сложилась ситуация, когда в пределах одной зоogeографической провинции выделено два условно одновозрастных комплекса видов – прииртышский (Кожамкулова, 1969, 1981) и «фауна Татарки» (Вангенгейм, 1977), отвечающие первой половине среднего неоплейстоцена и сопоставляемые с сингильским комплексом Восточной Европы. Типовым районом В.С. Кожамкулова обозначила Павлодарское Прииртышье, местонахождение у с. Татарка (Омская обл.) также находится в пределах этого района. При этом возрастной интервал существования прииртышского комплекса Б.С. Кожамкуловой оценивался очень широко от конца раннего неоплейстоцена до начала позднего неоплейстоцена, а «фауна Татарки» представляет собой локальную фауну, материал которой, в основном, происходит из пляжных сборов Р.А. Зиновой 1966-1967 годов (коллекция ГИН № 895).

П.А. Тлеубердина определяет фаунистический комплекс млекопитающих, «как комплекс видов, не повторяющийся во времени, характерный для определенного отрезка геологического времени и имеющий ареал с наличием типового местонахождения (опорного разреза)» (Тлеубердина, Раюшкина, 1993; с. 7).

В своей монографии В.С. Зажигин (1980, с. 46) писал: «...под самостоятельным стратиграфическим комплексом млекопитающих понимается все сообщество видов млекопитающих одной зоogeографической провинции определенной ландшафтно-климатической зоны, отличающееся от более древнего и более молодого сообщества млекопитающих данной территории характерным только для него видовым составом, количественным соотношением представителей различных систематических групп и уровней их эволюционного развития». Несколько отличные определения, но близкие между собой дают Л.И. Маруашвили и Э.А. Вангенгейм. Определение Л.И. Маруашвили (1985, с. 268) звучит следующим образом: «Фаунистический комплекс – комплекс видов млекопитающих (или др. классов животных), не повторяющийся во времени, характерный для определенной палеозоогеографической области или провинции и отличающийся от других комплексов (более древних или более молодых) присутствием только ему свойственной стадии эволюционного развития». У Э.А. Вангенгейм (1977, с. 71; 1982, с. 266) определение очень сходно, только понижается на одну ступень ранг палеозоогеографической биохории: «Биостратиграфический

фаунистический комплекс – комплекс видов млекопитающих, не повторяющийся во времени, характерный для каждой палеозоогеографической подобласти (или провинции) и отличающийся от других таких же комплексов – более древних или более молодых – присутствием только ему свойственной стадии эволюционного развития в одной или нескольких филетических линиях». По мнению автора, провинциальный статус фаунистических комплексов характерен для более древних (палеоплейстоцен-ранний неоплейстоцен), для хазарского и мамонтового комплексов статус расширяется до подобласти.

Стратиграфический объем выделенных фаунистических комплексов млекопитающих различен. Временные интервалы существования отдельных комплексов могут соответствовать одному или нескольким звеньям принятой для Западно-Сибирской равнины стратиграфической шкалы (Унифицированная..., 2000).

3.1 Биостратиграфическое значение ископаемых млекопитающих и распространение отдельных таксонов в квартере на территории Западно-Сибирской равнины

3.1.1 Биостратиграфическое значение ископаемых млекопитающих Западно-Сибирской равнины

Среди многочисленных групп организмов, используемых в биостратиграфических целях для анализа геологического возраста четвертичных отложений, наибольшее значение имеют мелкие и крупные млекопитающие. Они обладают рядом бесспорных преимуществ, делающих их незаменимыми. Их распространение отмечено повсеместно в континентальных отложениях Бореальной Евразии. Зубы и кости ископаемых млекопитающих хорошо сохраняются в отложениях различных фациально-генетических типов². Быстрая эволюция практически всех групп наземных млекопитающих привела к появлению в течение столь короткого времени, как четвертичный период, не только новых видов, но и новых родов. Это позволило обосновать и выделить фаунистические комплексы разного геологического возраста. Широкое географическое распространение многих видов в пределах Палеоарктической области позволяет проводить региональные и межрегиональные корреляции отложений и событий четвертичного периода. Тесная взаимосвязь растительноядных млекопитающих с ландшафтами делает их очень важной основой для оценки ландшафтно-климатических параметров среды обитания. В своем фундаментальном труде, по палеонтологическому обоснованию стратиграфии четвертичного периода по млекопитающим, Э.А. Вангенгейм (1977; с. 5)

² Довольно распространены случаи переотложения древних остатков в более молодые отложения, особенно в аллювиальных толщах. Как правило, более древние остатки несут следы окатанности и часто отличаются степенью минерализации от более молодых остатков.

отмечает, что для успешного использования «млекопитающих в биостратиграфии, необходимо знать не только филогенетические взаимоотношения различных форм, эволюционные тенденции в каждой линии, но и пространственные особенности распространения животных, обусловленные влиянием биологических, географических и геологических факторов».

Важной предпосылкой для использования фауны млекопитающих в стратиграфических целях является прямая связь изменений фауны с изменениями ландшафтов и синхронности этих событий в геологических масштабах времени. Изменения проявляются в динамике видового состава, соотношении численности видов, приуроченных к различным ландшафтным условиям, морфологическим изменениям в отдельных филогенетических линиях. Э.А. Вангенгейм и В.С. Зажигин (1965; с. 301) отмечают, что «локальные изменения ландшафта приводят к формированию местных рас млекопитающих. Крупные физико-географические преобразования вызывают изменения форм млекопитающих на протяжении всего их ареала». Это позволяет синхронизировать фаунистические комплексы млекопитающих с комплексами растений и континентальных беспозвоночных и использовать млекопитающих не только для стратиграфических целей, но и для палеогеографических реконструкций.

В четвертичном периоде сложилась широтная ландшафтная зональность, которая обусловила очень обширные ареалы многих видов млекопитающих, при этом распространение новых форм в пределах ареалов, по геологическим масштабам времени, происходило очень быстро (Kurten, 1960). Эта особенность распространения млекопитающих широко используется для региональных и межрегиональных сопоставлений фаунистических комплексов, корреляции геологических тел и событий.

Высокая степень изученности динамики видовых составов западноевропейских фаунистических сообществ, хорошая привязка и использование абсолютной геохронологии позволили разработать последовательность зон млекопитающих для неогена и квартера – MN-MQ (Feifar et al., 1998; Guerin, 1982, 1989, 2007; Mein, 1990). Позднее для Восточной Европы было предложено биозональное деление квартера по мелким млекопитающим (Вангенгейм и др., 2001; Вангенгейм. Тесаков, 2008; Тесаков, 2004)

Климатические и ландшафтные изменения в четвертичном периоде происходили относительно быстро, что в той или иной мере отражалось на эволюционном развитии отдельных филогенетических линий млекопитающих. Но скорости изменений в разных линиях различны, животные наиболее тесно связанные питанием и образом жизни с грунтами и типами растительности изменялись быстрее. В отдельных филогенетических линиях произошли изменения не только на видовом, но и родовом уровне (мамонтоидные слоны, овцебыки, олени, носороги, лемминги, полевки и др.). Поэтому среди большого систематического разнообразия четвертичных млекопитающих можно выделить группы, имеющие наибольшее

стратиграфическое значение и группы, чья частота встречаемости остатков или время существования не позволяют широко использовать при оценке геологического возраста. Общепринятой ортостратиграфической группой среди крупных четвертичных млекопитающих является филогенетическая линия мамонтоидных слонов *Archidiskodon* – *Mammuthus*, хорошо изученная для всех временных интервалов четвертичного периода. Эволюционные изменения морфологических особенностей зубов мамонтоидных слонов позволяют использовать их для определения возраста горных пород с высокой степенью достоверности. В основе выделения фаунистических комплексов крупных млекопитающих также лежит смена отдельных представителей слонов мамонтоидной линии. Для выделения фаунистических комплексов плеистоцена Западной Сибири по мелким млекопитающим используются формы филетической линии *Microtus (Terricola) hintoni* – *M. (Stenocranius) gregalis*, совместно с другими представителями грызунов (Дупал, Галкина, 2000).

3.1.2 Стратиграфическое распространение отдельных таксонов четвертичных крупных млекопитающих в Западной Сибири

Ниже автором приведен краткий обзор стратиграфического распространения отдельных таксонов четвертичных млекопитающих в пределах Западно-Сибирской равнины, с разделением по семействам.

Семейство Elephantidae.

Наиболее распространенными находками слонов в пределах Западно-Сибирской равнины являются остатки представителей филогенетической линии *Archidiskodon-Mammuthus*. Часто встречаются и хорошо диагностируемыми, являются зубы слонов. В пределах Западно-Сибирской равнины известны остатки *Archidiskodon meridionalis gromovi* Garutt et Alexejeva, *A. m. meridionalis* (Nesti), *Mammuthus trogontherii trogontherii* Pohlig, *M. t. chosaricus* Dubrovo, *M. primigenius* Blumenbach (рисунок 28). Остатки более ранней формы архидискодонтного слона – *A. rumanus*, известной из отложений раннего виллафранка Европы, на территории Западно-Сибирской равнины не обнаружены.

Наиболее древние находки мамонтоидных слонов на территории Западно-Сибирской равнины известны из отложений иртышской свиты в местонахождениях Лебяжье 2, Подпуск 1 и 2. По морфологическим особенностям их зубы отнесены к *A.m. gromovi* (Таблица 6).

Остатки номинативного южного слона (*A. m. meridionalis*) встречаются редко, известны фрагменты зубов и фаланга пальца из верхней части иртышской свиты местонахождений Лебяжье 2 и Моисеевка 1 (Павлодарская обл.) и зубы из отложений кочковского горизонта у с. Усть-Таловка (Алтайское Прииртышье) (Вислобокова, 1973а; Жылкибаев, 1975). При этом морфометрические параметры зубов имеют переходный характер от *A. m. gromovi* к *A. m.*

meridionalis (Таблица 6). На юго-западе равнины остатки известны у г. Аркалык из жуншиликской свиты эоплейстоцена (Кожамкулова, 1969; Жылкибаев, 1975). Время распространения южного слона оценивается в пределах второй половины палеоплейстоцена – первой половины эоплейстоцена.

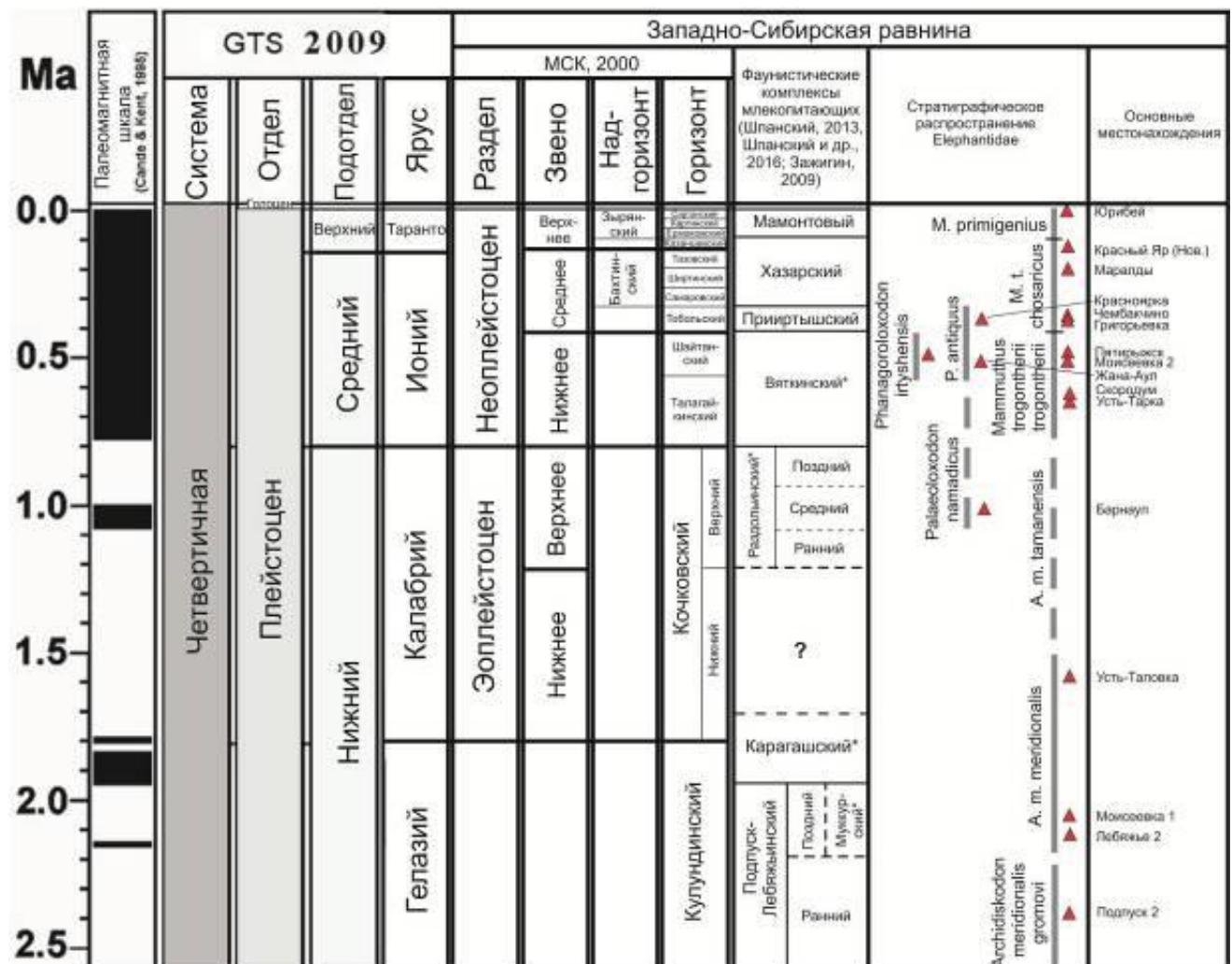


Рисунок 28 – Схема стратиграфического распространения слонов семейства Elephantidae в пределах Западно-Сибирской равнины

Остатки слонов рода *Mammuthus* Burnett встречаются значительно чаще и не только в виде изолированных зубов. Для *M. trogontherii trogontherii* автором описано два скелета – из Пятирыжска на р. Иртыш (Шпанский и др., 2008) и Усть-Тарки на р. Омь (Шпанский и др., 2015). Последние коренные зубы у слона из Усть-Тарки сильно стерты и по своему строению выглядят более примитивными (Таблица 7), и представляются переходным типом от *A. meridionalis* к *M. trogontherii*. Можно предположить, что геологический возраст этого слона более ранний (начало раннего неоплейстоцена), чем слона из Пятирыжска.

Фрагмент зуба архидискодонтного слона отмечен И.А. Вислобоковой (1973а) из местонахождения Моисеевка 2 на р. Иртыш. Ею высказано предположение о принадлежности

его прогрессивной форме *A. t. tamanensis* Dubrovo. По материалам из отложений раннего неоплейстоцена местонахождений Северного Казахстана (преимущественно из Павлодарского Прииртышья) К.Ж. Жылкибаевым (1975) выделен новый вид – актюбинский слон (*Archidiskodon aktjubiensis* Zhyl.). По мнению автора, морфометрические параметры зубов *A. aktjubiensis* сопоставимы с параметрами зубов скелетов *M. t. trogontherii* из Пятирыжска и Азова и зубом, описанным И.А. Вислобоковой (1973а) из Моисеевки 2 (Таблица 7). В пользу этого говорит и происхождение использованного К.Ж. Жылкибаевым материала из местонахождений Моисеевка 2 и Железинка 1, представляющих, вместе с Пятирыжским, серию обнажений в пределах одного разреза на правом берегу р. Иртыш (см. Главу 2).

Таблица 6 – Размеры (мм) зубов *Archidiskodon meridionalis* из местонахождений Западно-Сибирской равнины и Восточной Европы

Местонахождение, коллекционный номер, источник	Длина коронки	Ширина коронки	Высота коронки	Количество пластин	Частота пластин на 10 см	Толщина эмали
<i>Archidiskodon meridionalis gromovi</i>						
Подпук 2, ИгиГ 288/314, ГИН б/н (M3) (Вислобокова, 1973)	232*-325	87,2-96,9	104-148,8	8,5*-13	3,5-5	3,5-4
Хапровские отложения (Приазовье), n=33 (M3) (Baygusheva, Titov, 2012)	216-297	87,8-121	92-140	10-14	3,5-5,13	2,6-4
<i>Archidiskodon meridionalis meridionalis</i>						
Лебяжье 2, ИгиГ 327/351 (M3) (Вислобокова, 1973)		100	157*		4,5-5	3-3,5
Моисеевка 1, ИЗ 3359-111/52 (M2) (Жылкибаев, 1975)	202*	95		7,5*	4,5	3-4
Моисеевка 1, ИЗ 3360-111/52 (m2) (Жылкибаев, 1975)	215*	95	135*	7*	4,5	3,5-4
Усть-Таловка, ИгиГ 328/352 (M3) (Вислобокова, 1973)		121,5			4,5-5	3-3,5
Усть-Таловка, ГИН б/н (m3) (Вислобокова, 1973)	320	115,5; 117,1	153	15; 12*	5; 5,25	2,5-3
Миасс (Челябинская обл.), ПМ ТГУ 15/1, 15/3 (M3) (Шпанский, 1999)	240	107	195	17; 13*	5,5	3
Георгиевск и Псекупс (Северный Кавказ), n=6 (M3) (Baygusheva, Titov, 2012)	253-327	104-121	125-172	12-14	4,25-5	2,7-3,6
<i>Archidiskodon meridionalis tamanensis</i>						
Синяя Балка и Богатыри (Приазовье), n=7 (m3) (Baygusheva, Titov, 2012)				15-17	5-5,5	2,6-3,3
*Неполные размеры зубов						

Смена трогонтериевого слона хазарским *M. t. chosaricus* произошла на границе раннего и среднего неоплейстоцена. В прииртышском комплексе в местонахождении Григорьевка уже присутствует *M. t. chosaricus* (Шпанский и др., 2007). К этому же слону автор относит (Шпанский и др., 2015) череп из Асино и скелет из Чембакчино, описанный П.А. Косинцевым как *M. t. trogontherii* (Косинцев и др., 2004). Наиболее поздними находками хазарского слона являются остатки из слоя 6 местонахождения Красный Яр (Новосибирская обл.) (Васильев, 2005). Возраст этих отложений оценивается как казанцевский. В Восточной Европе в составе

шкурлатовского комплекса в микулинское время уже существовал слон со строением зубов переходного типа от *M. t. chosaricus* к *M. primigenius* (Таблица 7), обозначенный Л.И. Алексеевой как ранний тип мамонта (Алексеева, 1990; Алексеева и др., 1984). Но основные морфологические признаки зубов (частота пластин на 10 см, толщина эмали) слонов из Шкурлата и Межевихино находятся в пределах изменчивости *M. t. chosaricus* из других местонахождений. При этом, И.А. Дуброво (Дуброво и др., 2007) для Восточной Европы указывает находку *M. trogontherii chosaricus* в отложениях микулинского межледникового (MIS 5) начала позднего неоплейстоцена.

Таблица 7 – Размеры (мм) зубов *Mammuthus trogontherii* из местонахождений Западно-Сибирской равнины и Восточной Европы

Местонахождение, коллекционный номер, источник	Длина коронки	Ширина коронки	Высота коронки	Количество пластин	Средняя длина пластины	Частота пластин на 10 см	Толщина эмали
<i>Mammuthus trogontherii trogontherii</i>							
Моисеевка 2, ИГиГ 265/291 (m3) (Вислобокова, 1973а)		96,2	152	–	–	5,5-6	2,5
Моисеевка 2, ИЗ 3447-46/58 (m2) (Жылкибаев, 1975)*	163	85	50	10+	–	5,5-6	2,5
Жаскайрат, ИЗ 2483-822/51 (m2) (Жылкибаев, 1975)*	170	75	85	11+	–	6	2,5
Железинка 1, ИЗ 1/63 (m2) (Жылкибаев, 1975)*	200	72	76?	11+	–	5,5	2,5-3
Жана-Аул, ИЗ 1406-5/58 (m3) (Жылкибаев, 1975)*	C186	75	–	12+	–	5,5	2,5-3
Скородум, МГУ 11/421 (M3), 11/423 (m3) (Мотузко, 1970б)	<u>261,2</u>	<u>103,1</u> 80,7	<u>161,8</u> 121,3	<u>16</u>		<u>6,25</u> 5	<u>2,6</u> 2,5-2,7
Усть-Тарка, ИАЭ № 18, (M3/m3), dex; sin (Шпанский и др., 2015)	**189; 210 203; 194	94; 97.5 104; 108	–	10+? 8.5; 7.5+?	17.4; 18.9 21.3; 23.4	6.2; 5.6 4.5; 4.3	2.3-[2.7]-3.2 2.7-[3.2]-4.0
Пятирыжск, МП ПГПИ П2002.1149, (m3), dex; sin (Шпанский и др., 2008)	**215; 225	85.5; 91.2	–	12+? 13+?	17.5; 18	6	1.8-[2.5]-3.1
Азов 1, АМЗ № КП-21081, (M3/m3), dex; sin (Байгушева, Гарутт, 1987)	<u>354; 372</u> 418	<u>104; 105</u> 91	<u>191; 189</u> 168	<u>20; 21</u> 22	<u>19</u> 17	<u>5.3</u> 5.9	<u>3.2-1.8</u> 2.4-2.2
Азов 2, АМЗ № КП-28689, (M3/m3), dex; sin (Байгушева, Титов, 2010)	<u>380; 385</u> 330	<u>120.5; 120</u> 110	<u>210; 204</u> 135	<u>22</u> 21	<u>16</u> 18.74	<u>5.5</u> 5.25	<u>2.94</u> 3.53

Окончание таблицы 7

Местонахождение, коллекционный номер, источник	Длина коронки	Ширина коронки	Высота коронки	Количество пластин	Средняя длина пластины	Частота пластины на 10 см	Толщина эмали
<i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i>							
Красный Яр (Новосибирская обл.) М2 ПМ ТГУ 33/2	224	115	113	c11	15	7	2,2
Красный Яр (Новосибирская обл.) М3 ИАЭ № 2111 (Васильев, 2005)	216	83	—	15	12.84	7.95	2-[2.25]-2.5
Красный Яр (Новосибирская обл.) М3 ИАЭ № 3705 sin/dex (Васильев, 2005)	-/340	107/105	-/215	-/24	1.82/12.64	8.27/8.1 7	1.5-[1.88]-2.1 1.6-[1.83]-2.1
Чембакчино, ХМ-10398, (M3/m3), dex; sin (Косинцев и др., 2004)	278 315	85.7; 80 80	178; 181 145.3	20 22	13.4; 12.9 16.7	7.25; 7.5 5.75	— 1.9
Асино, ТОКМ 10300/3, (M3), dex; sin (Шпанский, 2000б)	**215	98; 102	—	c16	17; 16	7; 7.5	3.0
Черный Яр (Астраханская обл.), КП 4874 (П-1520), (M3/m3), dex; sin (Дуброво, 1966)	— 258; 252	105; 106 98; 97	—	20 18	—	7; 6.5 6; 5.5	2.5 2.5
Черный Яр (Астраханская обл.), КП 48423, (m3), dex; sin (Titov, Golovachev, 2017)	C230; C240	99; 96.5	—	—	20.75; 19.3	5.0; 5.25	2.02; 2.12
Некрасовка (Московская обл.), m3, dex; sin (Дуброво и др., 2007)	—	—	—	14; 13	—	7	2-2.5
Р. Орья, ОФ-909, (m3), dex; sin (Гарутт, 1972)	c190; c195	c84; c75	—	13+?	—	6.5-8	1.8-2.1
Микашевичи (Беларуссия), M3/m3 (Мотузко, 2013)	230-[243]-265 275-[296]-335	88-[96]-110 64-[78]-91	100-[125]-175 110-[124]-140	21 17-23	—	7-9 6-8	1.8-[2.0]-2.4 1.7-[2.0]-2.2
<i>Mammuthus primigenius</i> (ранний тип)							
Межевихино (Воронежская обл.) М3/m3 (Алексеева, 1990)	C245 C227	103 80	160	18.5+? 12.5+?	—	7.5 6	2.0-1.5 1.7-1.5
Шкурлат (Воронежская обл.) М3 (Алексеева и др., 1984)	315 C248	87 91	205	18+ 18+	—	6 7.5	2 1.5

*Материал, входивший в состав *Archidiskodon aktjubiensis* (Жылкибаев, 1975)

**Зубы прорезаны не полностью, поэтому замеры сделаны по доступной части

Кроме хорошо изученной мамонтоидной линии слонов *Archidiskodon – Mammuthus*, в пределах Западно-Сибирской равнины были распространены слоны рода *Elephas* Falc. et Cautl., относимые к группе лесных слонов подрода *Palaeoloxodon* Matsumoto. Наиболее древней находкой *Elephas* (*Palaeoloxodon*) cf. *namadicus* (Falc. et Cautl.) является фрагмент зуба, найденный А.Н. Зудиным в зеленовато-серых и сизых суглинках ерестнинской свиты (верхний эоплейстоцен) у г. Барнаула (Вислобокова, 1973а). В раннем – начале среднего неоплейстоцена

в Павлодарском Прииртышье известны находки более прогрессивного лесного слона *E. (Palaeoloxodon) antiquus* (Falc.) в местонахождениях Жана-Аул, Красноярка (Дуброво, 1960). В линии лесных слонов, также как и у мамонтоидных слонов, наблюдается общий тренд в изменениях строения зубов, увеличивается частота пластин на 10 см длины коронки и уменьшается толщина эмали.

По черепу, найденному в отложениях раннего неоплейстоцена местонахождения Пятирыжск (р. Иртыш, Павлодарская обл.), и имеющему отличительные особенности от мамонтоидных и лесных слонов, автором выделен новый вид, отнесенный к фанагорийским слонам – *Phanagoroloxodon irtyshensis* Shpansky, 2005.

Семейство **Rhinocerotidae**.

Большое внимание в исследованиях автора удалено изучению носорогов. На территории Западно-Сибирской равнины известны остатки, принадлежащие представителям трех родов носорогов – *Stephanorhius*, *Coelodonta* (подсемейство Dicerorhinae), *Elasmotherium* (подсемейство Elasmotheriinae).

Вопрос филогенеза рода *Elasmotherium* Fischer остается проработанным не достаточно. В настоящее время А.К. Швыревой (Shvyreva, 2015; Швырева, 2016) отмечается присутствие на юге Восточной Европы четырех видов – *Elasmotherium peii* Chow (поздний плиоцен – палеоплейстоцен), *E. chaproovicum* Shvyreva (палеоплейстоцен, первая половина среднего акчагыла), *E. caucasicum* Borissiak (конец палеоплейстоцена – эоплейстоцен, ашшерон), *E. sibiricum* Fischer (ранний – поздний неоплейстоцен). В Центральном и Северном Казахстане и юге Западно-Сибирской равнины остатки эласмотерия достаточно многочисленны. Б.С. Кожамкулова (1981; Kozhamkulova, 1981) отмечает 30 местонахождений разного геологического возраста от гелазия (Подпуск) до среднего неоплейстоцена (основная группа местонахождений). В пределах Западно-Сибирской равнины установлен один вид – *E. sibiricum*, для раннего-среднего неоплейстоцена и, вероятно, позднего неоплейстоцена (рисунок 29). Самые древние находки эласмотериев происходят из отложений иртышской свиты (гелазий) у с. Подпуск. Их определение до вида в настоящее время не сделано (Vislobokova, 1996). И.А. Вислобокова отмечает сходство остатков с *E. sibiricum*. По геологическому возрасту эти остатки сопоставимы со временем существования китайского *E. peii* или ливенцовского *E. chaproovicum*. В связи с очень большой удаленностью друг от друга находок древних представителей эласмотериев возрастает значение видовой интерпретации находок в Павлодарском Прииртышье, так как они географически находятся примерно посередине.

На юге Западно-Сибирской равнины последние находки эласмотериев происходят с территории Павлодарского Прииртышья из местонахождений – Подпуск 2, Моисеевка 1, Григорьевка и Кожамжар и из Северо-Казахстанской области (Кирилловка). Из малоизученных

отложений, обнажающихся между Моисеевкой и Железинкой, известны остатки крупных млекопитающих очень разного геологического возраста. Остатки эласмотерия представлены костями дистальных отделов конечностей, что сильно затрудняет их видовое определение. Кости сильно минерализованы и имеют некоторое сходство с материалом из Лебяжьего. Вопрос о систематическом положении носорога из Подпуска и Моисеевки является очень актуальным для биостратиграфии и палеозоогеографии. Он осложняется присутствием в Моисеевке 1 остатков носорога рода *Stephanorhinus*.

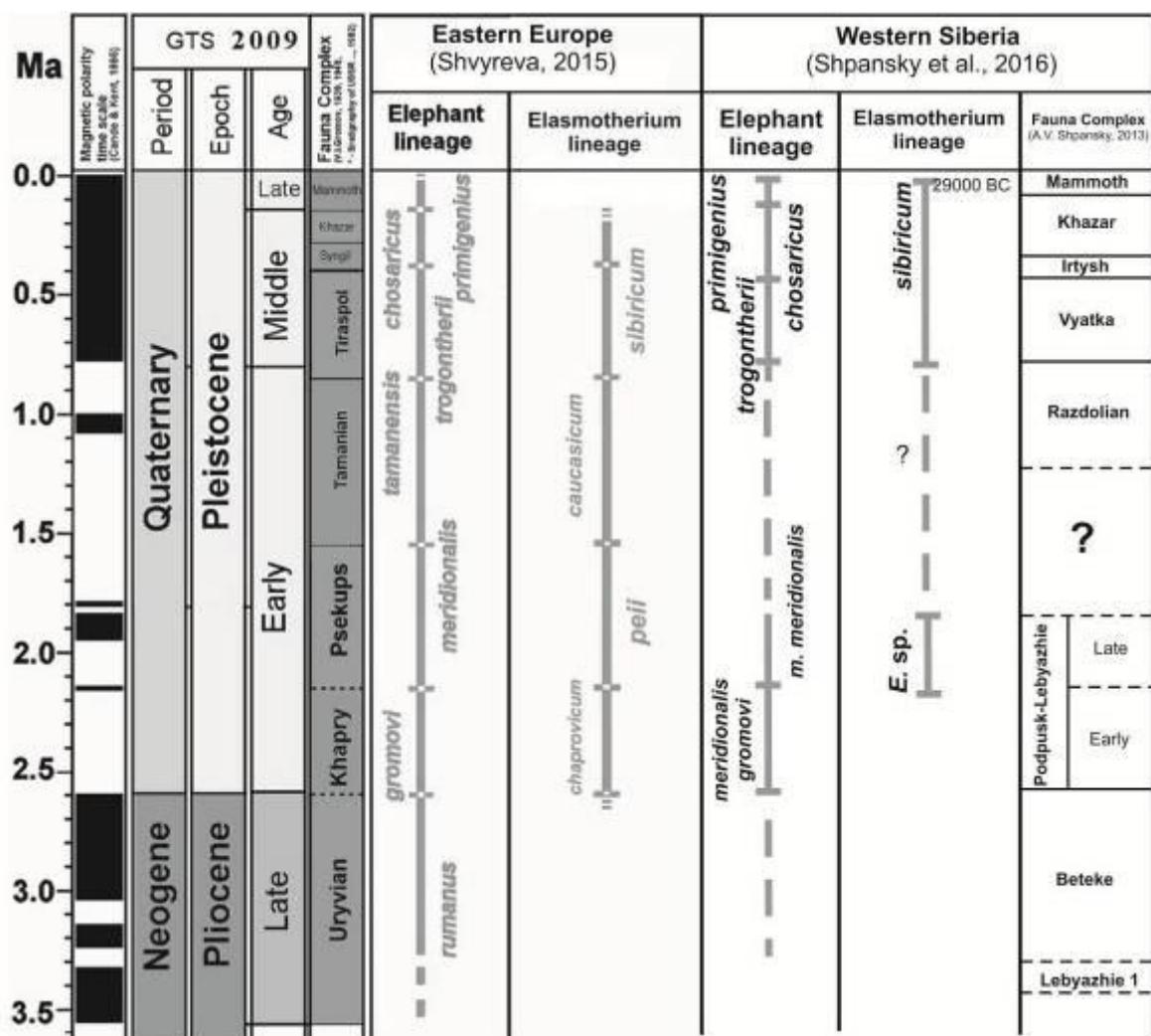


Рисунок 29 – Стратиграфическое положение представителей филетических линий *Archidiskodon-Mammuthus* и рода *Elasmotherium* в Восточной Европе и Западной Сибири (Shpansky et al., 2016a)

Найдены эласмотерия – нижних челюстей и зубов в Григорьевке приурочены к отложениям тобольского горизонта среднего неоплейстоцена. В этом местонахождении остатки эласмотерия встречены совместно с остатками хазарского слона *M. trogontherii chosaricus* в составе прииртышского фаунистического комплекса (Шпанский и др., 2007). Эти данные хорошо согласуются с данными А.К. Швыревой (Shvyreva, 2015) по Восточной

Европе для среднего плейстоцена. В местонахождении Григорьевка в составе фауны известны и остатки *Coelodonta antiquitatis* Blum. Это первая достоверная совместная находка остатков этих носорогов (Шпанский и др., 2017).

Важными находками остатков эласмотериев являются: фрагмент скелета, найденный на р. Бурлук у п. Кирилловка (Северо-Казахстанская область) в 2016 году и фрагмент черепа из Кожамжара (Шпанский и др., 2017). Совместно с скелетом эласмотерия был найден верхний зуб *Stephanorhinus kirchbergensis*. Совместное нахождение этих видов носорогов отмечается впервые. Геологический возраст этих остатков конец раннего – начало среднего неоплейстоцена. Череп из Кожамжара (МП ПГПИ № 1521/2011-ХЯ), вероятно, является самым геологически молодым (см. Главу 2) (Shpansky et al., 2016a). Результаты радиоуглеродного датирования меняют традиционные представления о вымирании эласмотерия в среднем неоплейстоцене. Ранее серию молодых радиоуглеродных дат получили коллеги из Екатеринбурга (Kosintsev, 2014) по костям эласмотериев из местонахождений юго-запада Западно-Сибирской равнины.

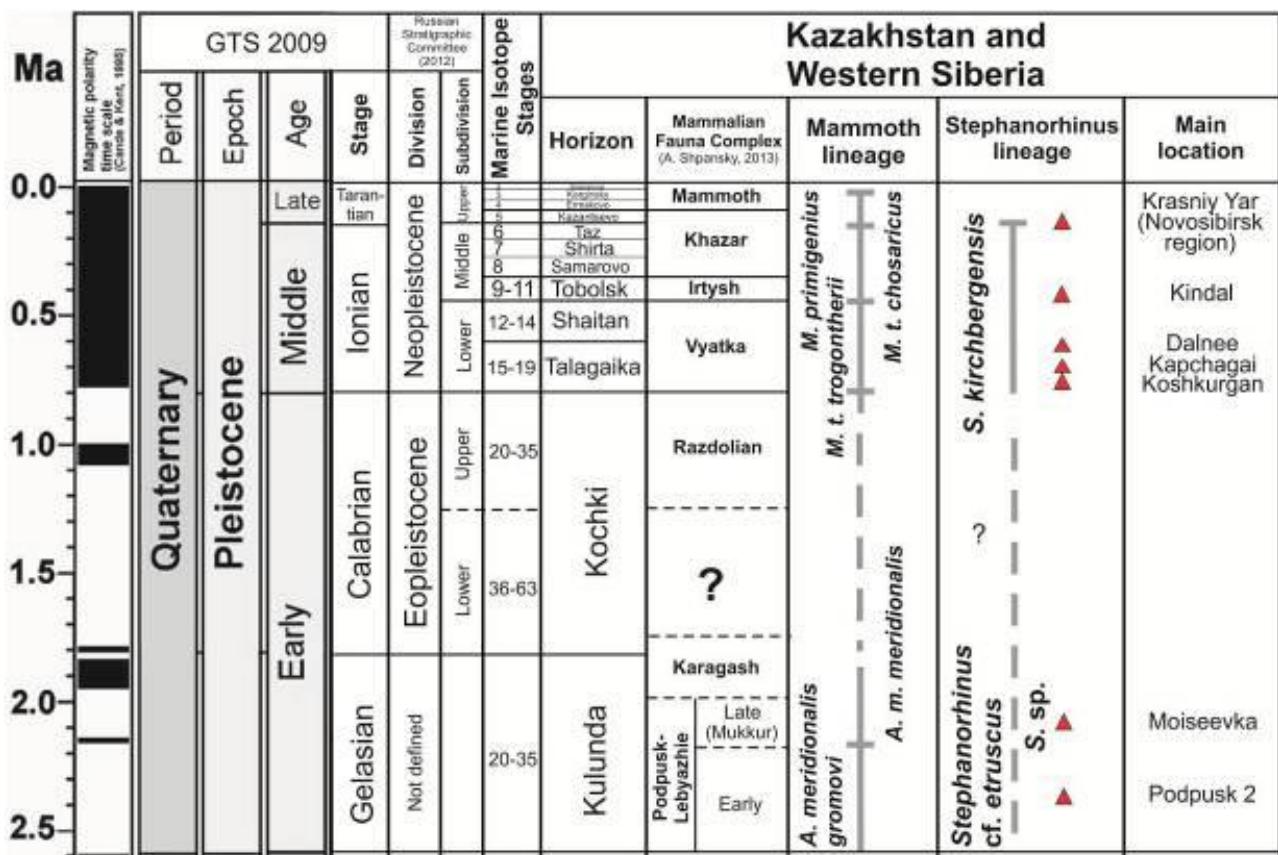


Рисунок 30 – Стратиграфическое положение представителей филогенетических линий *Archidiskodon-Mammuthus* и рода *Stephanorhinus* в Средней Азии и Западной Сибири

Под *Stephanorhinus* Kretzoi в пределах Западно-Сибирской равнины интенсивно стал изучаться только последние несколько лет (Shpansky, Billia, 2012). На территории Западно-

Сибирской равнины род представлен одним видом *S. kirchbergensis*. Наиболее древние остатки *Stephanorhinus* (=*Dicerorhinus* sp.) происходят из отложений иртышской свиты в местонахождениях Лебяжье 2 и Подпуск 2 (рисунки 30, 31) (Вангенгейм, Зажигин, 1969). Позднее И.А. Вислобокова отнесла их к *S. cf. etruscus* Falconer, но описания материала и обоснования такого решения не приводится (Vislobokova, 1996). Необходимо отметить, что в отложениях иртышской свиты (ранее называвшейся моисеевской) в разрезе у с. Моисеевка (Павлодарская обл.) найден фрагмент нижней челюсти ПОИКМ 100/386 с двумя поврежденными зубами, отнесенная автором к *Stephanorhinus* sp. Зубы этого экземпляра несколько меньше, чем у *S. kirchbergensis* и ближе к *S. etruscus*, но их точная идентификация требует дополнительных исследований.

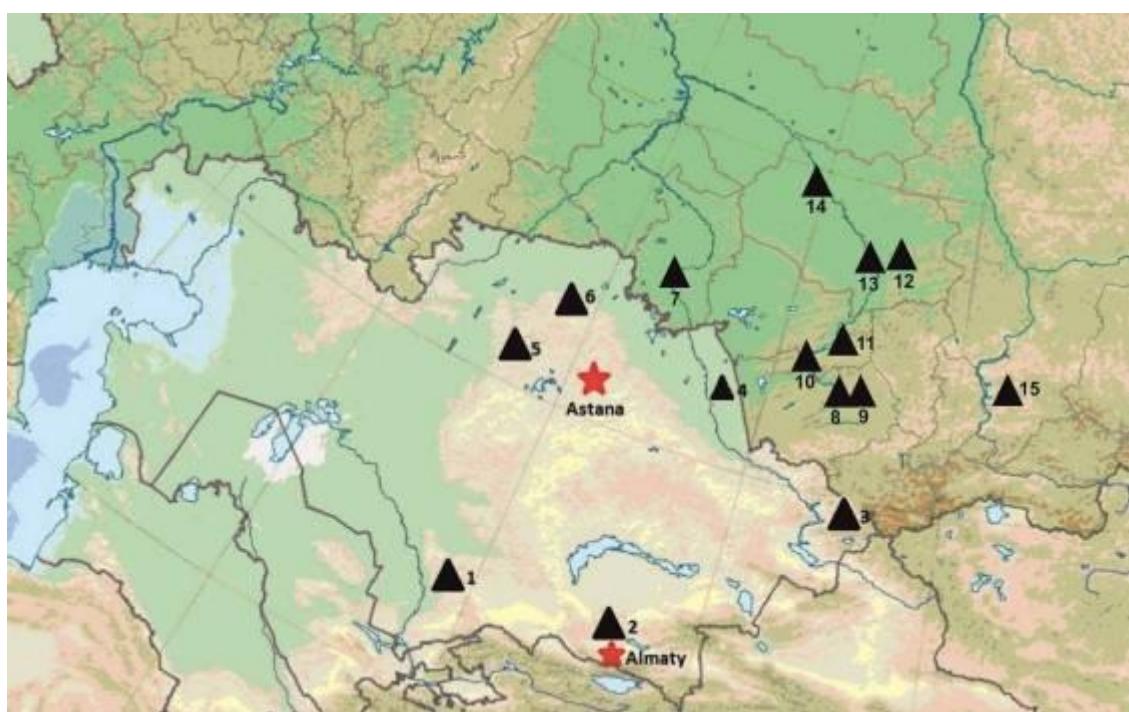


Рисунок 31 – Карта местонахождений остатков *Stephanorhinus kirchbergensis* Jager в Казахстане и Западной Сибири: 1 – Кошкурган (=Новоилийск), 2 – Капчагай, 3 – Зыряновск, 4 – Черноярка, 5 – Дальнее; 6 – Кирилловка; 7 – Омск; 8 – Байск; 9 – Кытманово; 10 – Тараданово; 11 – Красный Яр (Новосибирская обл.); 12 – Асино; 13 – Красный Яр (Томская обл.); 14 – Киндал; 15 – Кичулька

Для раннего-позднего неоплейстоцена было выявлено 13 новых местонахождений *S. kirchbergensis*, включая несколько нижних челюстей с зубами (Шпанский, 2016, 2017; Шпанский и др., 2017) (рисунок 31). Геологический возраст местонахождений в пределах Западно-Сибирской равнины – от второй половины раннего неоплейстоцена до казанцевского горизонта позднего неоплейстоцена (рисунок 30). Наиболее древней находкой является нижняя челюсть, обнаруженная в отложениях верхней подсвиты жуншиликской свиты (вторая половина раннего неоплейстоцена), на северо-востоке Тургайского прогиба (Акмолинская

обл.). Более древние местонахождения (первая половина раннего неоплейстоцена) известны на юге Казахстана – Кошкурган и Капчагай. Основная часть находок остатков *S. kirchbergensis* в Западной Сибири, да и в мире в целом, относится к среднему неоплейстоцену (Шпанский, 2017). В пределах Западно-Сибирской равнины самой поздней находкой является нижняя челюсть из слоя 6 разреза Красный Яр (Новосибирская обл.). По мнению С.К. Васильева (Lobachev et al., не опубликованные данные) эта находка имеет казанцевский возраст (~MIS 5e).

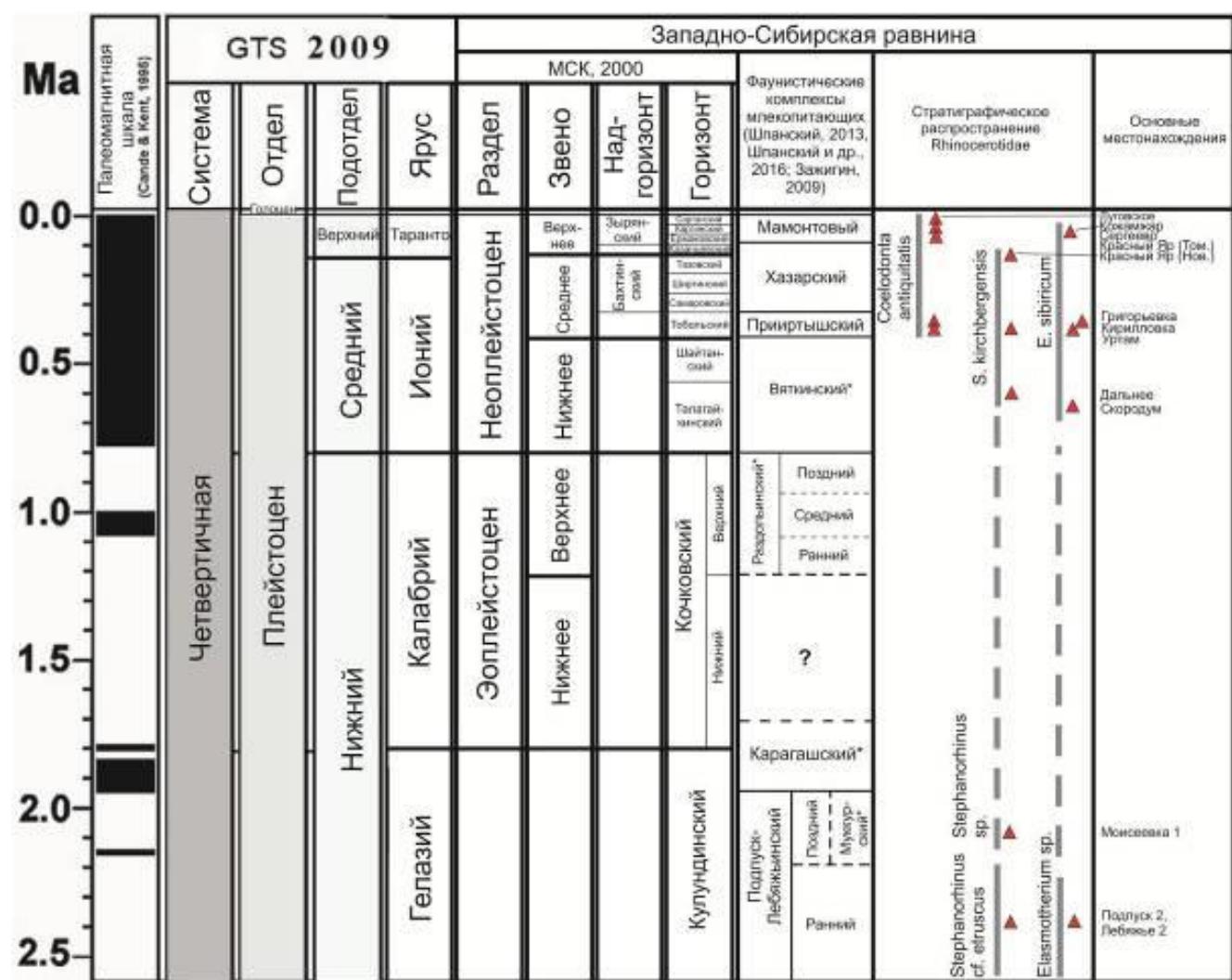


Рисунок 32 – Схема стратиграфического распространения носорогов родов *Coelodonta*, *Stephanorhinus* и *Elasmotherium* в пределах Западно-Сибирской равнины

Для рода *Coelodonta* Bronn в пределах Западно-Сибирской равнины известны остатки только вида *C. antiquitatis*, существовавшего в течение среднего – позднего неоплейстоцена (рисунок 32). Отмеченные И.В. Фороновой (2001) находки *C. cf. tologojensis* Bel. в верхней части сергеевской свиты (начало раннего неоплейстоцена) в Бачатском и Моховском карьерах Кузбасса вызывают сомнение, так как автором не указан материал и не приведено описание. Наиболее древние находки шерстистого носорога известны из отложений тобольского горизонта в местонахождении Григорьевка (Павлодарская обл.) на р. Иртыш, где его остатки

найдены совместно с остатками *E. sibiricum* (Шпанский и др., 2007, 2017; Shpansky et al., 2016a) и других видов прииртышского фаунистического комплекса (Шпанский, 2009; Шпанский, Печерская, 2007б). Более древние виды *C. thibetana* Deng et al., *C. nihewanensis* Kahlke, *C. tologoijensis* Bel. в пределах Западно-Сибирской равнины не известны. Выделенные, в качестве подвидов *C. antiquitatis pristinus* Russ., *C. a. jacuticus* Rus и *C. a. humilis* Russ., по мнению Б.С. Рusanova (1968), обитали в раннем, среднем и позднем неоплейстоцене соответственно. Позднее П.А. Лазарев (2008) выделил *C. jacuticus* в качестве самостоятельного вида для среднего неоплейстоцена. Ревизия этих таксонов позволила свести их в младшие синонимы к номинативному виду *C. antiquitatis* (Шпанский, Боескоров, 2018).

Семейство Equidae (Equinae).

Лошади рода *Equus* на территории Западно-Сибирской равнины впервые появляются в отложениях аксорской свиты. В местонахождении Лебяжье 1 найдены кости конечностей архаичной формы лошади *Equus (Allohippus)* sp. (Vislobokova, 1996). В отложениях иртышской свиты (Подпук 1, 2, Лебяжье 2) найдены остатки двух форм лошадей – крупная *Equus livenzovensis* Bajgusheva и мелкая *Equus* sp.1 (рисунок 33). К *E. livenzovensis* отнесены многочисленные зубы и остатки посткраниального скелета (Vislobokova, 1996), ранее эти остатки Л.А. Макарова (1955) и И.А. Вислобокова (1973) относили к *E. cf. stenonis* Cocchi. Другими исследователями эта лошадь отнесена к *Equus ex gr. robustus* Pomel (Вангенгейм, Зажигин, 1965) или *Allohippus robustus* (Кожамкулова, 1969, 1981). Из верхней части иртышской свиты в местонахождениях Подпук 1 и 2 И.А. Вислобоковой (1973а) получены остатки крупной лошади, близкой к зюссенборнской *E. cf. sussenbornensis* Wüst. Более поздние находки этой лошади известны из отложений сергеевской свиты (верхний эоплейстоцен) Кузбасса (Форонова, 2001). Найденные, вместе с *E. cf. sussenbornensis* в Подпуксе, кости дистального отдела конечности мелкой лошади *Equus* sp.2, по мнению И.А. Вислобоковой (1973а, с. 124) могут принадлежать «ранней форме подрода *Asinus*». Для первой половины эоплейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины достоверные остатки лошадей не известны, для Кузбасса из отложений моховской свиты И.В. Фороновой (1990) выделен новый вид *Equus singularis*. Для конца эоплейстоцена из верхней части ерестнинской свиты Предалтайской равнины (Вяткино, Белово) известны находки фаланг крупной «широкопалой» лошади, обозначенной В.Е. Рясиной (1962б) как *E. ex gr. robustus*. Позднее И.А. Вислобокова (1973а) обозначила ее как *Equus* sp.3, предположив, что эти остатки могут принадлежать новому виду.

Для раннего неоплейстоцена характерны находки *Equus ex gr. mosbachensis* Reich. Наиболее северные ее находки отмечены около г. Тобольска (Каплянская, Тарноградский, 1974) и Горная Суббота (Кожамкулова, 1981). На юге Западно-Сибирской равнины ее остатки известны на р. Иртыш у с. Жана-Бет (Кожамкулова, 1981) и в Кузбассе (Форонова, 2001). В

низовьях Иртыша, в отложениях тобольских песков обнажающихся между селами Абалак и Черное, А.Н. Мотузко (1975) нашел остатки *Equus ex gr. sanmeniensis* Teilh. et Piv. Время существования этой лошади оценивается как поздний эоплейстоцен – ранний неоплейстоцен (Вангегейм, 1977).

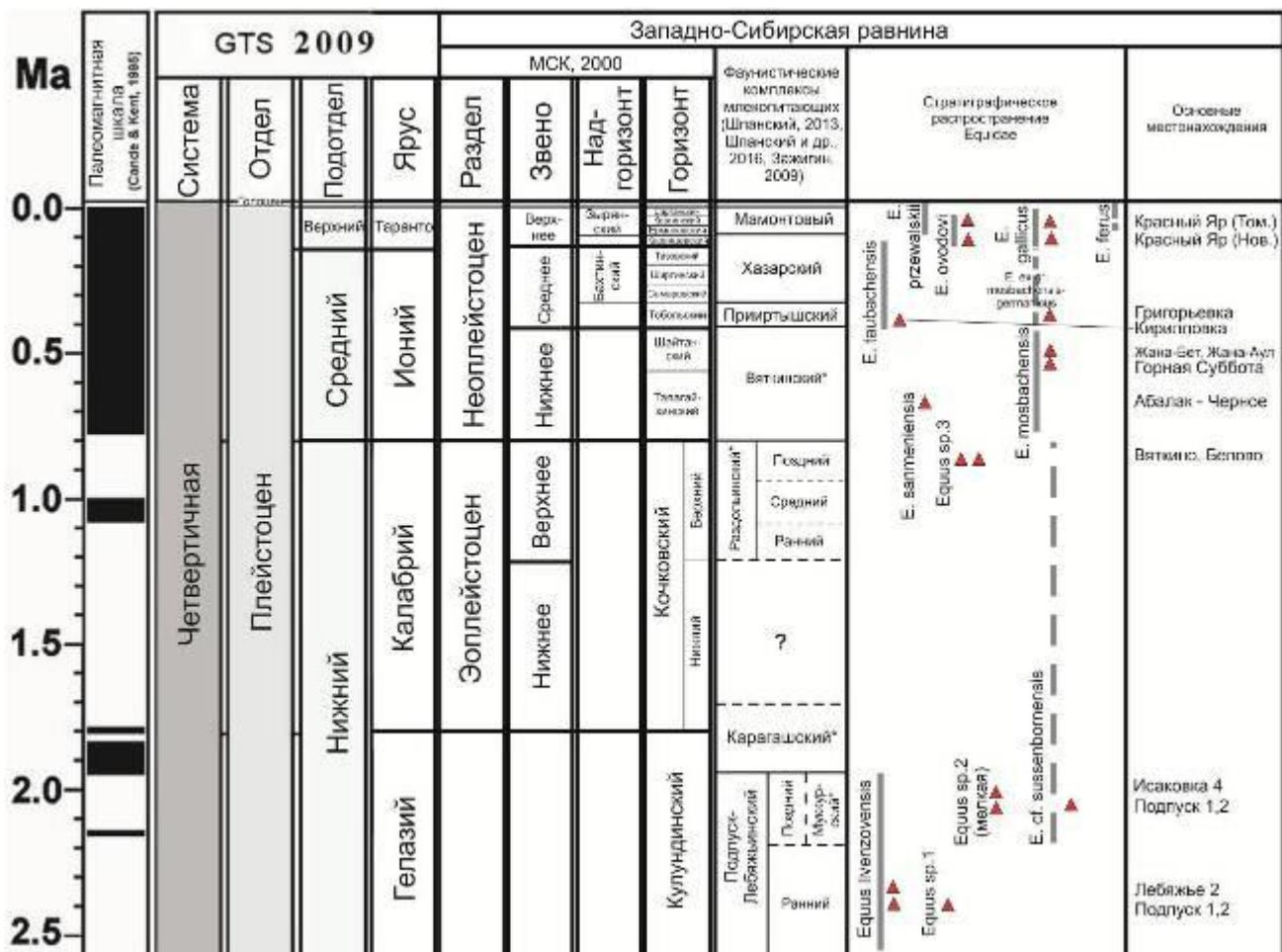


Рисунок 33 – Схема стратиграфического распространения представителей семейства Equidae

Остатки лошадей среднего-позднего неоплейстоцена в многовидовых местонахождениях Западной Сибири составляют от 19 до 40% от общей численности и вместе с бизонами являются самыми массовыми (Косинцев, Васильев, 2009; Шпанский, 2003б; Shpansky et al., 2016b). Для среднего-позднего неоплейстоцена разными авторами предлагается выделение нескольких видов лошадей. Б.С. Кожамкулова (1981) всех крупных лошадей Казахстана и юга Западной Сибири включает в обобщенную группу кабаллоидных лошадей *E. caballus* subsp., мотивируя это отсутствием серийного материала из разных местонахождений. Лошадей позднего неоплейстоцена она делит на *E. gmelini* Antonius, *E. przewalskii* Poljakow и выделяет отдельно куланов и ослов *E. hemionus* Pallas, *E. (Asinus) hydruntinus* Regalia. И.В. Фороновой (1990, 2001) для среднего неоплейстоцена с территории Кузбасса установлено три формы – *E. aff. taubachensis* Reich., *E. ex gr. mosbachersis-germanicus*, *E. sp.* По мнению большинства

исследователей в пределах Западно-Сибирской равнины в позднем неоплейстоцене одновременно обитало два морфотипа лошадей – мелкая и крупная. Ранее мелких лошадей с территории Западной Сибири относили к *E. hydruntinus* или *E. hemionus* (Кожамкулова, 1981; Форонова, 1990), в настоящее время всех мелких лошадей объединяет новый вид *Equus ovodovi* Eisenmann, Vasiliev (Plasteeva et al., 2015). По видовой принадлежности крупных лошадей Западной Сибири единого мнения не сформировано. Часть исследователей сближает их с галльской лошадью Европы *E. ex gr. gallicus* Prat. (Форонова, 1990; Шпанский, 1999, 2000а), И.Е. Кузьмина (1997) предполагает распространение по югу Западной Сибири широкопалой лошади *E. latipes* Grom. Для голоценов Н.А. Пластеева отмечает распространение тарпана *E. ferus* Boddaert, при этом ею отмечена преемственность плейстоценовых и голоценовых лошадей (Косинцев и др., 2013). Для Кузнецкой котловины в первой половине позднего неоплейстоцена предполагается распространение более древних лошадей – *E. ex gr. mosbachensis-germanicus* и *E. aff. taubachensis* (Форонова, 1990), являющихся предковыми формами для *E. ex gr. gallicus* и *E. przewalskii*, соответственно. Массовое присутствие очень крупных остатков (по метаподиальным костям и копытным фалангам), по своим морфометрическим параметрам соответствующих *E. ex gr. mosbachensis-germanicus* и даже *E. mosbachensis*, в местонахождении Красный Яр (Томская обл.) совместно с остатками типичными для *E. ex gr. gallicus* (при одинаковой сохранности) (Шпанский, 1999) заставляет сомневаться в методической основе выделения этих таксонов и скорее предполагает большую внутривидовую изменчивость костей лошадей.

Можно отметить, что в течение всего плейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины отмечается присутствие двух морфотипов лошадей – крупной кабаллоидного типа и мелкой ослино-куланового типа.

Семейство Bovidae.

Полорогие в фаунах четвертичного периода достигали значительного разнообразия и в пределах Западно-Сибирской равнины представлены тремя подсемействами Antilopinae, Caprinae и Bovinae (рисунок 34).

Два роговых стержня наиболее древней антилоспиры описаны Р.К. Камбаритдиновым (1969) из отложений иртышской свиты из местонахождения Подпуск. По мнению Б.С. Кожамкуловой (1981) они близки к *Antilospira cf. gracillis* Teil. de Chard. et Young, И.А. Вислобокова (1973а, 2008) высказывается менее определенно и относит остатки к *Antilospira* sp. Газели рода *Gazella* Blanville представлены китайской газелью (*G. sinensis* Teil. de Chardin et Piveteau) и джейраном (*G. subgutturosa* Güld.). Оба вида известны из Павлодарского Прииртышья: из отложений иртышской свиты у Подпуска (полный скелет *G. sinensis*; Мотузко, 1971) и в 4 км северо-восточнее Подпуска (*G. subgutturosa*; Кожамкулова, 1969, 1981). Из

отложений верхнего неоплейстоцена известны остатки джейрана – в 40 км северо-западнее г. Аркалык (Кустанайская обл.) и у с. Жана-Аул (Павлодарская обл.) (Кожамкулова, 1969, 1981).

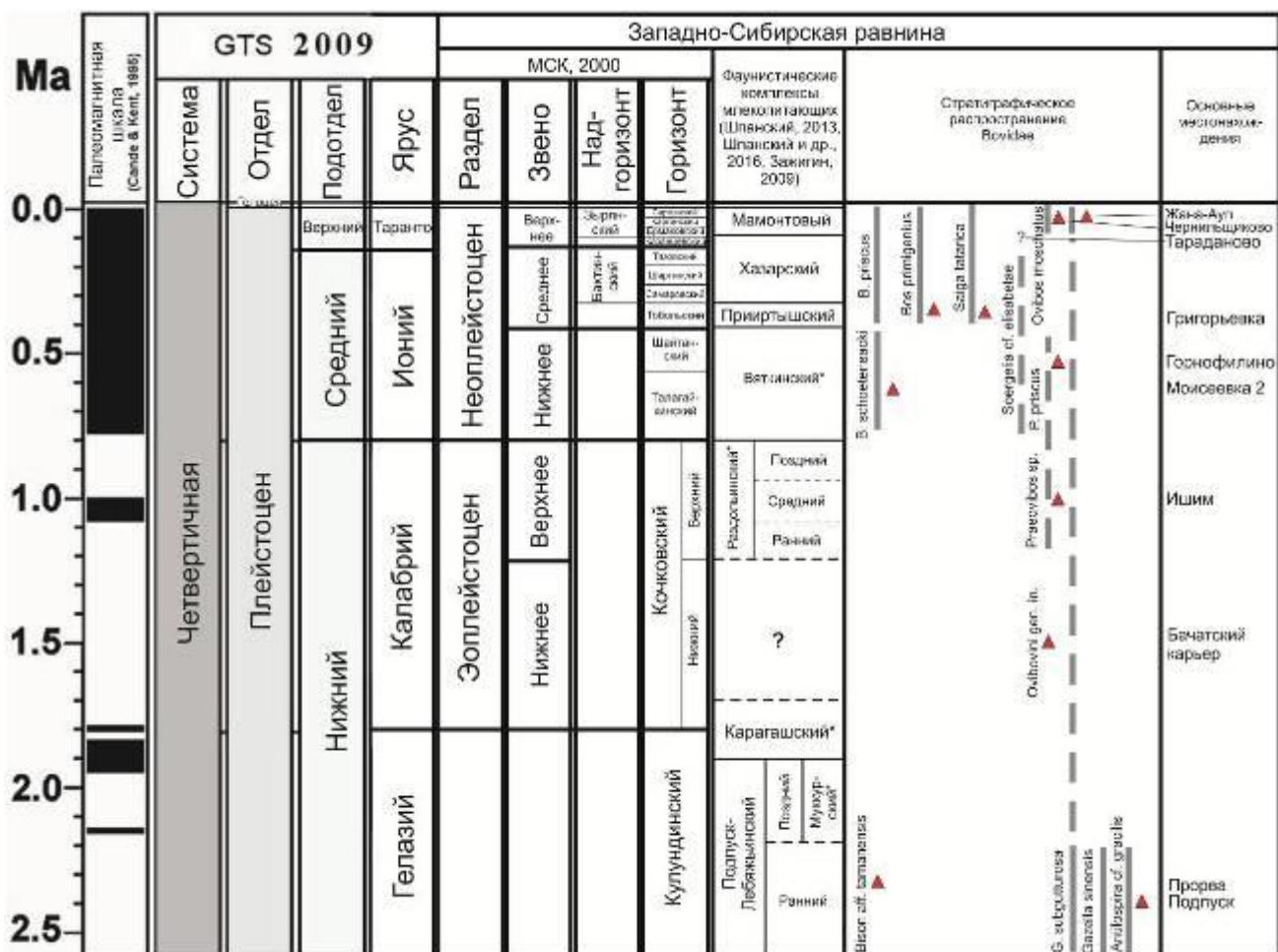


Рисунок 34 – Схема стратиграфического распространения представителей семейства Bovidae

Подсемейство козлообразных (Caprinae Gill) представлено двумя трибами: козлы (Caprini Simpson) и овцебыки (Ovibovini Simpson). Достоверных находок остатков представителей рода *Capra* L. на территории Западно-Сибирской равнины неизвестно, хотя в палеолитических пещерных комплексах Горного Алтая *Capra sibirica* Pallas встречается достаточно часто (Агаджанян, Шуньков, 2018). Сходная ситуация с остатками архара *Ovis ammon* L., но Б.С. Кожамкулова (1969) отмечает находки посткраниальных костей в Павлодарском Прииртышье в отложениях верхнего(?) неоплейстоцена. Эти находки требуют подтверждения. Род *Saiga* Gray представлен одним видом *S. tatarica* L. Наиболее древние остатки сайги получены автором из местонахождения Григорьевка (тобольский горизонт) на р. Иртыш (Павлодарская обл.) (Шпанский и др., 2007). Широкие сравнительно-морфологические исследования черепов сайгаков разного геологического возраста показали, что в течение среднего-позднего неоплейстоцена существовал вид современного типа – *S. tatarica* (Ratajczak et al., 2016). Ранее считалось, что ископаемые остатки сайги принадлежат отдельному виду – *S. borealis* Tschersky.

Выделенный ранее автором подвид сайги *S. ricea krasnojarika* Shpanskii, 1998 по черепу из Красного Яра (Томская область) (Шпанский, 1998), в результате детального морфологического анализа и широкого сравнения отнесен автором к *S. tatarica* (Ratajczak et al., 2016). При этом, краиальные остатки из Красного Яра, так же как и остатки сайги среднего неоплейстоцена (Григорьевка), имеют некоторые отличия от типичных *S. tatarica*, вероятно, имеющие подвидовой уровень (Ratajczak et al., 2016).

Одной из самых ранних находок остатков представителей овцебыков на территории Западно-Сибирской равнины является неполный череп *Praeovibos* sp., найденный Р.А. Зиновой (1972) на р. Иртыш выше устья р. Ишим и относимый ею к позднему эоплейстоцену. Еще более ранней находкой может являться фрагмент верхней челюсти *Ovibovini* gen. indet., найденный в Бачатском карьере в отложениях моховской свиты Кузбасса (Форонова, 2001; Вислобокова, 2008), сопоставляемой с первой половиной эоплейстоцена. Из отложений нижнего неоплейстоцена местонахождения Горнофилино Н.Е. Бобковская (2002) упоминает находку двух фрагментов черепов *P. priscus*. В отложениях второй половины верхнего неоплейстоцена встречаются остатки *Ovibos moschatus* Zimm. (Semba et al., 2016). Ранее считалось, что ископаемые остатки овцебыков принадлежат к самостоятельному виду – *O. pallantis* H.Smith, но сравнительный анализ морфометрических параметров черепов показал высокую степень сходства ископаемых и современных овцебыков (Semba et al., 2016). Напротив, вызывают сомнения родственные связи родов *Praeovibos* и *Ovibos*. По мнению Н.-Д. Kahlke (1964) и В.И. Громовой (1965), *Praeovibos* не является предковой формой для *Ovibos*.

Род *Soergelia* Schaub представлен редкими находками в отложениях второй половины эоплейстоцена и нижнего неоплейстоцена *S. cf. elisabetae* Schaub (Кожамкулова, 1981; Вислобокова, 2008). В отложениях среднего неоплейстоцена остатки зоргелии не известны, а вот в аллювиальных местонахождениях верхнего неоплейстоцена Новосибирского Приобья ее остатки вновь присутствуют (Васильев, 2010, 2011). В местонахождении Тарадоново их численность достигает 50 экземпляров (Таблица 18). Полученная AMS методом радиоуглеродная дата (более 41060 лет, АА-79331) по черепу зоргелии из Тарадоново, по мнению С.К. Васильева (2010, 2011) является запредельной.

Подсемейство бычьих *Bovinae* Gill в пределах Западно-Сибирской равнины представлено трибой *Bovini* Simpson и двумя родами – *Bison* и *Bos*. Представители рода *Bison* H.Smith появляются на территории Западно-Сибирской равнины с палеоплейстоцена. Роговой стержень из отложений иртышской свиты местонахождения Прорва (Павлодарская обл.) определен как *B. (Eobison) aff. tamanensis* N.Ver. (Кожамкулова, 1981). С раннего неоплейстоцена появляются бизоны подрода *Bison*. Наиболее ранние находки *B. (Bison) cf. schoetensacki* Freud. известны у Моисеевки и Краснокутска на р. Иртыш (Павлодарская обл.) (Кожамкулова, 1981) и у с. Малый

Атмас (Омская обл.) (Мотузко, 1971). Со среднего неоплейстоцена повсеместное распространение получает *B. priscus* Boj. Доля его остатков в многовидовых местонахождениях достигает 20-42% (Shpansky et al., 2016b). Время вымирания бизонов близко ко времени вымирания мамонтов и шерстистых носорогов. Самые молодые даты для бизона получены с р. Коксы (12090 ± 120 лет, СОАН-6615), с р. Алей (12300 ± 450 лет, СОАН-8087) и р. Орда (9320 ± 95 лет, СОАН-4568) (Русанов и др., 2010; Васильев и др., 2007). Род *Bos* L. в Западной Сибири представлен первобытным туром *B. primigenius* Boj. Самые древние остатки этого вида известны из местонахождения Григорьевка (Павлодарская обл.) (Шпанский, 2009, 2013). Полный череп ПОИКМ 9021-7 найден у п. Качиры на р. Иртыш (Павлодарская обл.). В позднем неоплейстоцене остатки туров встречаются по всей южной части Западно-Сибирской равнины (Павлодарская, Кокчетавская, Акмолинская обл.), но их остатки не многочисленны. Датированных остатков тура радиоуглеродным методом из местонахождений Западно-Сибирской равнины пока нет. При этом, в Туве был найден скелет тура, имеющий раннеголоценовый возраст (9860 ± 160 лет, СОАН-6336) (Лавров, Забелин, 2007).

Семейство Cervidae.

Плейстоценовые олени на территории Западно-Сибирской равнины представлены тремя подсемействами: Cervinae, Odocoileinae, Alcinae. Настоящие олени трибы Cervini представлены вымершим родом *Eucladoceros* Falc. и современным родом *Cervus* L. Единственная находка сложнорогого оленя *Eucladoceros* sp. описана И.А. Вислобоковой из местонахождения Подпук 1 (Vislobokova, 1996). Наиболее древние остатки *Cervus elaphus* Б.С. Кожамкулова (1969) отмечает в отложениях раннего неоплейстоцена у п. Лебяжье (рисунок 35). Из отложений среднего неоплейстоцена остатки *C. elaphus* известны из Пятирыжска, Моисеевки и многочисленные остатки, включая черепа и фрагмент скелета из Григорьевки (Шпанский и др., 2007). В позднем неоплейстоцене *C. elaphus* широко распространен и встречается достаточно часто, доля его остатков в многовидовых местонахождениях составляет от 2 до 5%.

Гигантские олени рода *Megaloceros* Brookes представлены видом *M. giganteus* (Blum.) (рисунок 35). Предпринятая В.В. Щегловой (1950, 1958) попытка разделения гигантских оленей на два разновозрастных подвида *Megaloceros giganteus ruffi* (Nehr.) для среднего неоплейстоцена и *M. giganteus giganteus* (Blum.) для позднего неоплейстоцена, нашла хорошее подтверждение на материалах с юго-востока Западно-Сибирской равнины (Шпанский, 2011). Почти полный скелет *M. giganteus giganteus* найден у совхоза Джамбул (Павлодарская обл.) (Шпанский, 2014a), его радиоуглеродная датировка 43600 ± 550 лет (OxA-20250), проведена с помощью AMS анализа в лаборатории Oxford Radiocarbon Acceleration Unit (Великобритания). Последние гигантские олени на юге Западной Сибири сохранились еще в первой половине голоцена. Голоценовые находки гигантских оленей известны из местонахождений

Новосибирской области – Преображенка 6 (7865 ± 40 лет, GrA-56935) и Сопка 2 (7925 ± 40 лет, GrA-56934) (van der Plicht et al., 2015). Несколько голоценовых дат получено из местонахождений Приангарья от 8890 до 10320 радиоуглеродных лет и Черниговского карьера Кемеровской области (10055 ± 45 лет, OxA-13026). Самыми молодыми находками гигантского оленя на сегодняшний день являются, неполный скелет из Камышлова (Свердловская область; Шпанский, 2014а), его радиоуглеродный возраст составляет (6816 ± 35 лет, KIA-5669) и череп из местонахождения Редут на реке Миасс (6968 ± 33 лет, KIA-5668) (Stuart et al., 2004). Столь молодые даты указывают на сохранение на юге Сибири рефугиума с благоприятными условиями для обитания *M. giganteus* (van der Plicht et al., 2015).

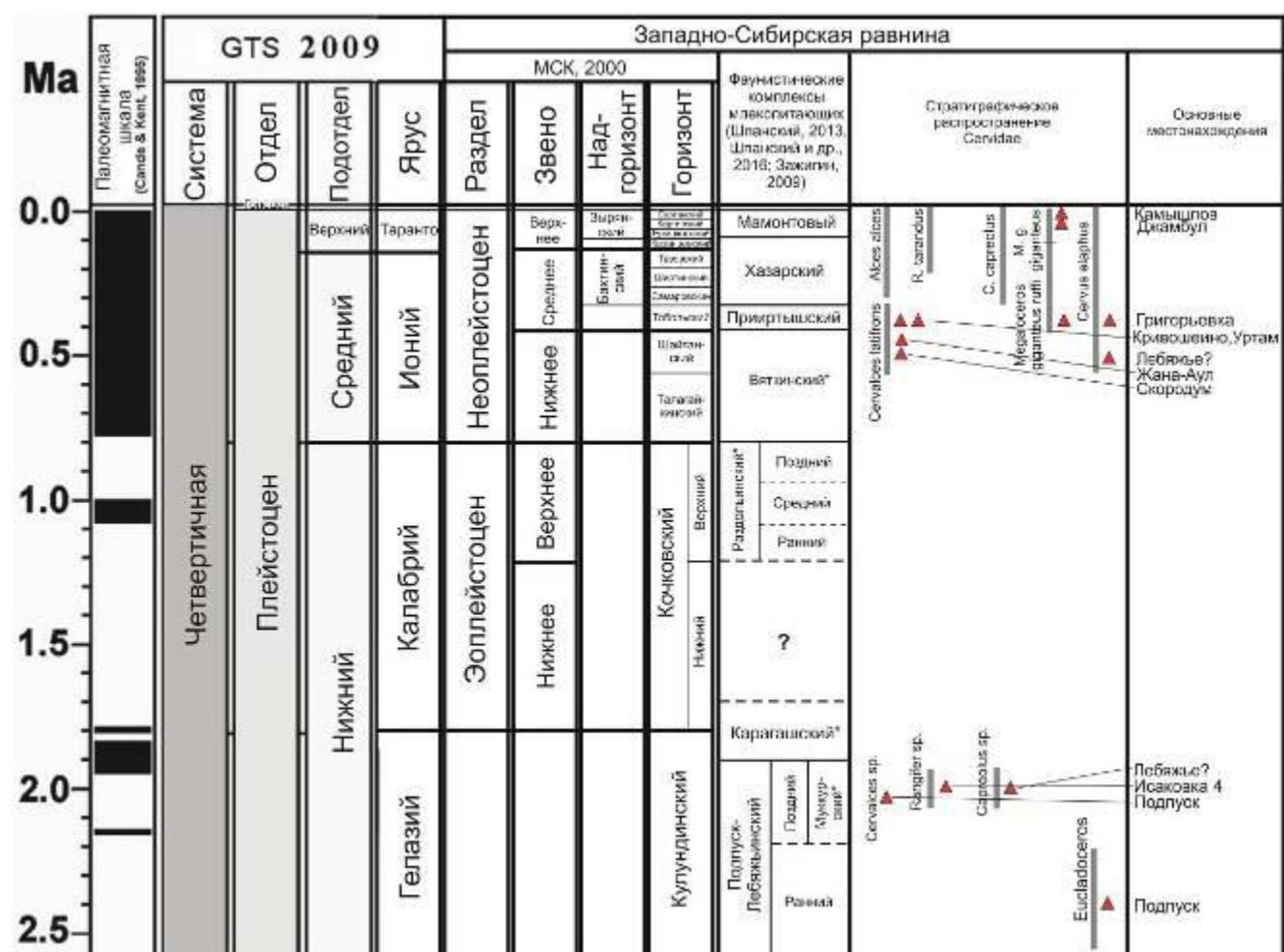


Рисунок 35 – Схема стратиграфического распространения представителей семейства Cervidae

Четвертичные косули (Odocoileinae: Capreolini) представлены одним родом *Capreolus* Gray. Наиболее древние остатки *Capreolus* sp. найдены И.А. Вислобоковой (1973а) в верхней части иртышской свиты в местонахождении Подпук 2 (Vislobokova, 1996). *C. capreolus* L. представлена единичными находками в отложениях верхнего неоплейстоцена по юго-востоку Западной Сибири (Предалтайская равнина) и в Казахстане, более многочисленные остатки

отмечены в пещерных комплексах Горного Алтая и связаны с деятельностью палеолитического человека (Агаджанян, Шуньков, 2018).

Наиболее древней находкой северного оленя *Rangifer* sp. является фрагмент черепа из отложений муккурской свиты (вторая половина палеоплейстоцена) в местонахождении Исаковка 4, Омская область (Бондарев и др., 2017) (рисунок 35). В Кузбассе И.В. Фороновой (2001) отмечается находка северного оленя в Моховском карьере в основании кедровской свиты (нижний неоплейстоцен). С конца среднего неоплейстоцена остатки *Rangifer tarandus* L. встречаются достаточно регулярно.

История *Alcinae* в Евразии, в настоящее время, хорошо проработана П.А. Никольским (2010). На территории Западно-Сибирской равнины остатки лосей представлены двумя родами – *Cervalces* Scott и *Alces* Gray. Наиболее древние широколобые лоси *Cervalces* sp. известны из верхней части иртышской свиты у Подпуска (Вислобокова, 1973, 1996, 2008) и *Alces* sp. из отложений моховской свиты (нижний эоплейстоцен) в Бачатском карьере (Кемеровская обл.) (Форонова, 2001). Остатки *Cervalces latifrons* Johnson встречаются редко, И.В. Форонова (2001) отмечает остатки из отложений сагарлыкской свиты верхнего эоплейстоцена; А.Н. Мотузко (1970б) описывает роговой стержень найденный в отложениях раннего неоплейстоцена у п. Скородум (Омская обл.); Н.Е. Бобковская (2002) нашла нижнюю челюсть в местонахождении Горная Суббота; фрагмент черепа без рогов найден в отложениях тобольского горизонта в основании Кривошеинского Яра (Томская обл.) и является самой молодой находкой (Шпанский, 2005а); переотложенные остатки отмечены в местонахождении Красный Яр (Томская обл.) (Э.В. Алексеева, 1980). По представлениям П.А. Никольского (2010), широколобый лось раннего и начала среднего неоплейстоцена представлен тремя видами, последовательно сменяющими друг друга – *Cervalces (Latifrons) amplicontus* (рубеж эоплейстоцена и неоплейстоцена), *C. (Latifrons) alaskensis* (ранний неоплейстоцен), *C. (Latifrons) latifrons* (начало среднего неоплейстоцена). Редкая встречаемость остатков широколобого лося, в настоящее время, не позволяет дать точную таксономическую оценку имеющемуся материалу из Западной Сибири. Лоси *Alces alces* L. распространились со второй половины среднего неоплейстоцена, наибольшая их численность достигает в каргинское время и в голоцене.

Семейство Camelidae.

В течение четвертичного периода в пределах Западно-Сибирской равнины обитали представители двух родов верблюдов – *Paracamelus* Schlosser и *Camelus* L. (рисунок 36). Первый представлен видом – *P. gigas* Schlosser, второй – видом *C. knoblochi* Poljakov.

В отложениях верхнего плиоцена (битекейский горизонт) в Северном Казахстане отмечены находки более древнего верблюда *P. praebactrianus* (Orlov) в составе илийского фаунистического комплекса (MN 16) (Кожамкулова, 1981).

Остатки *P. gigas* известны из отложений гелазия в местонахождении Подпуск (Камбариддинов, 1969). Самые молодые остатки *P. gigas* происходят из отложений карааульской свиты нижнего неоплейстоцена у с. Жана-Аул. Здесь его остатки встречены совместно с другими видами кошкурганского (=вяткинский для Западно-Сибирской равнины) фаунистического комплекса: *Palaeoloxodon antiquus*, *Equus mosbachensis*, *Elasmotherium sibiricum*, *Cervalces latifrons*, *Gazella* sp., *Praeovibos* sp. (Камбариддинов, 1969). Одна кость верблюда найдена в сизых глинах, обнажающихся на берегу оз. Маралды. Эта кость, вероятно, переотложена в отложениях второй половины среднего неоплейстоцена или принадлежит более позднему верблюду *Camelus knoblochi*, так как сопровождается представителями хазарской фауны (см. главу 2).

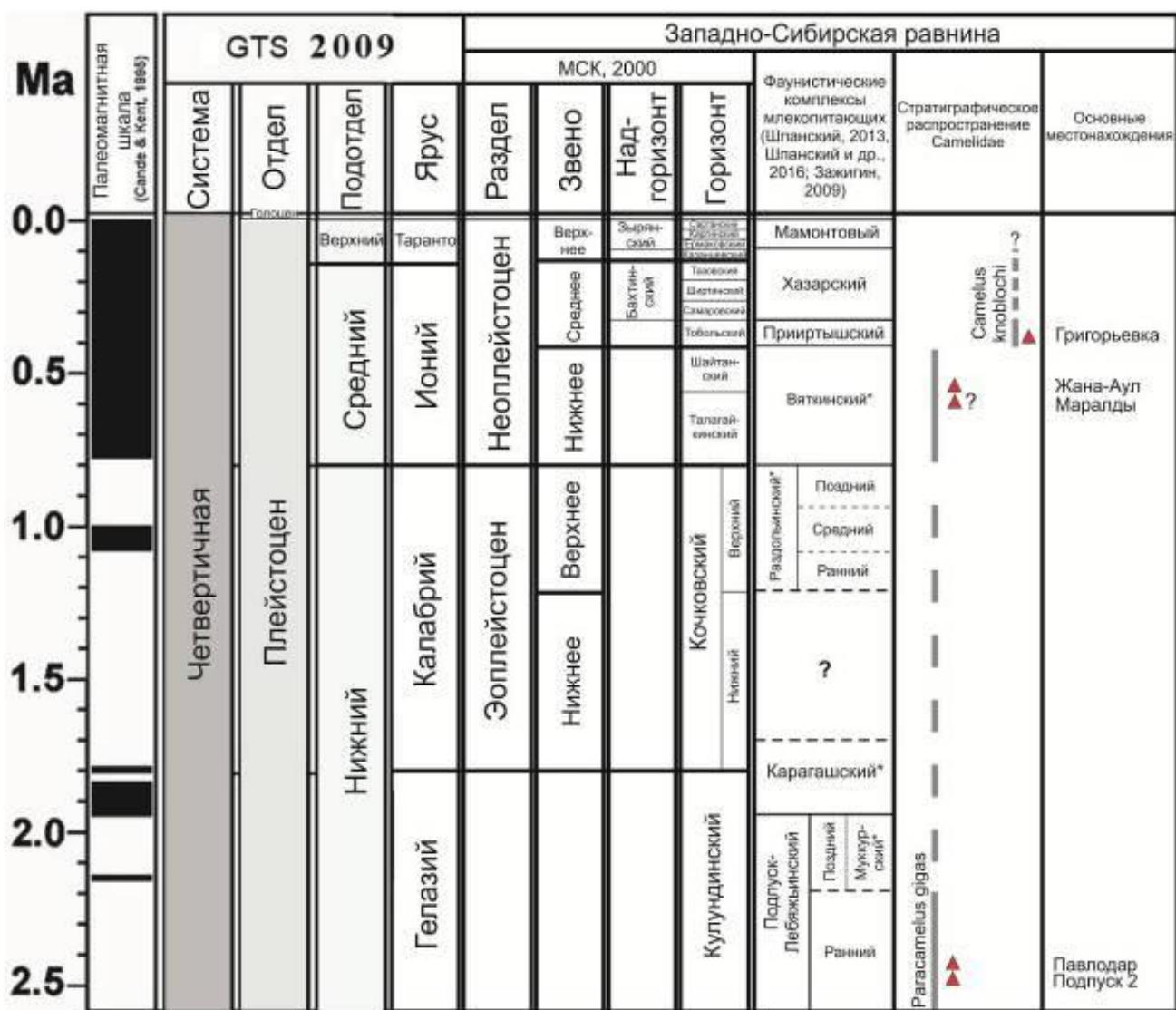


Рисунок 36 – Схема стратиграфического распространения представителей семейства Camelidae

Наиболее древние остатки *Camelus knoblochi* происходят из местонахождения Григорьевка (Павлодарская обл.), где фрагмент передней ноги найден совместно с разнообразными представителями прииртышского фаунистического комплекса: *Elasmotherium sibiricum*, *Mammuthus trogontherii chosaricus*, *Bison priscus*, *Saiga tatarica*, *Megaloceros giganteus ruffi* и др. (Шпанский и др., 2007; Шпанский, Печерская, 2007б). Верблюд Кноблоха, по мнению Б.С. Кожамкуловой (1969, 1981), продолжал существовать в позднем неоплейстоцене в пределах Восточного Казахстана. Этот вывод сделан на основе совместного нахождения остатков верблюда с шерстистым носорогом и «поздним типом мамонта» в окрестностях г. Зыряновска и близ устья р. Бухтармы. Не исключено присутствие верблюда в составе фауны позднего неоплейстоцена в пределах Предалтайской равнины. Единичные находки верблюда, предположительно позднего неоплейстоцена, отмечены возле г. Заринска на р. Чумыш (Васильев, 2016) и на р. Обь в 60 км южнее г. Барнаула (Буйновский, Хавесон, 1953). Но перечисленные находки верблюдов не имеют прямых датировок, а поэтому молодой геологический возраст этих остатков требует подтверждения. В пределах территории Западно-Сибирской равнины поздненеоплейстоценовые остатки *C. knoblochi* не известны.

Carnivora. Из-за своей достаточно редкой встречаемости остатки хищных млекопитающих как правило имеют подчиненное значение в биостратиграфии четвертичных отложений. Тем не менее, в отложениях иртышской свиты в местонахождении Подпук 2 известны единичные находки собаки, медведя, гиены, льва, – семейств *Ursidae* Fischer, *Hyaenidae*, *Felidae* Fischer, *Canidae* Fischer (Мотузко, 1971; Vislobokova, 1996). Представители семейства *Mustelidae* Fischer известны с неоплейстоцена. Данные по находкам остатков гиен и львов в отложениях раннего – среднего неоплейстоцена показывают, что на этом рубеже происходит смена представителей в этих группах. У гиен смена происходит на подвидовом уровне – *Crocuta crocutea praspelaea* уступает место *C. c. spelaea*. У львов *Panthera fossilis* сменяется *P. spelaea*. Кроме этого, в пределах Западно-Сибирской равнины отмечается появление медведей *Ursus arctos* и *U. savini rossicus*, а также волков *Canis lupus*, росомахи *Gulo gulo*, доживших до настоящего времени. Эти данные подчеркивают значимость рубежа между ранним и средним неоплейстоценом и отражают определенную перестройку фауны. Ниже автором приведятся сведения по основным находкам ископаемых хищных по семействам.

Семейство *Ursidae*.

Из отложений иртышской свиты разреза у с. Подпук А.Н. Мотузко (1971) отмечает находку кости *Ursus* sp. Описание этой находки до сих пор не опубликовано. В отложениях моховской свиты в Бачатском карьере (Кузбасс) И.В. Форонова (2001) отмечается находку бедра *Ursus* sp. В неоплейстоцене на территории Западно-Сибирской равнины медведи

представлены двумя видами – малым пещерным (или степным) *Ursus savini rossicus* Borissiak и бурым *U. arctos* L. (рисунок 37), которые существовали совместно и часто встречающиеся вместе в многовидовых местонахождениях. Наиболее ранние остатки малого пещерного медведя найдены в отложениях тобольского горизонта в разрезах у с. Карташево (Омская обл.) и Моисеевка 2 (Павлодарская обл.). Для *U. arctos* наиболее ранними находками являются остатки очень крупных экземпляров: плечевая кость ПОИКМ 9640 (определение А. Марчинзака, Университет Вроцлава) из Урлютюба (Павлодарская обл.) и скелет из Анастасьевки (р. Шегарка, Томская обл.) (Барышников, 2007). В многовидовых местонахождениях позднего неоплейстоцена численность остатков обоих видов медведей близка друг к другу (Шпанский, Черноус, 2012б). Вымирание степного медведя *U. s. rossicus*, вероятно, произошло раньше, чем копытных представителей мамонтовой фауны.

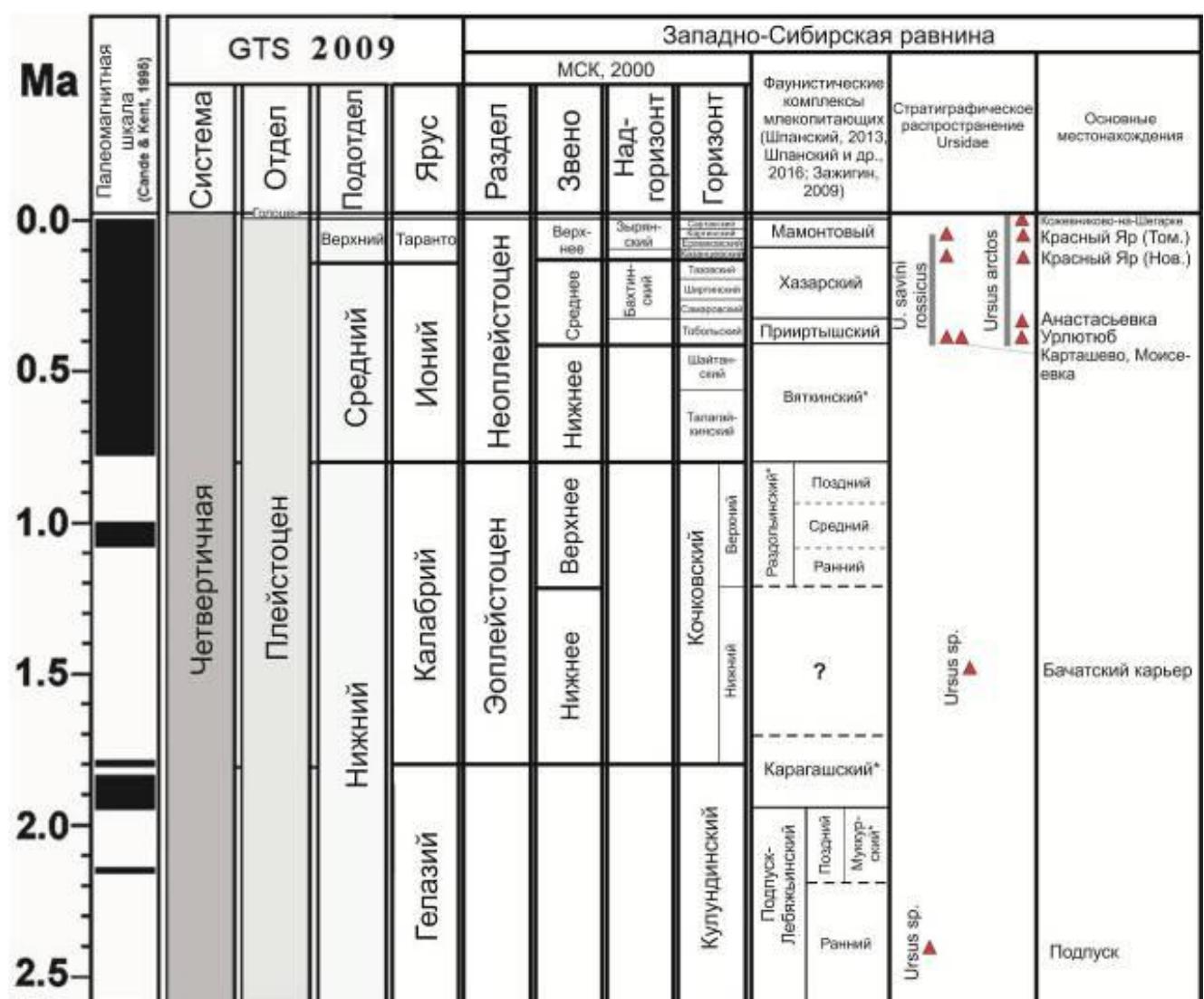


Рисунок 37 – Схема стратиграфического распространения представителей семейства Ursidae

Семейство **Felidae**.

Кошачьи в четвертичных отложениях Западно-Сибирской равнины представлены двумя подсемействами *Machaerodontinae* Gill и *Pantherinae* Pocock с тремя родами – *Homotherium* Fabrini, *Panthera* Oken, *Felis* L. (рисунок 38). Найденную позднего представителя саблезубых кошек *Homotherium* sp. в отложениях иртышской свиты отмечает И.А. Вислобокова (Vislobokova, 1996). Из отложений сергеевской (?) свиты Новосергеевского карьера (Кузбасс) И.В. Форонова (2001) описала нижнюю челюсть *Homotherium* aff. *ultimus* Teilhard de Chardin. Геологический возраст этой находки позиционируется как конец позднего эоплейстоцена. Еще одна находка нижней челюсти гомотерия отмечена на участке Бережеково Куртакского археологического района (левобережье р. Енисей, Красноярский край) (Сотникова, Форонова, 2009).

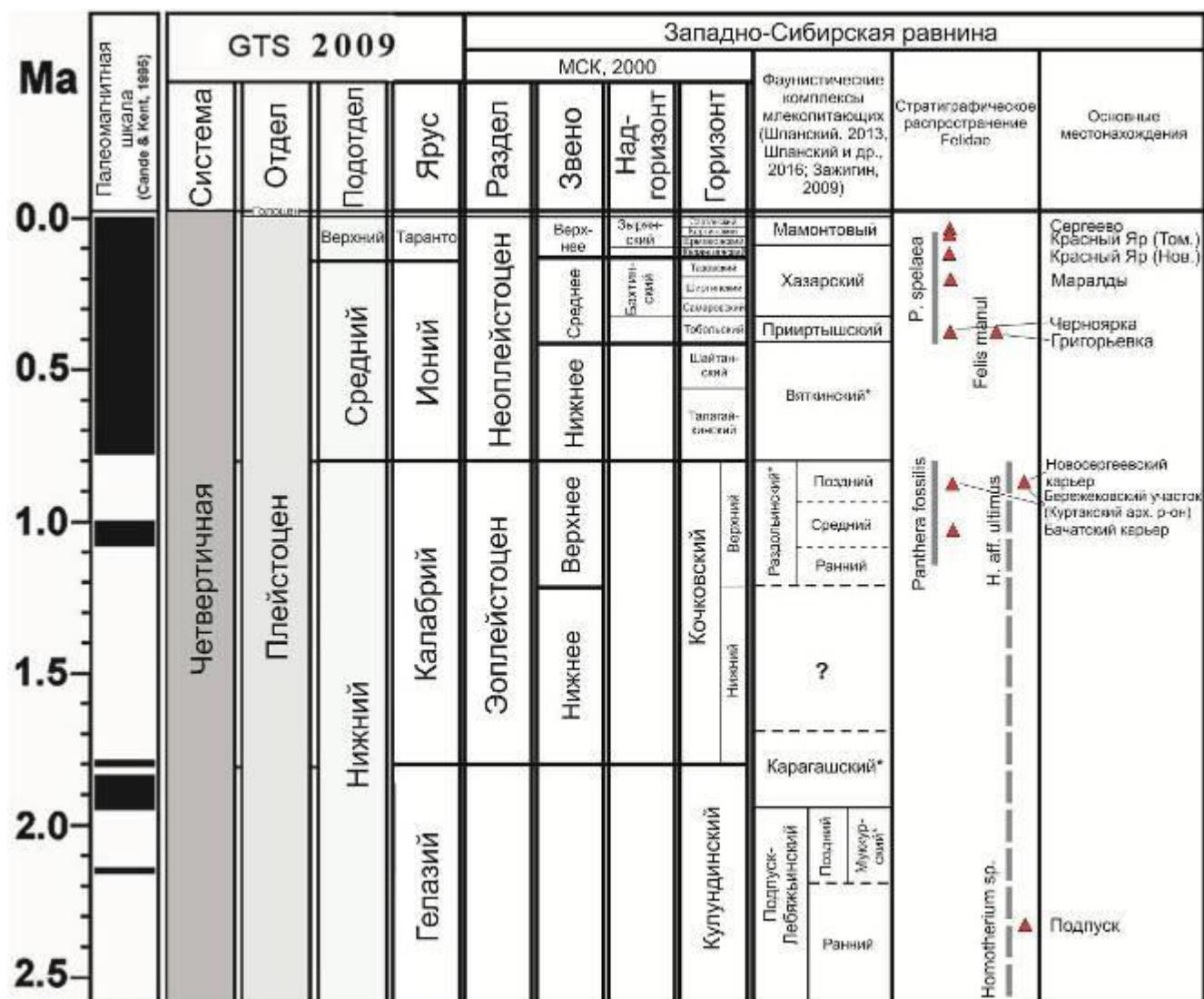


Рисунок 38 – Схема стратиграфического распространения представителей семейства *Felidae* (Шпанский, Святко, 2018)

Крупные пантеры появляются с конца эоплейстоцена и представлены двумя видами, последовательно сменяющими друг друга. Нижние челюсти крупной *Panthera (Leo) fossilis* (von Reichenau) известны из отложений верхнего эоплейстоцена Бачатского карьера (Кузбасс) (Форонова, 2001; Sotnikova, Foronova, 2014) и в Куртакском археологическом районе (участок Бережеково) (Оводов, Тарасов, 2009). Со среднего неоплейстоцена широко распространяется *P. spelaea* Goldf. Наиболее ранние находки происходят из местонахождений Черноярка и Маралды (Павлодарская обл.). Наиболее поздние находки пещерного льва на территории Западно-Сибирской равнины происходят из отложений каргинского возраста – Сергеево, Омск (Шпанский, Святко, 2018).

В 2017 году автором найдены остатки манула *Felis (=Otocolobus) manul* Pallas в отложениях тобольского горизонта в местонахождении Григорьевка. Для территории Западно-Сибирской равнины это первая находка его ископаемых остатков. Ранее его остатки указывались в позднепалеолитических комплексах пещер Горного Алтая: Малоянская, Усть-Канская, Страшная, Каминная и в гроте Двуглазка (Хакасия) (Оводов, Мартынович, 2008). В настоящее время манул распространен на Алтае, в Туве и Забайкалье.

Семейство Canidae.

Наиболее древней находкой представителя псовых на территории Западно-Сибирской равнины является нижняя челюсть *Eocyon minor* (Teilhard et Piveteau) из местонахождения Подпук 2 (Vislobokova, 1996; Sotnikova, Rook, 2010). В более поздних отложениях, вплоть до среднего неоплейстоцена, остатки представителей семейства Canidae не известны (рисунок 39). Из местонахождения Григорьевка известна самая ранняя находка типичного волка *Canis lupus* L. (Шпанский и др., 2007). Мелкие псовые *Vulpes vulpes* L., *V. corsac* L., *Alopex lagopus* L. появляются только с позднего неоплейстоцена (Косинцев, Васильев, 2009; Шпанский, 2013).

Семейство Mustelidae.

Куны в четвертичных отложениях Западно-Сибирской равнины представлены двумя видами – росомахой *Gulo gulo* L. и азиатским барсуком *Meles leucurus* Hodgson (рисунок 40). Остатки этих животных встречаются очень редко, особенно барсука. Проведенная по крациометрическим данным ревизия барсуков показала, что в настоящее время в Западной Сибири обитает азиатский барсук *M. leucurus*, а не европейский *Meles meles* L. (Abramov, 2002; Гасилин, Косинцев, 2012). По этой причине, наиболее вероятным, является распространение на территории Западно-Сибирской равнины в позднем неоплейстоцене именно азиатского барсука. Различные представители родов *Mustela* L. – горностай, ласка, куница и *Martes* L. – соболь, распространяются с голоценом.

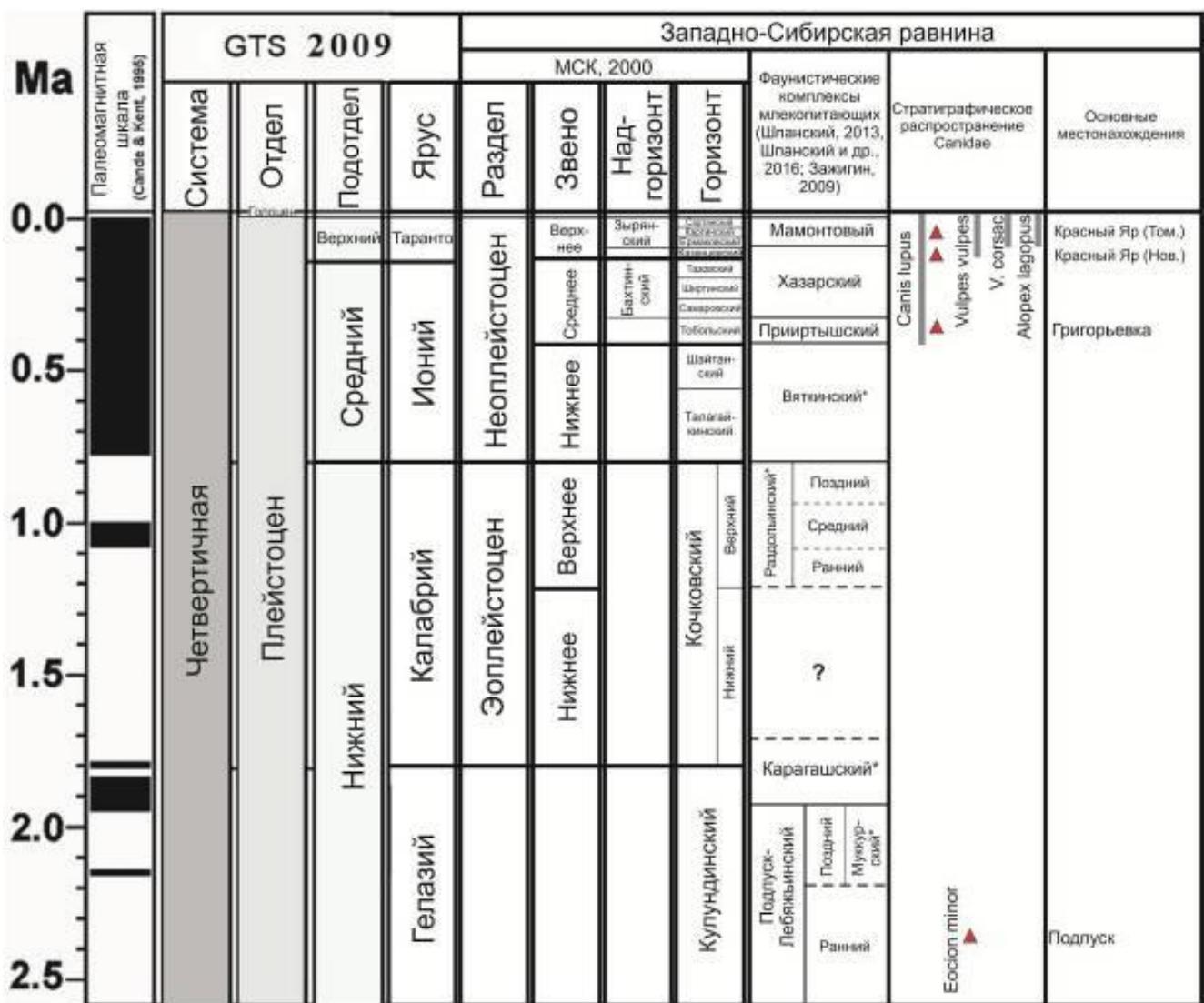


Рисунок 39 – Схема стратиграфического распространения представителей семейства Canidae

Наиболее древние росомахи рода *Gulo* в Северной Азии известны из бассейна р. Колымы – *G. minor* Sotnikova и *G. cf. schlosseri* Kormos, имеют плиоцен-эоплейстоценовый возраст (Сотникова, 1982). Нижняя челюсть *G. cf. schlosseri* отмечена И.В. Фороновой (2001) в основании кедровской свиты Кузбасса (нижний неоплейстоцен). По мнению М.В. Сотниковой (1982; с. 71), Субарктика является «местом происхождения рода» *Gulo*. Находки, относящиеся к современному виду *Gulo gulo* L. датируются в Центральной и Западной Европе концом раннего неоплейстоцена (Kurten, 1968; Kahlke et al., 2011). Для территории Западно-Сибирской равнины наиболее древние остатки росомах происходят из местонахождения Красный Яр (слой 6; Новосибирская обл.) и относятся к казанцевскому времени (Косинцев, Васильев, 2009). Второй половиной среднего неоплейстоцена И.В. Форонова (2001) датирует нижнюю челюсть из Моховского карьера. В многовидовых местонахождениях позднего неоплейстоцена остатки росомах встречаются в единичных экземплярах (Шпанский, 2003б).

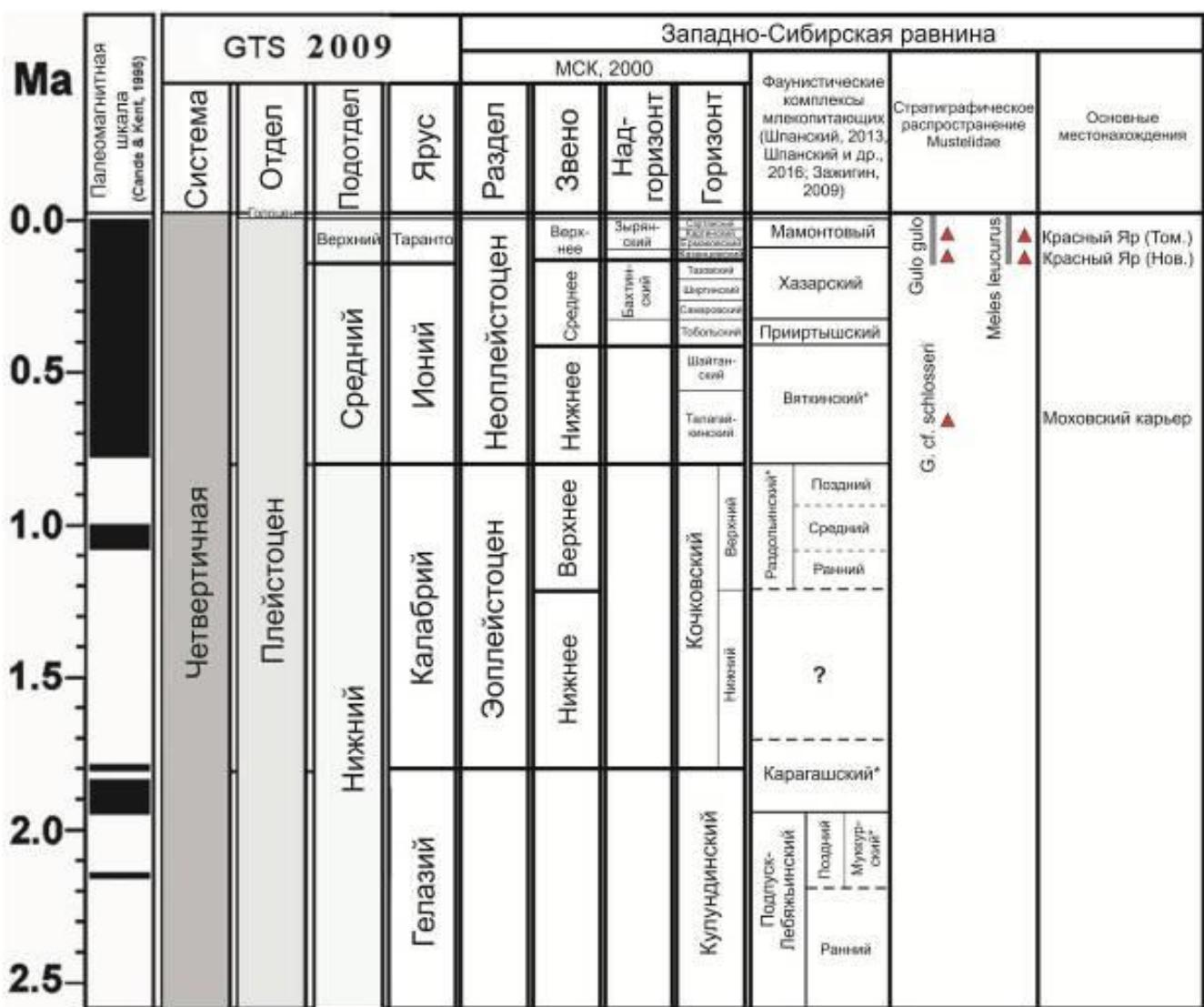


Рисунок 40 – Схема стратиграфического распространения представителей семейства Mustelidae

Семейство **Hyaenidae**.

Наиболее древней находкой четвертичных гиен на территории Западно-Сибирской равнины является *Pachycrocuta* sp. из местонахождения Подпук 2 (рисунок 41) (Vislobokova, 1996). Для эоплейстоцена остатки гиен на данной территории не известны. Из отложений раннего неоплейстоцена в разрезе между селами Железинка и Моисеевка описан череп древней пещерной гиены *Crocuta crocuta praespelaea* Schutt (Барышников, Верещагин, 1996). Из отложений среднего неоплейстоцена этого разреза происходит нижняя челюсть ПОИКМ 9641, определенная автором как *C. crocuta spelaea* Goldf. В позднем неоплейстоцене пещерная гиена распространена по югу Западно-Сибирской равнины повсеместно. Вымирание ее на данной территории произошло достаточно рано, можно предположить, что последние гиены вымерли в конце каргинского времени (на сегодня самая молодая прямая радиоуглеродная датировка пещерной гиены 43141 ± 2371 радиоуглеродных лет (UBA-28335), или 46691 калиброванных (астрономических) лет (Таблица 4).

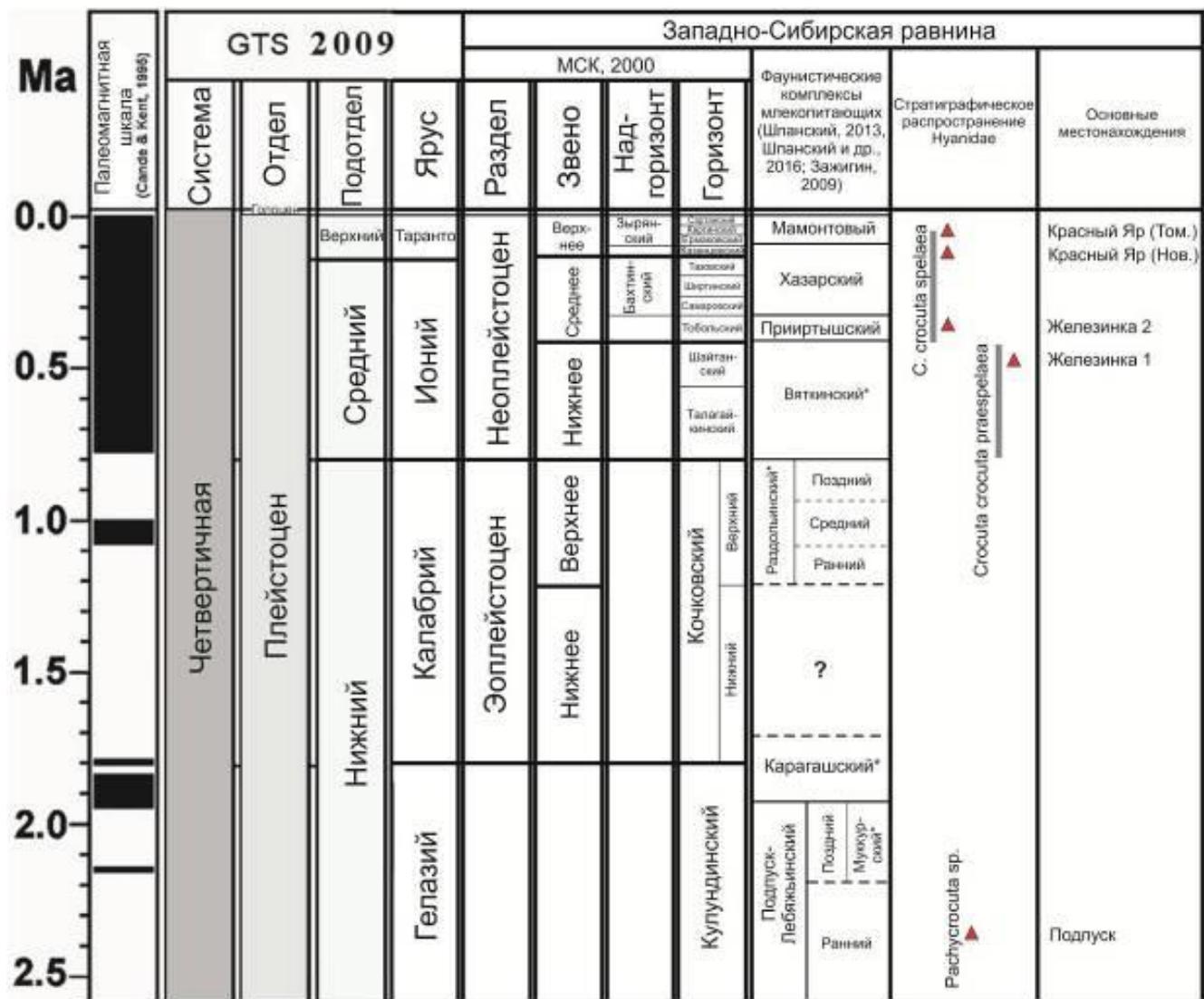


Рисунок 41 – Схема стратиграфического распространения представителей семейства Hyaeenidae

Обобщенные данные по стратиграфическому распространению отдельных таксонов сведены в общую схему (рисунок 42). Полученное возрастное распределение четвертичных крупных млекопитающих из местонахождений Западной Сибири показывает ряд особенностей: 1) таксономическое разнообразие во времени представлено неравномерно, что обусловлено крайне малочисленными местонахождениями остатков крупных млекопитающих в отложениях эоплейстоцена Западной Сибири, а, следовательно, отражает недостаточную степень изученности; 2) выявленное видовое разнообразие достигает своего максимума для среднего-позднего неоплейстоцена и является минимальным для эоплейстоцена. Нижняя граница четвертичного периода совпадает с появлением на территории Западной Сибири ключевых четвертичных филогенетических линий слонов и лошадей *Archidiskodon-Mammuthus* и *Equus*. Граница между эоплейстоценом и неоплейстоценом отмечается сменой на родовом уровне в филогенетической линии слонов от *Archidiskodon* к *Mammuthus*, вымирание рода *Homotherium*,

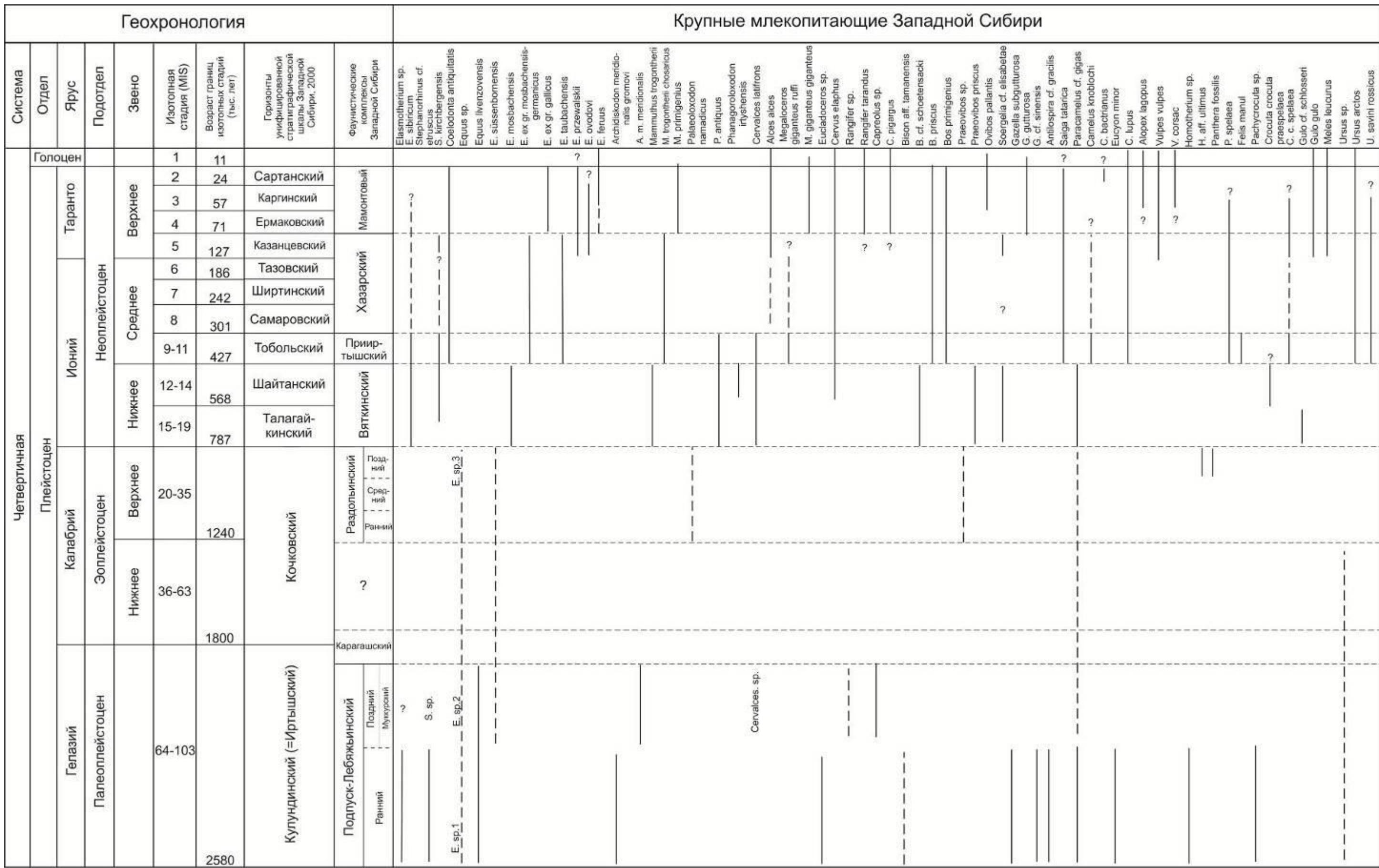


Рисунок 42 – Стратиграфическое распространение четвертичных крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины (Шпанский, 2013 с изменениями)

появление линии кабаллоидных лошадей *E. mosbachensis* – *E. gallicus*, появление *Stephanorhinus kirchbergensis*, широкое расселение *Elasmotherium sibiricum*. Для границы между ранним и средним неоплейстоценом характерны: смена на родовом уровне у овцебыков *Praeovibos* – *Ovibos*; появление новых родов *Megaloceros*, *Saiga*, *Bos*, *Camelus*, *Coelodonta* и, вероятно, *Canis*, новых видов *Ursus arctos* и *U. savini*.

3.2 Обзор видовых составов фаунистических комплексов четвертичных млекопитающих

В Унифицированной стратиграфической схеме четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины (2000) приводятся параллельно комплексы крупных и мелких млекопитающих. Последние, выделены для внедниковской зоны. Комплексы мелких млекопитающих в схеме выделены для эоплейстоцена (кизихинский и раздольинский), для раннего неоплейстоцена (вяткинский) (рисунок 43). Для среднего и позднего неоплейстоцена комплексы не выделены (Зажигин, 1980). Позднее В.С. Зажигиным (2009) для палеоплейстоцена (гелазия) предложены – лебяжкинский (характеризующий первую половину палеоплейстоцена), муккурский (характеризующий вторую половину палеоплейстоцена) и карагашский (характеризующий конец палеоплейстоцена и начало эоплейстоцена). По крупным млекопитающим в схеме (Унифицированная..., 2000) приведены: мамонтовый комплекс с интервалом распространения от тазовского до сартанского времени и выделения мамонтов раннего и позднего типа. Для самаровского времени приведен хазарский комплекс, для тобольского времени не расписан видовой состав фауны, для талагайкинского времени отмечены *Archidiskodon cf. trogontherii* и *Equus* sp. Для позднего эоплейстоцена отмечено присутствие отдельных таксонов, не определенных до вида – *Palaeoloxodon* sp., *Equus* sp., *Ovibovini* gen.? Для гелазия обозначен подпук-лябяжкинский комплекс, для начала среднего неоплейстоцена предложена «фауна с. Татарки» (Вангенгейм, 1977). В настоящее время для территории Западно-Сибирской равнины в стратиграфической последовательности выделяется 8 фаунистических комплексов крупных и мелких млекопитающих (Зажигин, 2009; Шпанский и др., 2016): подпук-лябяжкинский (с опусканием нижней границы четвертичного периода до 2,6 млн. лет, этот комплекс является самым древним четвертичным); муккурский, карагашский и раздольинский (=скородумовская фауна мелких млекопитающих) комплексы выделены по мелким млекопитающим, вяткинский комплекс также выделен преимущественно по мелким млекопитающим; прииртышский, хазарский и мамонтовый комплексы выделены по крупным млекопитающим (рисунок 43). Ниже приведена характеристика фаунистических комплексов, установленных в пределах Западно-Сибирской равнины, с акцентом на более подробный анализ комплексов крупных млекопитающих.

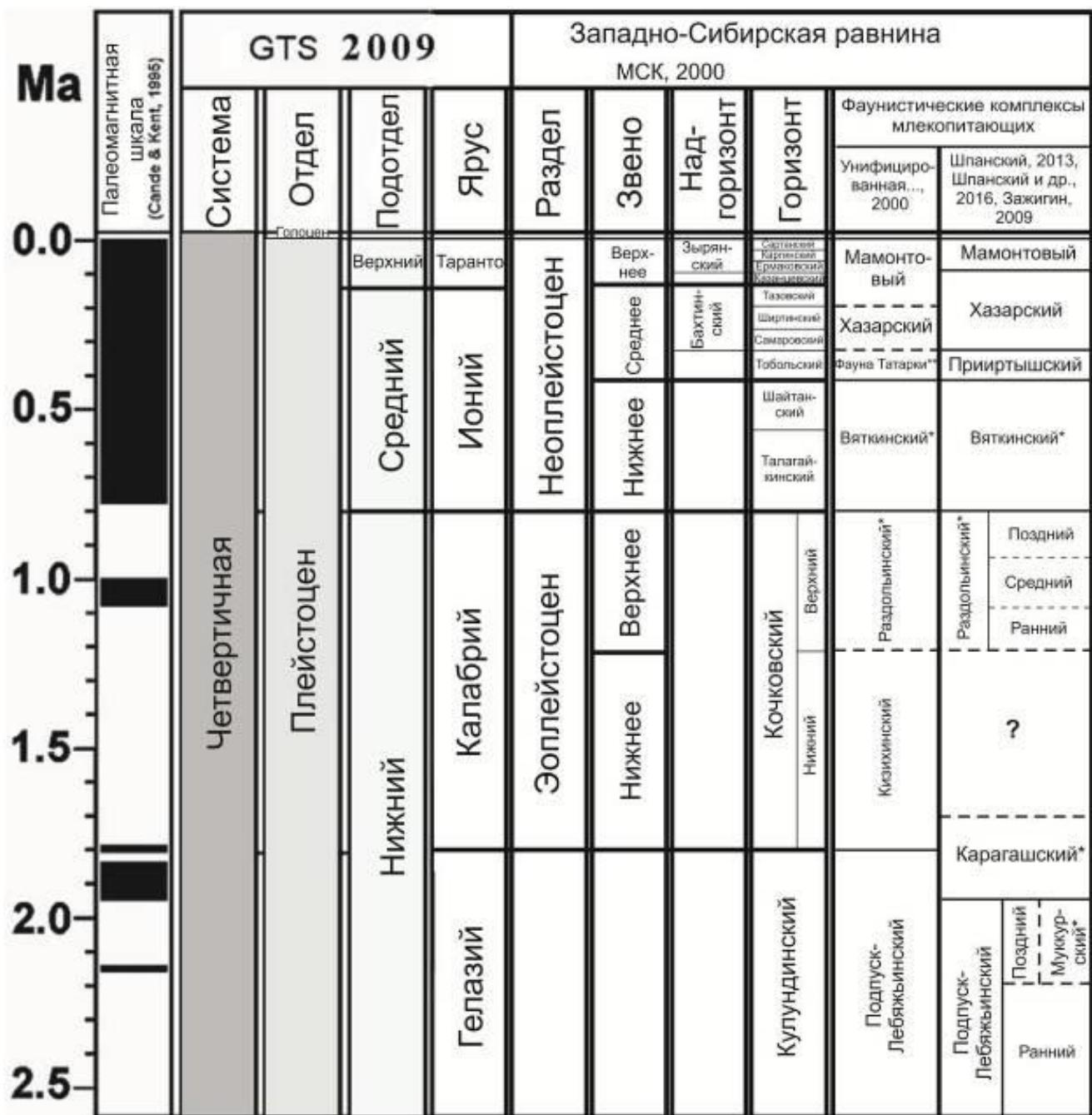


Рисунок 43 – Стратиграфическое положение фаунистических комплексов млекопитающих Западно-Сибирской равнины. *Обозначены комплексы, установленные преимущественно по мелким млекопитающим. ** по Э.А. Вангенгейм (1977)

Подпук-лебяжинский комплекс установлен Э.А. Вангенгейм и В.С. Зажигиным в 1965 г., название «лебяжинский» комплекс получил позднее (Вангенгейм, Зажигин, 1969). В связи с тем, что основное обнажение иртышской свиты, включающей остатки млекопитающих, расположено между п. Лебяжье и с. Подпук (серия местонахождений Лебяжье 1 и 2, Подпук 1 и 2) Э.А. Вангенгейм (1977) предложила название «подпук-лебяжинский комплекс». По мнению В.С. Зыкина (2012, с. 278), это название «является младшим синонимом». Типовым

местонахождением является, обнажение иртышской свиты у с. Подпук на правом берегу р. Иртыш (Павлодарская область). По мнению И.А. Вислобоковой (Vislobokova, 1996), тафоценозы, полученные из местонахождений Лебяжье 2, Подпук 1 и 2, происходящие из нижней и верхней пачек иртышской свиты, имеют несколько разный геологический возраст, но объединяются в один комплекс, состоящий из двух подкомплексов и характеризующих гелазий.

Другие местонахождения: к подпук-лебяжинскому комплексу относятся находки посткраниальных остатков эласмотерия *Elasmotherium* sp., *Equus (Allohippus) robustus* Pomel (Кожамкулова, 1969) и *Stephanorhinus* sp. из песков моисеевской³ свиты в основании разреза между селами Моисеевка и Железинка (местонахождение Моисеевка 1) на правом берегу р. Иртыш (Павлодарская область); местонахождение Прорва, расположенное в 7 км вверх по течению р. Иртыш от с. Подпук (Гайдученко, 1986, 2003). Видовой состав раннего подкомплекса (субкомплекса) – *Ursus* sp., *Homotherium* sp., *Pachycrocuta* sp., *Archidiskodon meridionalis gromovi* Garutt et Alexeeva, *Elasmotherium* sp., *Stephanorhinus* sp., *Equus livenzovensis* Bajgusheva, мелкая *Equus* sp., *Antilospira* cf. *gracilis* Teilhard et Trassaert, *Gazella (Vetagazella) sinensis* Teilhard et Piveteau, *Eucladoceros* sp., *Paracamelus gigas* Schlosser, *Bovinae* gen. indet. М.В. Сотникова (Sotnikova, Rook, 2010) определила мелкого канида *Canis* sp. как *Eucyon minor* (Teilhard et Piveteau). Нижняя челюсть ПОИКМ 100/386 *Stephanorhinus* sp. из Моисеевки 1 по строению и размерам зубов близка к *Stephanorhinus etruscus* Falconer. Фрагмент кости конечности из Подпуска И.А. Вислобокова (Vislobokova, 1996) также склонна относить к этрусскому носорогу *S. cf. etruscus*. Из урочища Прорва Л.Л. Гайдученко (2003) отмечает остатки *Bison (Eobison)* aff. *tamanensis*. Из Подпуска и Лебяжьего В.С. Зажигин (2009) указывает значительное количество форм насекомоядных, зайцеобразных и грызунов: *Hemiechinus* sp., *Petenya* sp., *Beremendia fissidens* Kormos, *Hypolagus* sp., *Ochotona* sp., *Ochotonoides* sp., *Castor* sp., *Allactaga* sp., *Pygerethmus* sp., *Plioscirtopoda* sp., *Stylopodus* sp., *Mimomys reidi* Hinton, *M. ex gr. pliochaenicus* F. Major, *Cromeromys irtyshensis* Zazhigin, *Borsodia petenyii* (Mehely), *Clethrionomys* sp., *Cricetus* sp., *Prociphneus* sp.

Поздний подкомплекс (субкомплекс) подпук-лебяжинского комплекса, полученный из местонахождения Подпук 2 имеет следующий видовой состав: *Archidiskodon* cf. *meridionalis* Nesti, *Equus* cf. *sussenbornensis*, мелкая *Equus* sp., *Cervalces* sp., *Capreolus* sp., *Gazella* sp. Качество сохранившегося материала (преимущественно посткраниальные остатки) не позволили сделать точные определения. Фрагмент зуба слона из Подпук 2 по данным И.А. Вислобоковой (1996) имеет характеристики типичные для южного слона – *A. meridionalis meridionalis* Nesti. По данным В.С. Зажигина (1980, 2009) обе пачки аллювия иртышской свиты охарактеризованы одинаковой фауной мелких млекопитающих. Кроме перечисленных выше

³ Синоним иртышской свиты, в настоящее время не употребляется.

мелких млекопитающих в верхней части аллювия иртышской свиты найдены: *Citellus (Urocitellus)* sp., *Sicista* sp., *Allactaga ex gr. major* (Kerr), *Mimomys coelodus* Kretzoi, *Orientalomys* sp., *Micromys* sp., *Allocricetus* sp.

Муккурский комплекс выделен В.С. Зажигиным по мелким млекопитающим (Зыкин и др., 1987). Типовое местонахождение: у п. Новоселовка на правом берегу р. Битеke, в 1,5 км выше устья р. Кызыл-Айгер. Другие местонахождения: крупные млекопитающие найдены в отложениях муккурской свиты местонахождения Исаковка 4. Из типового местонахождения В.С. Зажигиным получены многочисленные остатки мелких млекопитающих, которых он относит к более поздней стадии подпук-лебяжинского комплекса: *Leporinae gen?*, *Ochotona* sp., *Ochotonoides* sp., *Citellus (Urocitellus)* sp., *Dipodinae* gen., *Mimomys ex gr. reidi – coelodus*, *Borsodia ex gr. petenyii - hungaricus*, *Borsodia* sp., *Cromeromys* sp., *Clethrionomys* sp. Этот комплекс грызунов сопоставляется со средневиллафранкскими фаунами Европы. У с. Исаковка (Омская обл.) на правом берегу р. Иртыш в аллювиальных отложениях, относящихся к концу гелазия (муккурская свита), в местонахождении Исаковка 4 были найдены фрагмент черепа *Rangifer* sp. (Бондарев и др., 2017), *Bovini* gen. indet и *Equus* sp. А.С. Тесковым в этом местонахождении определены многочисленные остатки мелких млекопитающих (Тесаков и др., 2016): *Soricidae*, *Spermophilus* sp., *Prosiphneus* sp., *Sicista* sp., *Plioscirtopoda* sp., *Allophaiomys deucalion*, *Borsodia ex gr. fejervaryi-prolaguroides*, *Mimomys ex gr. pusillus*, *Lemmus* sp., *Clethrionomys* sp. Часть материала переотложена из более древних отложений гелазия (иртышского горизонта) и пьяченко (селетинского горизонта). По мнению А.С. Тесакова, первое появление некорнезубых полевок рода *Allophaiomys* позволяет определять возраст этой фауны как переходный от гелазия к эоплейстоцену. По палеомагнитным данным, прямая намагниченность отложений верхней части муккурской и нижней части карагашской свит соответствует эпизоду Олдувей с астрономическим калиброванным возрастом 1,77-1,95 млн. лет (Зыкин и др., 2003; Зыкин, 2012).

Карагашский комплекс выделен В.С. Зажигиным по мелким млекопитающим из того же обнажения, что и муккурский комплекс, у юго-восточной окраины п. Новоселовка на правом берегу р. Битеke (Зыкин и др., 1987). Карагашская свита с размывом залегает на муккурской свите. Из низов карагашской свиты В.С. Зажигиным определены: *Sorex* sp., *Desmana* sp., *Leporinae gen?*, *Ochotonoides* sp., *Trogontherium* sp., *Plioscirtopoda* sp., *Allactaga ex gr. major*, *Citellus* sp., *Allocricetus* sp., *Mimomys ex gr. coelodus-pusillus*, *M. sp.*, *Borsodia ex gr. prolaguroides* Zazhigin, *Prosiphneus* sp. Эволюционный уровень этой фауны оценивается как промежуточный между муккурским и раздольинским комплексами. «Остатки корнезубых полевок – *M. ex gr. coelodus-pusillus*, *Borsodia ex gr. prolaguroides*, *Cromeromys newtoni* обладают более прогрессивными признаками, чем полевки из муккурской свиты [Zazhigin, 1998]. Наличие *B. cf.*

prolaguroides, *C. newtoni* позволяет датировать эту фауну эоплейстоценом. По уровню развития видов *Mimomys* и *Borsodia* (=*Villanyia*, А.Ш.) она древнее раздольинской» (Зыкин, 2012; с. 316).

Ранее выделенный В.С. Зажигиным (Вангенгейм, Зажигин, 1972; Зажигин, 1980), комплекс мелких млекопитающих, характеризующий «нижнюю часть кочковской свиты» эоплейстоцена и обозначенный как кизихинский (Вангенгейм, 1977), позднее им же был признан не валидным. В.С. Зажигин считает, что «ранее описанная фауна типового местонахождения этого комплекса переотложена из нескольких стратиграфических уровней и не может считаться единой» (Зыкин и др., 2003; с. 78). Позднее В.С. Зажигин (2009, с. 219) пишет: «В связи с ревизией кизихинского комплекса между раздольинским комплексом и нижнекарагашской фауной образовался большой хиатус». В 2008-2009 гг. из отложений типового местонахождения «кизихинского комплекса» были получены радиоуглеродные даты, показавшие голоценовый возраст отложений – 8460±100 лет (СОАН-7414) 5240±120 лет (СОАН-7413) и 5060±125 лет (СОАН-7911) (порядковые номера дат 392 и 395 в каталоге Русанов, Орлова, 2013). Полученные остатки крупных млекопитающих из аллювия «типового местонахождения», по определению автора, также имеют голоценовый возраст (Русанов, 2010). Определенный И.И. Тетериной из этих отложений комплекс остракод имеет смешанный состав неоплейстоцен-голоценового возраста.

Раздольинский комплекс выделен В.С. Зажигиным по мелким млекопитающим (Вангенгейм, Зажигин, 1965, 1972; Зажигин, 1980). Типовым местонахождением является 14-метровый обрыв с обнажением кочковской свиты, обнажение расположено на правом берегу р. Алей, в 1,5 км юго-восточнее с. Раздолье (в 18 км юго-западнее железнодорожной станции Поспелиха) (Адаменко, Зажигин, 1965). Другие местонахождения фауны отмечены А.А. Круковером (Волкова и др., 2002; с. 108): «Маханово – правый берег р. Алей возле с. Маханово, Гоньба-1, Елунино-1, Малиновка-1, Шелаболиха-1, 2, 3 – Приобская равнина, правый берег Оби, возле одноименных сел, палеопочвы ерестнинской пачки кочковской свиты; местонахождения скородумской фауны – Крапива II, Скородум II-IV, Скородум а-с, Романово-1, 1с, 3, Надцы – правый берег Иртыша, толща «диагональных песков», часто ошибочно относимая к тобольскому горизонту среднего неоплейстоцена». Комплекс характеризует вторую половину эоплейстоцена. Видовой состав: крупные млекопитающие: *Panthera fossilis*, *Homotherium aff. ultimus*, *Archidiskodon cf. meridionalis* (Nesti), *Palaeoloxodon namadicus*, *Equus (Allohippus)* sp., *Paracamelus* sp., *Ovibovini?* (*?Praeovibos*), *Bison* sp.; мелкие млекопитающие: *Beremendia* sp., *Sorex* sp., *Crocidura* sp., *Leporinae* gen.?, *Hypolagus* sp., *Lepus* sp., *Lagomvinae* gen., *Ochotona* sp., *O. cf. pusilla*, *Citellus* sp., *Sicista* sp., *Allactaga ex gr. jaculus*, *Allactagalus* aut *Pygerethmus*, *Plioscirtopoda* sp., *Cricetus* sp., *Cricetulus* sp., *Clethrionomys* sp., *Mimomys pusillus* Nich., *M. intermedius*, *Borsodia* (*Kulundomys*) *prolaguroides*, *Eolagurus argyropuloi*, *Prolagurus*

arankae, *P. pannonicus*, *Allophaiomys pliocaenicus*, *Stenocranius hintoni* Pall., *Ellobius tarchancutensis* Grom. et Ponf., *E. sp.*, *Prosiphneus* sp. В.С. Зажигин (2009, 2010) в объеме комплекса выделяет три стадии: ранняя имеет характерную ассоциацию *Borsodia (Kulundomys) prolaguroides* – *Prolagurus pannonicus* – *Allophaiomys pliocaenicus*; вторая стадия представлена ассоциацией *Prolagurus pannonicus* – *Allophaiomys pliocaenicus* – *Stenocranius hintoni*; поздняя стадия представлена ассоциацией *Prolagurus pannonicus* – *Stenocranius hintoni* – *Microtus (Microtus)* ex gr. *oeconomus*. Для разрезов среднего течения р. Иртыш выделяется скородумская фауна, являющаяся аналогом раздольинской фауны мелких млекопитающих юга Западной Сибири (Круковер, Кривоногов, 1995). Многовидовых местонахождений крупных млекопитающих, относимых к раздольинскому комплексу неизвестно, остатки представлены разрозненными единичными находками. Отнесенные Э.А. Вангегейм (1977) к раздольинскому комплексу остатки из Моисеевки 2, на основании новых находок остатков крупных млекопитающих *Bison schoetensacki*, *Ursus savini rossicus* и *Mammuthus trogontherii* отнесены к вяткинскому комплексу. Более массовыми являются сборы в Кузбассе (Форонова, 2001). Мелкие млекопитающие из отложений сагарлыкской свиты представлены «*Prolagurus pannonicus*, *Eolagurus argyropuloi*, *Allophaiomys pliocaenicus*, *Mimomys* sp., *M. (Terricola) hintoni*, *Citellus* sp. (ex gr. *Urocitellus* – *Colobotis*), *Sicista* sp. (ногайского типа)» (Дупал, Галкина, 2000).

По мелким млекопитающим для раннего неоплейстоцена выделяется аналог восточноевропейской фауны петропавловского – карай-дубинского типа, занимающая «...промежуточное положение между раздольинским и вяткинским комплексами мелких млекопитающих. Для нее характерно наличие *Microtus* sp., *Allophaiomys* sp. и *Prolagurus pannonicus* – типичных эоплейстоценовых форм..., а также *M. ex gr. hintoni-gregaloides* Pall.» (Волкова и др., 2002; с. 109).

Вяткинский комплекс выделен В.С. Зажигиным по мелким млекопитающим (Вангегейм, Зажигин, 1972; Зажигин, 1980). Типовое местонахождение (по мелким млекопитающим) представляет обнажение на левом берегу р. Обь в 2 км ниже с. Вяткино (Алтайский край) (Архипов и др., 1989). Другие местонахождения крупных млекопитающих расположены: у с. Дальнее на р. Жаныспай (левый приток р. Ишим) (Акмолинская обл.); Пятирыжск, Моисеевка 2, Железинка 1, Жанабет на правом берегу р. Иртыш (Павлодарская обл.) (Shpansky, 2005; Шпанский и др., 2008; Кожамкулова, 1981), Усть-Тарка на р. Омь (Новосибирская обл.) (Шпанский и др., 2015), Скородум, Горная Суббота (Омская обл.) (Мотузко, 1970б; Кожамкулова, 1981). Видовой состав: *Crocuta crocutea praespelaea*, *Gulo cf. schlosseri*, *Mammuthus trogontherii trogontherii* Pohlig, *Elephas (Palaeoloxodon)* ex gr. *antiquus*, *Phanagoroloxodon irtyshensis* Shpansky, *E. (Allochippus) sanmeniensis*, *Equus mosbachensis* Reichenau, *Stephanorhinus kirchbergensis* Jager, *Bison schoetensacki* Freud., *Praeovibos priscus*,

Soergelia sp. (? *elisabetae* Schaub), *Cervalces latifrons* (Johns.), *Cervus* ex gr. *elaphus*. Вероятно, в комплекс необходимо включить *Elasmotherium sibiricum* Fischer, так как его единичная находка отмечена в местонахождении Скородум (Мотузко, 1970б). Мелкие млекопитающие комплекса очень разнообразны: *Sorex* sp., *Ochotona* ex gr. *pusilla*, *Marmota* sp., *Citellus* sp., *Allactaga* sp., *Alactagulus* sp., *Pygerethmus* sp., *Cricetus* sp., *Cricetulus* sp., *Clethrionomys* sp., *Mimomys pusillus*, *M. intermedius*, *Eolagurus* aff. *simplicidents* Grom. et Ponf., *Prolagurus posterius* Kreitz., *Lagurus transiens* Jonossy, *Allophaiomys* sp. aut *Microtus* sp., *Microtus* cf. *nivaloides*, *M. ex gr. hintonigregalooides*, *M. cf. oeconomus* Pall., *Ellobius* sp., *Myospalax* sp. (Волкова и др., 2002). Крупные млекопитающие представлены единичными находками, иногда скелетами *Mammuthus trogontherii trogontherii* (Усть-Тарка, Пятирыжск), а поэтому выделить для них типовое местонахождение не представляется возможным. Возможно, при более детальном исследовании, в качестве типового местонахождения будет предложено обнажение на правом берегу р. Иртыш между поселками Моисеевка и Железинка. Комплекс характеризуется новой стадией развития мамонтоидных слонов – степным или трогонтериевым слоном – *M. trogontherii trogontherii*; появлением и широким расселением каббалоидных лошадей подрода *Equus* – *E. mosbachensis*; первым появлением носорога Мерка – *S. kirchbergensis*. Среди мелких млекопитающих отмечено первое появление представителей подрода *Lagurus* – *L. transiensis* и вымирание эоплейстоценовых реликтов – *Mimomys pusillus*, *M. intermedius*, *Prolagurus posterius* и *Allophaiomys*. В вяткинском фаунистическом комплексе раннего неоплейстоцена присутствуют, в основном, виды типичные для всей Северной Палеарктики.

Прииртышский комплекс выделен Б.С. Кожамкуловой (1969) по серии местонахождений в бассейне реки Иртыш и на р. Урал. В качестве типового местонахождения автором предложено обнажение аллювиальных отложений тобольского горизонта у п. Григорьевка на правом берегу р. Иртыш (Павлодарская область) в 40 км севернее г. Павлодара (Шпанский и др., 2007; Шпанский, 2009). Отложения представлены преимущественно разнозернистыми диагонально слоистыми песками, галечниками, гравием жанааульской свиты и синхронными с ней отложениями, местами сильно ожелезненными до темно-коричневого цвета. Ранее для этого временного интервала Э.А. Вангенгейм (1977) предлагалась ассоциация млекопитающих под названием «фауна Татарки», собранных на р. Иртыш у с. Татарка близ г. Омска, с весьма неоднозначно определенным видовым составом. Другие местонахождения фауны: серия обнажений косослоистых песков на р. Иртыш в Павлодарской области – Пятирыжск, Ямышево, Железинка 2, Урлютюб; Кирилловка на р. Бурлук (Северо-Казахстанская обл.); Ильинка на р. Чумыш (Алтайский край); на р. Обь – Кривошеино, Уртам (Томская область); Чембакчино, Кошелево (ХМАО); Хашгорт (ЯНАО). Видовой состав: крупные млекопитающие: *Mammuthus*

trogontherii chosaricus, *Elephas (Palaeoloxodon) ex gr. antiquus* (Falc.)⁴, *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jaeger), *Elasmotherium sibiricum* Fischer (по югу), *Coelodonta antiquitatis* (Blum.), *Equus ex gr. mosbachensis-germanicus*, *Bison priscus* Boj., *Bos primigenius* Boj., *Saiga tatarica* L., *Cervalces cf. latifrons* (John.)*, *Cervus elaphus* L., *Megaloceros giganteus ruffi* Nehr, *Camelus knoblochi* Nehring, *Panthera spelaea* Goldf., *Felis manul* Pallas, *Ursus savini rossicus* Borissiak*, *U. arctos* L.*, *Crocuta crocata spelaea* Goldf.*. Мелкие млекопитающие из типового местонахождения не известны, их список приводится по материалам из Томского Приобья (Мотузко, 1970а): *Sorex* sp., *Ochotona* sp., *Lepus* sp., *Citellus* sp., *Clethrionomys* sp., Dipodidae gen. (?), *Cricetus* sp., *Eolagurus luteus* Eversm., *Lagurus* cf. *lagurus* Pall. (*L. transiens* по А. Круковеру (Волкова и др., 2002)), *Mimomys (Stenocranius) gregalis*, *M. ex gr. middendorffii-hyperboreus*, *M. ex gr. arvalis-agrestis*, *Dicrostonyx cf. simplicior* Zazhigin, *Lemmus* sp., *Arvicola aff. mosbachensis*, *Microtus oeconomus* Pall., *Microtus gregalis* Pall., *Myospalax* sp.

Отличительной особенностью прииртышского комплекса является появление и широкое распространение в Западной Сибири ряда новых таксонов – гигантский и благородный олени, сайга, шерстистый носорог, «пещерные» хищники и др., которые становятся основой для всей фауны среднего – позднего неоплейстоцена (Шпанский и др., 2007; Шпанский, 2009, 2011; Шпанский, Черноус, 2012б). Одновременно в фауне еще присутствуют представители более древних фаун – эласмотерий, широколобый лось, максимального распространения достигает носорог Мерка (Шпанский, 2017). В филогенетической линии мамонтоидных слонов формируется переходная форма между степным слоном (*M. trogontherii*) и типичным мамонтом (*M. primigenius*), которая получила подвидовой статус под названием хазарский слон – *M. trogontherii chosaricus* Dubrovo. В фауне мелких млекопитающих отличительной особенностью является появление *M. (Stenocranius) gregalis* и характерных для первой половины среднего неоплейстоцена форм – *A. aff. mosbachensis*, *D. cf. simplicior* (Волкова и др., 2002).

Хазарский комплекс впервые выделен В.И. Громовой (1932) по многочисленным находкам остатков крупных млекопитающих у с. Никольское в Нижнем Поволжье под названием «волжская фауна». Позднее В.И. Громовым (1948) фауна переименована в «хазарский комплекс». Типовое местонахождение для Западно-Сибирской равнины в настоящее время не выделено. Известные местонахождения фауны: Карташово, Качесово, Демьянское, Бобровка, Семейка (ХМАО); Красный Яр (слой 6; нижний костеносный уровень; Новосибирская обл.). Совокупный видовой состав из разных местонахождений: крупные млекопитающие представлены *Mammuthus trogontherii chosaricus* Dubrovo, *Coelodonta cf. antiquitatis* Blum. (крупная форма), *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jaeger), *Equus ex gr. mosbachensis-germanicus*, *Equus ovodovi* Aizenman et Vasiliev, ?*Soergelia cf. elisabetae*, *Bison*

⁴* Обозначены виды, происходящие не из типового местонахождения.

priscus, *Cervus elaphus*, *Megaloceros giganteus*, *Alces alces*, *Rangifer tarandus*, *Castor fiber*, *Panthera spelaea*, *Ursus savini rossicus*, *U. arctos*, *Canis lupus*, *Crocuta crocata spelaea*, *Gulo gulo*; мелкие млекопитающие: *Sorex* sp., *Ochotona* sp., *Lepus* sp., *Spermophilus* sp., *Clethrionomys* sp., *Eolagurus luteus*, *Lagurus lagurus*, *Mimomys (Stenocranius) gregalis*, *M. oeconomus*, *M. ex gr. middendorffii-hyperboreus*, *M. ex gr. arvalis-agrestis*, *Dicrostonyx cf. guilielmi-henseli*, *Lemmus obensis*, *Arvicola kalmakensis* Zazhigin, *Myospalax* sp.

Верхнюю границу хазарского комплекса автор предлагает поднять до верхней границы казанцевского регионального горизонта, тем самым расширив возрастной интервал комплекса от самаровского до казанцевского времени (подробнее в разделе 3.3). Предложение это основано на нахождении в казанцевских отложениях трех доминантных представителей хазарской фауны – *Mammuthus trogontherii chosaricus*, *Stephanorhinus kirchbergensis* и *Equus ex gr. mosbachensis-germanicus* (Косинцев, Васильев, 2009; Шпанский, 2013). Для юго-востока Западной Сибири хазарский комплекс включает несколько специфичных видов – зоргелию, лошадь Оводова, отмеченные для казанцевского времени. Хазарский комплекс имел широкое евразиатское распространение с высокой степенью однородности видового состава.

Мамонтовый комплекс выделен В.И. Громовым (1948) под названием «верхнепалеолитический комплекс». Для всего времени существования комплекса выделение одного местонахождения в качестве типового вряд ли возможно. Это связано с достаточно высокой степенью изученности комплекса, применения для прямого датирования костных остатков радиоуглеродного метода и выявленной неоднородности комплекса во времени. В пределах Западно-Сибирской равнины для каргинского времени в качестве типового местонахождения автором предложена погребенная почва, обнажающаяся в отложениях III надпойменной террасы на правом берегу р. Чулым у п. Сергеево (Томская обл.), координаты наиболее насыщенной остатками точки – 57°15'15" с.ш., 86°05' в.д. (рисунок 25). Все остатки этого местонахождения залегают инситно. Прямое радиоуглеродное датирование костей дало интервал 32-35 тыс. лет (Шпанский, Печерская, 2009; Шпанский, Святко, 2018). Основные местонахождения с установленным геологическим возрастом приведены на рисунке 21. Местонахождений мамонтового комплекса в Западной Сибири много, подавляющее большинство, по радиоуглеродным данным имеет каргинский или сартанский возраст. Большая часть местонахождений – это единичные находки (иногда фрагменты скелетов) отдельных представителей фауны – Причулымский, Джамбул, Кулачье, шахта Владимирская. Имеется ряд крупных многовидовых местонахождений – Красный Яр, Сергеево (Томская обл.); р. Чик, Тараданово, Красный Яр (слой 4; верхний костеносный уровень) (Новосибирская обл.); Байгара (Тюменская обл.). Некоторые местонахождения имеют «наложенную археологию» – Шестаково, Волчья грива, Луговское. Видовой состав комплекса: крупные млекопитающие

Mammuthus primigenius (Blum.), *Coelodonta antiquitatis* (Blum.), *Equus ex gr. gallicus* Prat., *Equus ovodovi* Eisenmann et Vasiliev, *Bison priscus* Boj., *Saiga tatarica* L., *Gazella subgutturosa* (Guldenstaedt)⁵, *Ovibos moschatus* Zimm., *Alces alces* L., *Cervus elaphus* L., *Megaloceros giganteus giganteus* (Blum.), *Rangifer tarandus* L., *Canis lupus* L., *Alopex lagopus* L., *Vulpes vulpes* L., *Vulpes corsac* L., *Panthera spelaea* Goldf., *Ursus savini rossicus* Borissiak, *Ursus arctos* L., *Crocuta spelaea* Goldf., *Gulo gulo* L., *Meles leucurus* Hodgson; грызуны и зайцеобразные представлены: *Lepus timidus* L., *Castor fiber* L., *Marmota bobac* L., *Spermophilum citellus* L., *Lemmus sibiricus* Kerr, *Dicrostonyx guilielmi* Sanford, *Microtus gregalis* Pallas, *M. oeconomus* Pallas, *Lagurus lagurus* Pallas. Состав мамонтового комплекса в Западной Сибири в целом идентичен составу комплекса Восточной Европы и большей части Западной Европы. Это сходство еще более значительное, чем для хазарского комплекса. Для Казахстана Б.С. Кожамкулова (1981) отмечает продолжение существования верблюда *Camelus knoblochi*, *Bos primigenius*, *E. hemionus* Pallas, но радиоуглеродный анализ этих находок не проводился. Для территории Алтая отмечены *Ovis ammon*, *Camelus knoblochi*, *Hystrix brachyuran vinogradovi* Argyropulo (Васильев, 2016; Kuzmin et al., 2017). Необходимо отметить, что прямого радиологического датирования остатков верблюда Кноблоха до сих пор не сделано, поэтому его существование в позднем неоплейстоцене – голоцене требует уточнения.

Современная (голоценовая) фауна Западно-Сибирской равнины. Анализ голоценовых местонахождений остатков млекопитающих был проведен М.М. Девяшиным (2013). Подавляющее большинство, из 214, местонахождений представлены археологическими памятниками – поселениями и ритуальными комплексами. Дикие животные представлены сохранившимися элементами мамонтового фаунисического комплекса: *Castor fiber*, *Lepus timidus*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Alopex lagopus*, *Gulo gulo*, *Meles leucurus*, *Ursus arctos*, *Alces alces*, *Cervus elaphus*, *Rangifer tarandus*, *Saiga tatarica*, *Equus hemionus*. В связи с широким распространением лесов, увеличилось количество лесных представителей, в первую очередь куньих: *Martes zibeline*, *Mustela sibirica*, *Lutra lutra* и других: *Lynx lynx*, *Sus scrofa*, *Capreolus pygargus*; довольно многочисленны остатки *Marmota* sp., *Vulpes corsak*; известны единичные находки *Gazella subgutturosa*, *Ovis ammon*. Вызывает сомнение широкое распространение *Equus ferus* и *Bos primigenius* в связи с их морфометрической близостью к домашним животным.

⁵ На территории Западной Сибири известен только из местонахождения Жана-Аул (Павлодарская обл.) (Кожамкулова, 1981).

3.3 Степень преемственности разновозрастных комплексов четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины

Муккурский, карагашский и раздольинский комплексы выделены по мелким млекопитающим. Для времени существования этих комплексов, к сожалению, известны только единичные находки остатков крупных млекопитающих. Поэтому самостоятельные и синхронные комплексы крупных млекопитающих для конца палеоплейстоцена и эоплейстоцена на сегодняшний день не выделены. Известные находки не могут дать оценку степени эволюционных изменений в филогенетических линиях крупных млекопитающих для этого временного интервала. Сравнение таксономического состава подпук-лебяжинской фауны палеоплейстоцена с представителями вяткинской фауны раннего неоплейстоцена показывает их близость на родовом уровне. На протяжении всего этого временного интервала продолжали существовать рода *Homotherium*, *Elephas (Palaeoloxodon)*, *Equus (Allocippus)*, *Stephanorhinus*, *Elasmotherium*, *Paracamelus*, вероятно и род *Archidiskodon*, филогенетическая замена его родом *Mammuthus* произошла на границе эоплейстоцена и неоплейстоцена (Гарутт, Тихонов, 2001).

Во второй половине плейстоцена (неоплейстоцене), даже при относительно быстрой смене климатических ритмов, состав млекопитающих любой территории не обновлялся полностью. Большое число форм на региональном уровне сохранялось.

Анализ плейстоценовых комплексов мелких млекопитающих позволил В.С. Зажигину сделать вывод о том, что вяткинский комплекс раннего неоплейстоцена является «...последним из комплексов млекопитающих Западной Сибири, эволюционные различия которого от предшествующего (раздольинского – А.Ш.) достигают родового ранга в единых филетических линиях млекопитающих: *Prosiphneus* – *Myospalax*, *Prolagurus* – *Lagurus* и, возможно, *Allophaiomys* – *Microtus (Microtus)*. В дальнейшем соответствующие изменения форм не превышают видового ранга» (Зажигин, 1980; с. 59). Для крупных млекопитающих также происходят серьезные изменения. На родовом уровне в составе фауны впервые появляются львы рода *Panthera*, в мамонтоидной линии слонов род *Archidiskodon* сменяется родом *Mammuthus*. С ранним неоплейстоценом связаны первые достоверные появления *Crocuta crocuta prasaelaea*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sibiricum*, *Bison schoetensacki*. Такие роды, как *Homotherium* и *Praeovibos* ранний неоплейстоцен не переживают, что также хорошо обозначает границу раннего и среднего неоплейстоцена.

В составе прииртышского комплекса, на родовом уровне, впервые появляются *Coelodonta*, *Megaloceros* (сразу в большом количестве), *Saiga*, *Bos*, *Camelus*, вероятно и первые представители родов *Ursus* и *Canis* (Шпанский, 2009; Шпанский и др., 2007; Ratajczak et al., 2016; Moskvitina et al., 2017). С тобольскими отложениями связаны последние находки

широколобого лося *Cervalces* cf. *latifrons* (Шпанский, 2005). В целом можно сказать, что в первой половине среднего неоплейстоцена формируется основа фауны, которая продолжает существовать до конца плейстоцена.

Хазарский комплекс крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины по видовому составу очень близок к прииртышскому и сменяющему его мамонтовому комплексу. Он занимает промежуточное положение между ними и выполняет роль плавного перехода от достаточно умеренного по ландшафтно-климатическим условиям прииртышского комплекса к аридно-холодному мамонтовому комплексу. В качестве отличия от прииртышского комплекса можно назвать исчезновение некоторых древних форм – *Elephas (Palaeoloxodon)* ex gr. *antiquus*, *Cervalces* cf. *latifrons*, *Camelus knoblochi* (возраст находок, относимых к позднему неоплейстоцену, требует уточнения). Также можно отметить очень высокую встречаемость остатков оленей – *Megaloceros giganteus* и *Cervus elaphus* в прииртышском комплексе. Вероятно, со второй половины среднего неоплейстоцена появляется своеобразная мелкая лошадь – *Equus ovodovi*, а также происходит переход от более крупной *E. ex gr. mosbachensis-germanicus* к менее крупной *E. gallicus* (*E. ferus*, по мнению Н.А. Пластеевой (Пластеева и др., 2012)). По мелким млекопитающим А.А. Круковер (Волкова и др., 2002; с. 111) отмечает следующее различие средненеоплейстоценовых фаун: «*L. transiens* замещается на *L. lagurus*, а примитивную форму *Arvicola cf. mosbachensis* сменяет более прогрессивная *A. aff. kalmakensis*; появляется прогрессивная форма копытного лемминга *Dicrostonyx ex gr. guilielmi-henseli*, замещающая «тобольских» *D. cf. simplicior*».

Мамонтовый комплекс представляет собой заключительную стадию развития фауны среднего-позднего неоплейстоцена. Максимального распространения и численности достигают быстробегающие стадные копытные родов *Equus*, *Bison*, *Saiga*. При этом, широко распространены олени – *Alces alces*, *Cervus elaphus*, *Megaloceros giganteus giganteus*, *Rangifer tarandus*.

Традиционно, переход от хазарского к мамонтовому фаунистическому комплексу млекопитающих опускают на уровень второй половины среднего неоплейстоцена. Для Западно-Сибирской равнины этот переход предполагается на уровне ширтинского термохона (Вангенгейм, 1977; Унифицированная ..., 2000). При этом аргументов к такому положению границы не приводится. В литературных источниках мамонтовый (=верхнепалеолитический) фаунистический комплекс во временном интервале от ширтинского термохона до сартанского криохона делят на ранний и поздний подкомплексы или стадии, с границей примерно на уровне середины казанцевского термохона (Вангенгейм, 1977; Вангангейм, Зажигин, 1982). Приводимый видовой состав обоих подкомплексов одинаков, различия обозначены “...разными эволюционными ступенями развития *M. primigenius* (ранний (более толстая эмаль, меньшая

частотата пластин на 10 см – А.Ш.) и поздний типы), *Equus* (крупные с архаичными чертами – ранняя стадия, мелкие, прогрессивные – поздняя стадия)” (Вангенгейм, 1977; с. 85). В крупных многовидовых местонахождениях при высокой численности остатков лошадей (Таблица 18) совместно встречаются остатки как крупных, так и мелких лошадей и в настоящее время их выделяют в *E. ovodovi* и *E. ex gr. gallicus*. Ранний и поздний тип мамонта не имеет систематического статуса, а совместное нахождение зубов мамонтов с основными морфологическими признаками ранней и поздней форм указывает на широкую внутривидовую изменчивость *M. primigenius*. Сложность вопроса состоит в том, что прямых радиоуглеродных датировок толстоэмалевых зубов «раннего типа» не проводилось. Морфометрические параметры большинства последних моляров *M. primigenius*, определенных как ранний тип, имеют полное сходство с данными по зубам *Mammuthus trogontherii chosaricus* (Таблица 7) из Восточной Европы и Западно-Сибирской равнины.

По мнению автора, в течение позднего неоплейстоцена существовало два фаунистических комплекса: хазарский и мамонтовый. Границу между ними можно провести на уровне между казанцевским термохроном и ермаковским криохроном, вероятно внутри первой ступени позднего неоплейстоцена. В пользу более длительного существования хазарского комплекса в пределах Западно-Сибирской равнины можно считать следующий аргумент, инситные находки остатков *Stephanorhinus kirchbergensis* и *M. trogontherii chosaricus* в слое 6 обнажения у п. Красный Яр (Новосибирская обл.) (данные С.К. Васильева, письменное сообщение). Черепа *M. trogontherii chosaricus* из этого слоя хорошо сохранились, а поэтому не могут быть переотложенными. Морфологические и размерные характеристики черепов и зубов слонов (Таблица 7), найденных в 6 слое, занимают промежуточное положение между *M. trogontherii trogontherii* и *M. primigenius* (Шпанский и др., 2015) и являются типичными для *M. trogontherii chosaricus*. С.К. Васильев (2010) с этими же отложениями соотносит фрагмент черепа *Sorgelia cf. elisabetae*. Но предполагает его переотложение из отложений нижнего неоплейстоцена. Для Восточной (Иванов Бор, Шкурлат) и Центральной (Таубах, Эрингсдорф, Веймар) Европы в микулинских и эемских отложениях отмечены находки *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus* (Yashina, 2014). Для местонахождения Таубах остатки слона найдены совместно с многочисленными остатками *S. kirchbergensis*. На основании этих находок в Центральной Европе для эема выделяется антиквусовая фауна, а *Mammuthus-Coelodonta* комплекс охватывает вторую половину (висла) позднего плейстоцена (Kahlke, 1999, 2014). Для микулинского межледникового Восточной Европы Л.И. Алексеевой (1990) и А.К. Марковой (Markova, 2007) уже был предложен самостоятельный шкурлатовский комплекс, а распространение мамонтового комплекса ограничено в пределах валдайского оледенения. Видовое разнообразие крупных млекопитающих шкурлатовского комплекса из типового местонахождения значительно беднее фауны Красного Яра (Новосибирская обл.) (Таблица 12). Зубы мамонта из

Шкурлаты по морфометрическим данным близки к зубам хазарского слона из Красного Яра и других местонахождений (Таблица 7). Поэтому можно со всей определенностью относить находки зубов мамонтов «раннего типа» к хазарскому слону. Таким образом, выделенный для микулинского межледникового Восточной Европы шкурлатовский комплекс и материалы по казанцевскому межледниковью Западно-Сибирской равнины очень близки. Это позволяет нам ограничить время существования мамонтового фаунистического комплекса в Западной Сибири интервалом от MIS 5d до MIS 2 и синхронизировать время перехода от хазарской фауны к мамонтовой между Западной Сибирью и Европой.

Фауна голоцена, по сути, является обедненным вариантом мамонтовой фауны, в которой отсутствует значительное количество доминантных видов, составлявших ядро фауны позднего неоплейстоцена. При этом значительная часть видов (бобр, заяц, волк, бурый медведь, барсук, росомаха, лось, северный олень и др.) имеют достаточно широкое распространение в современной фауне (Девяшин, 2013). В первой половине голоцена на юге Западно-Сибирской равнины еще был распространен гигантский олень (van der Plicht et al., 2015), а на севере *Ovibos moschatus*. Анализ перехода от мамонтовой к современной фауне более подробно рассмотрен в разделе 4.5.

Подводя итог анализа фаунистических комплексов крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины можно сделать несколько обобщений:

1) неравномерная представленность таксономического разнообразия фаунистических комплексов обусловлена крайне малочисленными местонахождениями остатков крупных млекопитающих в отложениях эоплейстоцена Западной Сибири (Таблица 8; рисунок 44), это отражает, как недостаточную степень изученности (например, отсутствуют находки представителей семейств Camelidae и Cervidae), так и слабую обнаженность отложений этого возраста;

Таблица 8 – Таксономическое разнообразие крупных млекопитающих по четвертичным фаунистическим комплексам Западно-Сибирской равнины

Таксоны	Фаунистические комплексы						
	1	2	3	4	5	6	7
семейства	10	4	5	9?	10	11	10
рода	14	6	7	14?	19	21	22
виды	15	7	8	15?	21	25	27
Общие таксоны (в-р-с)		1-3-4	1-2-2	1-4-4	6-12-9	18-16-10	19-19-10
Индекс Симпсона (в-р-с)		14,3-50-100	12,5-28,6-40	12,5-57,1-80	40-85,7-100	85,7-84,7-100	76-90,5-100

1 – Подпук-лебяжинский ранний, 2 – подпук-лебяжинский поздний, 3 – раздолинский, 4 – вяткинский, 5 – прииртышский, 6 – хазарский, 7 – мамонтовый; «общие таксоны» установленные в данном и предыдущем комплексах на видовом, родовом и семейственном уровне (в-р-с). Индекс Симпсона (в %) рассчитывался для определения степени близости между данным и предыдущим комплексами по формуле $R=100(C/N_1)$, где C – количество одних и тех же таксонов в обоих комплексах, N_1 – общее число таксонов в меньшей фауне ($C \leq N_1$).

- 2) выявленное видовое разнообразие достигает своего максимума для мамонтового фаунистического комплекса, а минимальным является для раздольинского комплекса, что отражает низкую изученность;
- 3) уровень таксономических отличий комплексов палеоплейстоцена и эоплейстоцена – подпук-лебяжинского и раздольинского значительно выше, чем между комплексами установленными для неоплейстоцена;
- 4) для фаунистических комплексов неоплейстоцена прослеживаются достаточно постепенные (с большой долей преемственности) изменения таксономического разнообразия, особенно на родовом уровне, достигая 85-90% сходства (Таблица 8);
- 5) по мелким млекопитающим В.С. Зажигиным (2009) между подпук-лебяжинским и раздольинским комплексами выделяется муккурская и карагашская фауны. Карагашская фауна, по мнению В.С. Зажигина (2009) не имеет аналогов в Европе и Азии, и соотносится им с самым концом гелазия (эпизодом Олдувей) и самым началом эоплейстоцена. По крупным млекопитающим данный интервал, а также весь ранний калабрий (ранний эоплейстоцен, по стратиграфической схеме ЗСР 2000 года) в настоящее время не охарактеризован;

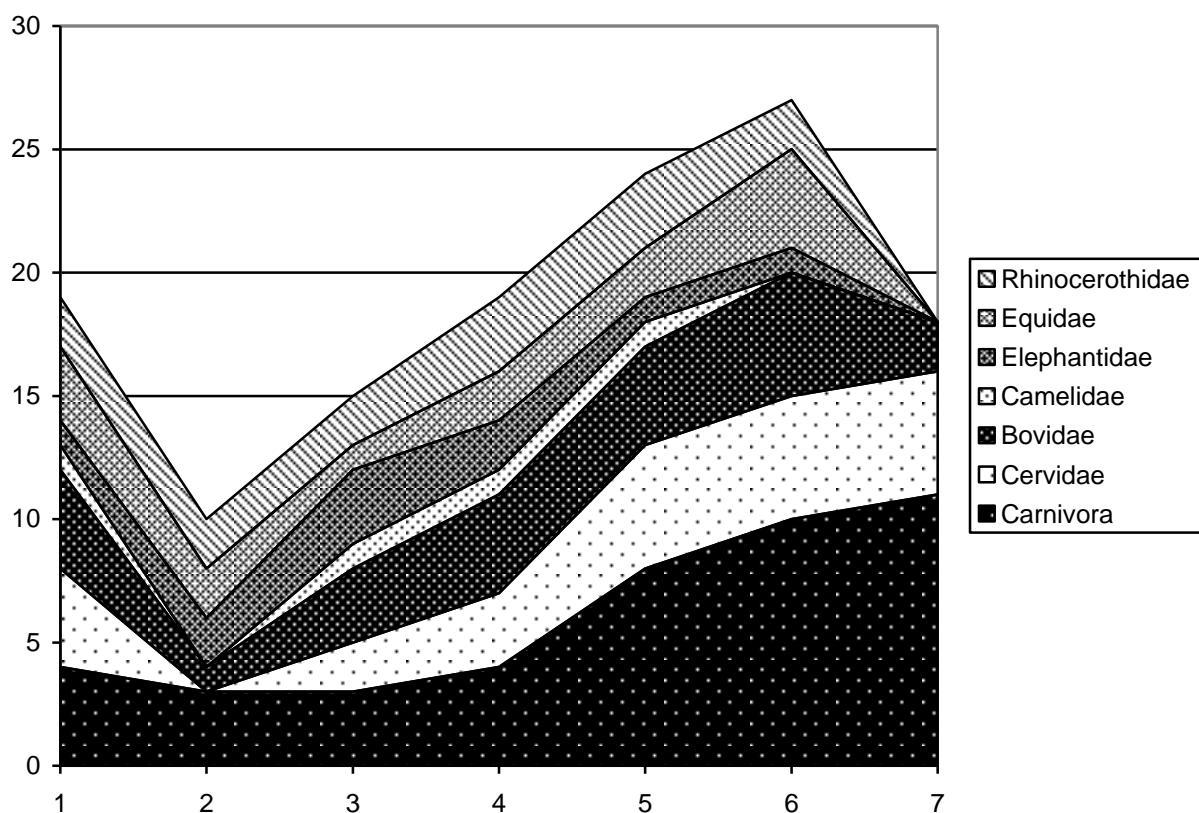


Рисунок 44 – Распределение количества видов в семействах (хищные млекопитающие даны совместно в рамках отряда) ископаемых млекопитающих по фаунистическим комплексам Западно-Сибирской равнины: 1 – подпук-лебяжинский, 2 – раздольинский, 3 – вяткинский, 4 – прииртышский, 5 – хазарский, 6 – мамонтовый, 7 – голоценовый (современный)

6) комплекс крупных млекопитающих, соответствующий раздольинскому комплексу мелких млекопитающих, в настоящее время разделить на стадии не представляется возможным. В раздольинском комплексе мелких млекопитающих В.С. Зажигиным (2009) выделяется три стадии – ранняя, средняя и поздняя;

7) для первой половины среднего неоплейстоцена предложен прииртышский фаунистический комплекс с типовым местонахождением на р. Иртыш у п. Григорьевка (Павлодарская обл.). Стратиграфический объем прииртышского комплекса оценивается временем тобольского межледниковых (MIS 9-11). Прииртышский комплекс Западной Сибири является биостратиграфическим аналогом сингильского комплекса Восточной Европы;

8) предлагается новое положение границы между хазарским и мамонтовым фаунистическими комплексами на уровне 5-й и 4-й изотопных стадий, т.е. между казанцевским и ермаковским горизонтами. Эти изменения предложены в связи с присутствием в казанцевских отложениях двух доминантных представителей хазарской фауны – *M. trogontherii chosaricus* и *S. kirchbergensis*. В связи с этим объем хазарского фаунистического комплекса оценивается от самаровского (MIS 8) до казанцевского (MIS 5) времени, а мамонтового фаунистического комплекса от ермаковского (MIS 4) до сартанского (MIS 2) времени.

3.4 Анализ сходства западносибирских комплексов с одновозрастными комплексами сопредельных регионов

В течение позднего плиоцена - плейстоцена степень сходства восточно-европейских фаун (восточного паратетиса) и западно-сибирских фаун млекопитающих возрастает. По мнению автора, это напрямую связано с сокращением площади бассейна моря Тетис и интенсивным орогенезом Кавказа и азиатских горных систем (Тянь-Шаня, Памира, Алтае-Саянской горной области и др.) (Лукина, 1997; Trifonov et al., 2012). Эти геодинамические события привели к нарастанию аридизации климата на юге Восточной Европы с одной стороны и появлению обширных «сухопутных мостов» между Западно-Сибирской и Восточно-Европейской (Русской) равнинами, через постепенно осушающуюся прикаспийскую низменность с другой стороны. Это обстоятельство сняло ограничение на миграционные потоки между двумя обширными зоогеографическими провинциями. Более подробно вопросы палеозоогеографических связей западно-сибирской провинции рассмотрены в разделе 5.4.

Наиболее детальная биостратиграфия плейстоцена по млекопитающим проработана для территории юга Восточной Европы усилиями В.И. Громова, В.И. Громовой, Л.И. Алексеевой, Э.А. Вангенгейм, В.С. Байгушевой, В.В. Титова, А.С. Тесакова и др. Ими выделена последовательная серия фаунистических комплексов млекопитающих, с достаточно

обширными видовыми составами, прослежены основные этапы развития многих филогенетических групп. В дополнение автором диссертации проведен сравнительный анализ западно-сибирских фаунистических комплексов преимущественно с восточно-европейскими комплексами и с комплексами сопредельных регионов.

Для палеоплейстоцена и эоплейстоцена в Восточной Европе выделено три фаунистических комплекса – хапровский, псекупский и таманский (Титов, 2008; Тесаков, 2004; Вангенгейм, 2010; Kahlke et al., 2011). Хапровский комплекс Восточной Европы по видовому составу хорошо сопоставим с ранним подкомплексом подпук-лебяжинского комплекса Западной Сибири и отвечает биохрону *Archidiskodon meridionalis gromovi* (среднему виллафранку по западно-европейской шкале). Их сопоставление можно сделать по присутствию некоторых общих родов и видов, таких как *Pachycrocuta* sp., *Homotherium* sp., *Archidiskodon meridionalis gromovi*, *Paracamelus gigas*, *Equus livenzovensis*, *Stephanorhinus* cf. *etruscus*, *Elasmotherium* sp., *Gazella* cf. *subgutturosa*, *Eucladoceros* sp. (Vislobokova, 1996; Титов, 2008) (Таблица 9). Морфометрические параметры зубов последней смены *A. m. gromovi* из обоих комплексов очень близки друг другу (Таблица 6). При этом есть и некоторые различия – собачьи в Подпуске представлены мелким *Eucyon minor*, а в Хапрах и Ливенцовке найден *Canis* cf. *senezensis*. Подсемейство Tragelaphinae представлено разными родами *Antilospira* в Подпуске и *Gazellospira* в Ливенцовке и др. В целом хапровский комплекс имеет значительно более разнообразный видовой состав, особенно это относится к хищным и парнокопытным млекопитающим, в нем присутствуют не установленные в подпук-лебяжинском комплексе представители семейств куньих, жираф и свинообразных. В тоже время для хапровского комплекса характерны такие реликты, как мастодонт (*Anancus arvernensis alexeevae*) и гиппарион (*Hipparium moritulum*), неизвестные в подпук-лебяжинском комплексе, при этом их остатки являются массовыми в хапровской фауне (Титов, 2008). Требует уточнения систематическое положение некоторых таксонов подпук-лебяжинского комплекса: гиены, медведя хомотерия, эласмотерия, сложнорогого оленя. Видовые составы обоих комплексов отражают существование их в теплых климатических условиях и мозаичных ландшафтах со сложными биоценотическими структурами.

Присутствие в комплексе *Mimomys pliocaenicus* позволяет сопоставлять подпук-лебяжинский комплекс с MN17 зоной грызунов О. Фейфар и др. Западной и Центральной Европы (Fejfar et al., 1998). По крупным млекопитающим ранний и поздний подкомплексы подпук-лебяжинского комплекса И.А. Вислобокова (Vislobokova, 1996) сопоставляют с MN17 и началом зоны MN18 крупных млекопитающих С. Герена (Guerin, 1989, 2007). Ранний подкомплекс имеет большее видовое разнообразие и сопоставляется с хапровской фауной юга

Восточной Европы, а также с «типичными средневиллафранкскими фаунами Saint Vallier Faunal Unit» Западной Европы (Титов, 2008, с. 184).

Таблица 9 – Сопоставление видовых составов фаун крупных млекопитающих первой половины палеоплейстоцена Западной Сибири и Восточной Европы

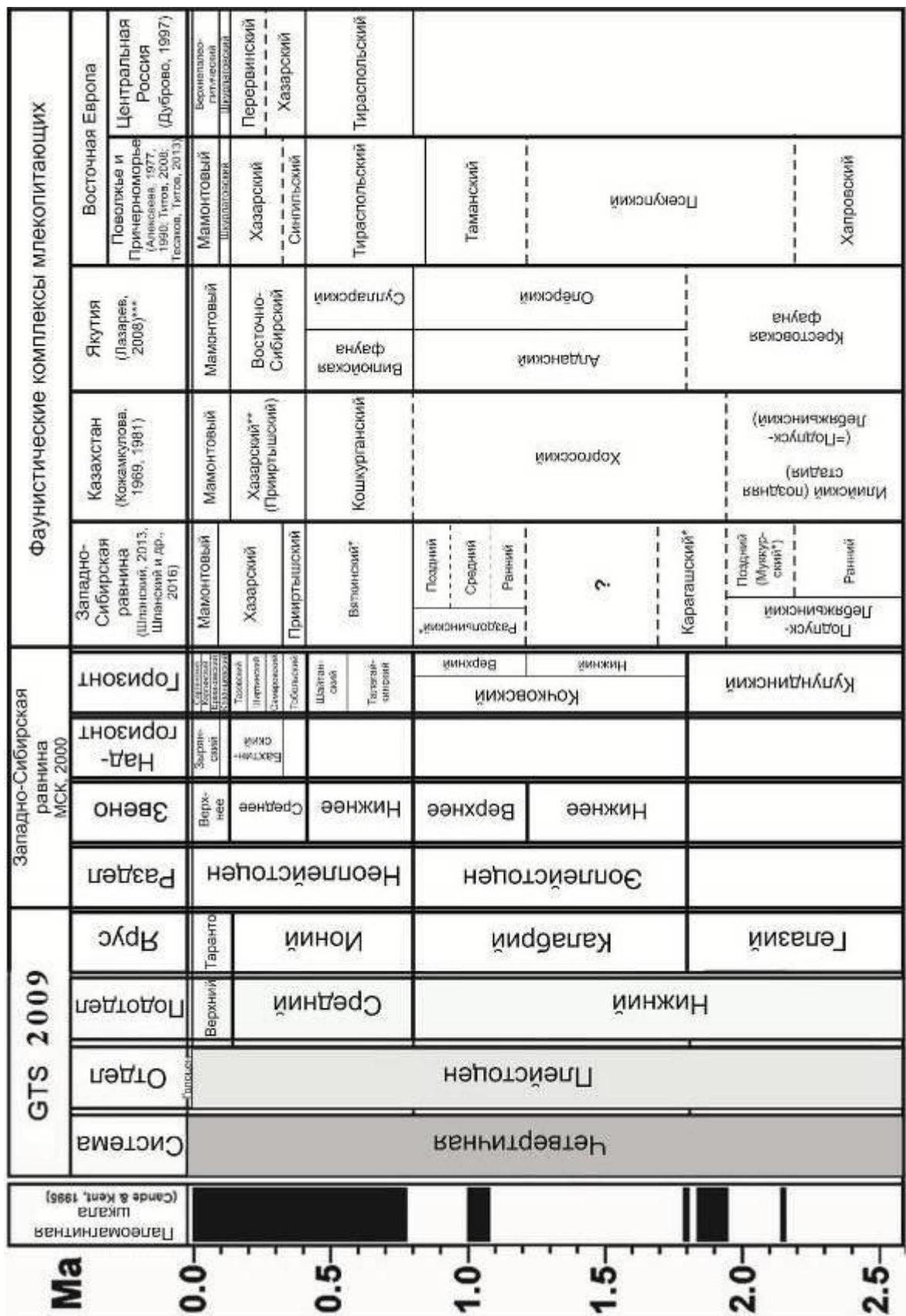
Таксоны	Подпукс-Лебяжинский комплекс (Западная Сибирь; Vislobokova, 1996 с изменениями)	Хапровский комплекс (Восточная Европа; Титов, 2008)
<i>Nyctereutes megamastoides</i> (Pomel)		+
<i>Canis</i> cf. <i>senezensis</i> Martin		+
<i>Eocion minor</i> (Teilhard et Piveteau)	+	
<i>Ursus</i> sp. <i>Ursus</i> cf. <i>etruscus</i> Cuvier	+	+
<i>Lutra</i> sp.		+
<i>Pannonictis nestii</i> (Martelli)		+
Mustelidae gen.		+
<i>Pliocrocuta perrieri</i> Croizet et Jobert		+
<i>Pachycrocuta</i> sp. <i>Pachycrocuta brevirostris</i> (Aumard)	+	+
<i>Homotherium</i> sp. <i>Homotherium crenatidens</i> (Fabrini)	+	+
<i>Linx issiodorensis</i> (Croizet et Jobert)		+
<i>Acinonyx pardinensis</i> (Croizet et Jobert)		+
<i>Anancus arvernensis alexeevae</i> Bajguscheva		+
<i>Archidiskodon meridionalis gromovi</i> Garutt et Alexeeva	+	+
<i>Hipparium moriturum</i> Kretzoi		+
<i>Equus (Allohippus) livenzovensis</i> Baigusheva	+	+
<i>Equus</i> sp.	+	+
<i>Elasmotherium</i> sp. <i>Elasmotherium chaprovicum</i> Shvyreva	+	+
<i>Stephanorhinus</i> cf. <i>etruscus</i> Falconer <i>Stephanorhinus</i> ex gr. <i>megarhinus-kirchbergensis</i>	+	+
<i>Sus strozzi</i> Major F.		+
<i>Paracamelus alutensis</i> (Stefanescu)		+
<i>Paracamelus gigas</i> Schlosser	+	+
<i>Cervus (Rusa) philisi</i> Schaub		+
<i>Eucladoceros</i> sp. <i>Eucladoceros</i> cf. <i>dicranios</i> Nesti	+	+
<i>Arvernoceros</i> sp.		+
Cervidae gen. indet.		+
<i>Libralces gallicus</i> Azzaroli		+
<i>Palaeotragus (Yuorlovia) priasovicus</i> Godina et Baigusheva		+
<i>Bison</i> aff. <i>tamanensis</i> N. Verestchagin <i>Leptobos</i> sp.	+	+
<i>Gazellospira gromovae</i> Dmitrieva		+
<i>Antilospira</i> cf. <i>gracilis</i> Teilhard et Trassaert	+	
Tragelaphini gen. indet. А		+
Tragelaphini gen. indet. Б		+
<i>Gazella</i> cf. <i>subgutturosa</i> Güldenstaedt	+	+
<i>Gazella sinensis</i> Teilhard et Piveteau	+	
Gazellinae gen. indet.		+

Псекупский комплекс охватывает вторую половину палеоплейстоцена и первую половину эоплейстоцена и соответствует биохрону номинативной формы южного слона – *A. m. meridionalis*. Кроме него, широкое распространение имеют *Stephanorhinus* cf. *etruscus*, *Equus* (A.) cf. *major*, *Eucladoceros orientalis*, *E. cf. senezensis*, *Pseudodama nestii*. Для псекупского комплекса В.В. Титов (2008) отмечает продолжение существования мастодонта *Anancus*

arvernensis alexeevae. Поздний подкомплекс подпук-лебяжинского комплекса Западной Сибири несколько беднее по видовому составу и по своей продолжительности соответствует только ранней части псекупского комплекса (Vislobokova, 1996). Для него характерно присутствие типичного южного слона – *A. m. meridionalis*, единичные остатки *Stephanorhinus* sp. (близкий к *S. etruscus*), *Equus cf. sussenbornensis*, *Cervalces* sp., *Capreolus* sp. Отмечено самое раннее появление *Rangifer* sp. (Бондарев и др., 2017). Из-за фрагментарности материала большая часть таксонов в настоящее время не имеет видовых определений, что затрудняет сопоставление комплексов. В Западной Европе этому этапу соответствует фауна Senese Faunal Unit начала позднего виллафранка.

Для раннего эоплейстоцена, в настоящее время, фаунистический комплекс не выделен и полноценный аналог псекупского комплекса в Западной Сибири отсутствует. В отложениях нижнего эоплейстоцена Кузбасса найдены остатки крупных млекопитающих – «*Archidiskodon* cf. *meridionalis*, *Equus singularis* – очень крупной массивной лошади из группы *E. simplicidens-stenonis*, *Ursus* sp., мелкого *Alces* sp., *Ovibovini* gen. Эволюционный уровень развития форм дает основание сопоставлять эту фауну с псекупской и поздневиллафранкской Восточной и Западной Европы» (Форонова, 2009, с. 599).

Поздний эоплейстоцен в Восточной Европе охарактеризован таманским фаунистическим комплексом, соответствующим времени существования прогрессивного подвида южного слона – *A. m. tamanensis*. Нижняя граница этого комплекса у разных авторов понимается по-разному – Э.А. Вангенгейм проводит ее на уровне 1,1-1,2 млн. лет (Вангенгейм и др., 1991; Вангенгейм, 2010), а В.В. Титовым она удревняется до 1,5 млн. лет (Титов и др., 2012). Верхняя граница комплекса проводится на уровне 850 тыс. лет, «...между субхроном Харамилло и палеомагнитной инверсией Матуяма-Брюнес» (Тесаков, Титов, 2013, с. 628). В составе комплекса установлены: *Archidiskodon meridionalis tamanensis*, *Equus* cf. *major*, *Elasmotherium caucasicum*, *Bison* sp., *Tragelaphini* gen., *Mimomys savini*, *Lagurodon arankae* и др. Отмечена интересная особенность ориктоценоза типового местонахождения Синяя Балка, доминирование остатков слонов (64%) и эласмотериев (32%). Остатки остальных форм имеют подчиненное значение (Титов, Тесаков, 2009). Причем для слонов предполагается две формы – южный слон *A. meridionalis tamanensis* и более прогрессивная форма близкая к *M. trogontherii*. В Западной Сибири для этого временного интервала выделен только раздольинский комплекс мелких млекопитающих (рисунок 45). Крупные млекопитающие известны по единичным находкам, не всегда с качественным определением геологического возраста. Достоверные определения зубов поздней формы южного слона *A. meridionalis tamanensis*, из отложений верхней части кочковского горизонта, не известны. Его появление в Восточной Европе оценивается близким к границе нижнего и верхнего эоплейстоцена, не моложе 1,2 млн. лет (Тесаков, Титов, 2013).



*Комплексы выделены преимущественно по мелким млекопитающим.

**В 1989 году Б. С. Кожакулова устанавливает для среднего неоплейстоцена приморгийский комплекс, но в 1981 году для территории Казахстана он обозначает для этого времени хазарский комплекс, а приморгийский комплекс считает Западно-Сибирским

Рисунок 45 – Схема корреляции фаунистических комплексов крупных млекопитающих четвертичного периода

Достаточно представительная фауна позднего эоплейстоцена известна из сагарлыкской свиты Кузбасса: *A. meridionalis tamanensis*, архаичная кабаллоидная лошадь *E. (Equus) aff. simionescii*, крупный *Cervalces aff. latifrons*, *Bison ex gr. priscus* (Форонова, 2009). Для конца эоплейстоцена – самого начала раннего неоплейстоцена (сергеевская свита) указано присутствие *Coelodonta cf. tologojensis*, *E. sanmeniensis*, *Panthera fossilis*, *Homotherium aff. ultimus* и др.

Для Якутии и Восточной Сибири в целом, для палеоплейстоцена (гелазия) и эоплейстоцена, выделяется две зоogeографические провинции – Ленская (Западная Якутия) и Берингийская (Восточная Якутия) (Лазарев, 2008). Границей между ними является полоса субмеридионального простирания шириной около 300 км, образованная долинами рек Лена и Алдан и высокогорными системами Верхоянского и Сэттэ-Дабанского хребтов. В этой связи в пределах провинций выделяются самостоятельные фаунистические комплексы млекопитающих. Для Ленской провинции Э.А. Вангенгейм (1961) выделила алданский фаунистический комплекс, который охватывал поздний плиоцен-эоплейстоцен. Позднее П.А. Лазарев (2008), на основании стратиграфического положения преобладающего количества находок фауны, ограничил его объем эоплейстоценом, синхронизировав его с олёрским фаунистическим комплексом, выделенным А.В. Шером (1971) для эоплейстоцена Берингийской провинции (рисунок 45). Представителями алданского комплекса являются *Canis cf. variabilis*, *Elephas (Palaeoloxodon) ex gr. namadicus*, *Equus ex gr. sanmeniensis*. Найдка остатков *Archidiskodon cf. meridionalis* позволяет синхронизировать алданский комплекс с псекупским комплексом Восточной Европы и, возможно, поздним подкомплексом подпук-лебяжинского комплекса Западно-Сибирской равнины.

В Таджикистане с подпук-лебяжинским комплексом сопоставляется куруксайская фауна (Шарапов, 1986). В Казахстане (без северной части) аналогом подпук-лебяжинского комплекса может являться поздняя стадия илийского фаунистического комплекса (Кожамкулова, 1981). Для эоплейстоцена Казахстана предложен хоргосский комплекс.

Вяткинский комплекс наиболее близок к восточноевропейскому тираспольскому комплексу (Vangengeim, Sher, 1970; Алексеева, 1977). Тираспольский комплекс более разнообразный по видовому составу (Таблица 10). Очень широко и разнообразно в нем представлены олени и хищные млекопитающие. Вяткинский комплекс, в этом отношении, выглядит обедненным, вероятно, это связано с недостаточной изученностью в пределах Западно-Сибирской равнины этого возрастного интервала и отсутствия крупных многовидовых местонахождений. Общими, для обоих комплексов, руководящими видами являются *Mammuthus trogontherii trogontherii*, *Equus mosbachensis*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Bison schoetensacki*, *Cervalces latifrons*. По мнению В.С. Зажигина (1980), подавляющее большинство родов и видов грызунов вяткинского комплекса также являются общими с формами

тираспольского комплекса. Для Восточной Европы стратиграфический объем тираспольского комплекса сопоставляется с биохроном степного слона – *M. trogontherii trogontherii*. Время его появления в Восточной Европе оценивается концом эоплейстоцена (калабрия) (Тесаков, Титов, 2013). В целом тираспольский комплекс по видовому составу крупных млекопитающих выглядит как более гумидный и отражает «значительную залесенность юго-западных районов» Восточной Европы (Алексеева, 1977а, с. 39).

Таблица 10 – Сопоставление видовых составов фаун крупных млекопитающих раннего неоплейстоцена Западной Сибири и Восточной Европы

Таксоны	Западная Сибирь	Тираспольский комплекс (Восточная Европа) Алексеева, 1977а
<i>Mammuthus trogontherii trogontherii</i>	+	+
<i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i>	+	
<i>Equus mosbachensis</i>	+	+
<i>Equus sanmeniensis</i>	+	
<i>Equus sassenbornensis</i>		+
<i>Elasmotherium sibiricum</i>	+	
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	+	+
<i>Stephanorhinus etruscus</i>		+
<i>Paracamelus gigas/Paracamelus sp.</i>	+	+
<i>Bison schoetensacki</i>	+	+
<i>Soergelia cf. elisabetae</i>	+	
<i>Praeovibos priscus</i>	+	
<i>Cervalces latifrons</i>	+	+
<i>Praemegaceros verticornis</i>		+
<i>Praedama cf. sassenbornensis</i>		+
<i>Cervus acoronatus</i>		+
<i>Cervus cf. elaphoides</i>		+
<i>Cervus elaphus</i>	+	
<i>Pontoceros ambiguus</i>		+
<i>Panthera spelaea</i>		+
<i>Ursus deningeri</i>		+
<i>Vulpes</i> sp.		+
<i>Canis</i> sp.		+
<i>Crocuta crocuta praespelaea/Crocuta</i> sp.	+	+
<i>Gulo cf. schlosseri</i>	+	

Возрастным аналогом вяткинского комплекса в Якутии является вилуйская фауна (Лазарев, 2008). Общими видами являются *M. t. trogontherii*, *Cervalces latifrons*, *Soergelia* sp. Указанный, П.А. Лазаревым (2008), *Stephanorhinus kirchbergensis*, по мнению автора, появился в Якутии не раньше начала среднего неоплейстоцена (Шпанский, 2017; Шпанский, Боескоров, 2018). Возрастными аналогами вяткинского комплекса в Казахстане (Южный и Центральный) является кошкурганский комплекс (Кожамкулова, 1981), для Восточного Казахстана О.Д. Моськиной (1973) был выделен солоновский мимомисно-лагурусный комплекс мелких млекопитающих, статус которого вероятно, надо определять как локальная фауна. В Забайкалье возрастным аналогом вяткинского комплекса считается толгойский комплекс (Вангенгейм и

др., 1966). При этом В.С. Зажигиным (1980) отмечается значительное различие в эволюционных стадиях развития основных видов грызунов вяткинского и толойкинского комплексов.

Для первой половины среднего неоплейстоцена, в пределах Западно-Сибирской равнины, установлен прииртышский фаунистический комплекс, остатки представителей которого, приурочены к отложениям тобольского горизонта. Для второй половины среднего неоплейстоцена и казанцевского времени отмечено распространение хазарского фаунистического комплекса. В Якутии для всего объема среднего неоплейстоцена П.А. Лазаревым (2008) выделен восточно-сибирский фаунистический комплекс, очень близкий по видовому составу к прииртышскому комплексу. Выделенный П.А. Лазаревым (2008) в качестве типового вида для среднего неоплейстоцена *Coelodonta jacuticus*, по морфологическим признакам черепа является типичным *C. antiquitatis*, а в качестве паратипа использована нижняя челюсть *Stephanorhinus kirchbergensis* (Шпанский, Боескоров, 2018).

Таблица 11 – Сопоставление видовых составов прииртышского, сингильского, хазарского и шкурлатовского фаунистических комплексов

Стратиграфические подразделения	Видовые составы		
	Звено	Горизонты	Фаунистические комплексы
Средний неоплейстоцен	Верхний неоплейстоцен	Казанцевский/микулинский	Западная Сибирь (Васильев, 2005; Шпанский, 2009)
	Самаровский-тазовский/днепровский-московский	Хазарский/шкурлатовский	<i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i> , <i>Coelodonta antiquitatis</i> , <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> , <i>?Elasmotherium sibiricum</i> , <i>Equus</i> ex gr. <i>mosbachensis-germanicus</i> , <i>Equus ovodovi</i> , <i>?Soergelia</i> cf. <i>elisabetae</i> , <i>Bison priscus</i> , <i>Cervus elaphus</i> , <i>Megaloceros giganteus</i> , <i>Alces alces</i> , <i>Rangifer tarandus</i> , <i>Castor fiber</i> , <i>Panthera spelaea</i> , <i>Ursus savini rossicus</i> , <i>U. arctos</i> , <i>Canis lupus</i> , <i>Crocuta crocuta spelaea</i> , <i>Gulo gulo</i>
Тобольский/лихвинский	Хазарский	<i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i> , <i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i> , <i>Coelodonta antiquitatis</i> , <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> , <i>Equus</i> ex gr. <i>mosbachensis-germanicus</i> , <i>Bison priscus</i> , <i>Ovibos moschatus</i> , <i>Cervus elaphus</i> , <i>Megaloceros giganteus</i> , <i>Alces alces</i> , <i>Equus caballus</i> , <i>Canis lupus</i>	<i>Mammuthus primigenius</i> (ранняя форма), <i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i> , <i>Coelodonta antiquitatis</i> , <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> , <i>Equus</i> cf. <i>latipes</i> , <i>Bison priscus</i> , <i>Alces alces</i> , <i>Cervus elaphus</i> , <i>Castor sp.</i> , <i>Panthera spelaea</i>
			<i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i> , <i>Coelodonta antiquitatis</i> , <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> , <i>Equus</i> ex gr. <i>mosbachensis-germanicus</i> , <i>Bison priscus</i> , <i>Ovibos moschatus</i> , <i>Cervus elaphus</i> , <i>Megaloceros giganteus</i> , <i>Alces alces</i> , <i>Equus caballus</i> , <i>Canis lupus</i>
Прииртышский / сингильский		<i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i> , <i>Elephas (Palaeoloxodon) ex gr. antiquus</i> , <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> , <i>Coelodonta antiquitatis</i> , <i>Elasmotherium sibiricum</i> , <i>Equus</i> ex gr. <i>mosbachensis-germanicus</i> , <i>Bison priscus</i> , <i>Bos primigenius</i> , <i>Saiga tatarica</i> , <i>Cervalces</i> cf. <i>latifrons</i> , <i>Cervus elaphus</i> , <i>Megaloceros giganteus ruffi</i> , <i>Camelus knoblochi</i> , <i>Panthera spelaea</i> , <i>Felis manul</i> , <i>Ursus savini rossicus</i> , <i>U. arctos</i> , <i>Crocuta crocuta spelaea</i>	<i>Elephas (Palaeoloxodon) meridionaloides</i> , <i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i> , <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> , <i>Elasmotherium sibiricum</i> , <i>Camelus knoblochi</i> , <i>Saiga tatarica</i> , <i>Bison priscus</i> , <i>Megaloceros giganteus</i> , <i>Cervus elaphus</i> , <i>Equus</i> sp. (ex gr. <i>caballus</i>)

Для среднего-позднего неоплейстоцена Восточной Европы предложено два варианта последовательной смены фаунистических комплексов крупных млекопитающих (Таблица 11). Для южной части Русской равнины и юго-запада Восточной Европы последовательность Л.И.

Алексеевой (1990), в основном подтверждающая данные В.И. Громова (1948), а для Центральной России и Поволжья последовательность комплексов предложена И.А. Дуброво (1997).

Стратиграфическим аналогом прииртышского фаунистического комплекса в Восточной Европе является сингильский комплекс, выделенный В.И. Громовым (1948) по многочисленным местонахождениям в среднем и нижнем Поволжье. Наиболее полный обзор местонахождений сингильского комплекса выполнен А.А. Хромовым (Хромов и др., 2001). По видовому составу прииртышский и сингильский комплексы очень близки друг к другу (Таблица 11) (Шпанский, 2009; Шпанский, Печерская, 2007б). По мнению М.В. Головачёва (2012, с. 43; 2013), сингильский комплекс не имеет отличий в видовом составе от хазарского фаунистического комплекса, и его предлагается «рассматривать как раннюю стадию развития хазарского фаунистического комплекса». Такого же мнения придерживается И.А. Дуброво (1997) считая, что две находки зубов *Palaeoloxodon meridionaloides* (Gromova) (лежит в основе выделения сингильского комплекса В.И. Громовым (1948)) на территории Поволжья и Центральной России является не достаточным. Поэтому для первой половины среднего неоплейстоцена (лихвинское и днепровское время) И.А. Дуброво распространяет существование хазарского фаунистического комплекса (рисунок 45). При этом для второй половины среднего неоплейстоцена (одинцовское и московское время) ему предложен перервинский фаунистический комплекс. Особенностью этого комплекса является появление мамонта раннего типа, овцебыка, короткого бизона, отсутствие хазарской лошади. Морфометрических данных по зубам мамонтов, характерных для перервинского комплекса И.А. Дуброво не приводит.

Для казанцевского времени позднего неоплейстоцена в пределах Западно-Сибирской равнины автором предполагается сохранение хазарского комплекса, на основании присутствия *Mammuthus trogontherii chosaricus*, *Stephanorhinus kirchbergensis* и, вероятно, *Camelus knoblochi* в отложениях казанцевского горизонта (слой 6) местонахождения Красный Яр (Новосибирская обл.). Для Кузбасса И.В. Фороновой (2000б, с. 440) также предполагается выделение «самостоятельного фаунистического комплекса, характерного для казанцевской (предзырянской) эпохи». А по мелким млекопитающим Т.А. Дупал и Л.И. Галкина (2000) характеризуют низы бачатской свиты (соответствует объему казанцевского горизонта) хазарским фаунистическим комплексом. Для Казахстана и Якутии, для начала позднего неоплейстоцена, самостоятельный фаунистический комплекс не выделен. Исследователями этих территорий для всего позднего неоплейстоцена распространяется существование мамонтового фаунистического комплекса (Кожамкулова, 1981; Лазарев, 2008) (рисунок 45). Для микулинского времени Восточной Европы Л.И. Алексеева (1980) выделила шкурлатовский

комплекс. Степень сходства «западно-сибирского» хазарского и восточноевропейского шкурлатовского комплексов очень велика (Таблица 12). Главным отличием шкурлатовского комплекса является совместное распространение «мамонта ранней формы» и лесного слона *Elephas (Palaeoloxodon) antiquus* Falc. (Алексеева, 1990). Проведенное автором сравнение морфологических особенностей зубов мамонтов из Шкурлата и Межевихино (Воронежская обл.) и *M. t. chosaricus* из Красного Яра (Новосибирская обл.) и других местонахождений показало их высокую степень сходства (Таблица 7).

Таблица 12 – Сопоставление видового состава местонахождений Красный Яр (слой 6, Новосибирская обл.) и Шкурлат I (Воронежская обл.), начало позднего неоплейстоцена (MIS 5)

Виды	Красный Яр (слой 6, Новосибирская обл.) (Косинцев, Васильев, 2009)	Шкурлат I (Воронежская обл.) (Алексеева, 1990)
<i>Castor fiber</i> L. / <i>Castor</i> sp.	+	+
<i>Lepus timidus</i> L.	+	
<i>Marmota</i> sp. / <i>M. bobac</i> cf. <i>palaeorossica</i>	+	+
<i>Panthera spelaea</i> Goldf.	+	+
<i>Ursus savini rossicus</i> Vereshchagin	+	
<i>Ursus arctos</i> L.	+	
<i>Crocuta crocuta spelaea</i> Goldf.	+	
<i>Canis lupus</i> L.	+	
<i>Cuon alpinus</i> Pallas	+	
<i>Gulo gulo</i> L.	+	
<i>Meles leucurus</i> Hodgson	+	
<i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i> Falc.		+
<i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i> Dubr. / <i>M. primigenius</i> Blum.	+	+
<i>Coelodonta antiquitatis</i> Blum.	+	+
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> Jager	+	+*
<i>Equus ex gr. gallicus</i> Prat / <i>E. cf. latipes</i>	+	+
<i>Equus ovodovi</i> Eisenmann et Vasiliev	+	
<i>Bison priscus</i> Boj.	+	+
<i>Saiga tatarica</i> L.	+	
<i>Soergelia</i> cf. <i>elisabetae</i>	+	
<i>Alces alces</i> L.	+	
<i>Megaloceros giganteus</i> Blum.	+	
<i>Cervus elaphus</i> L. / Cervidae gen.?	+	+
<i>Rangifer tarandus</i> L.	+	

*Отмечена находка зуба *Stephanorhinus kirchbergensis* у Малютино (Курская обл.) из микулинских отложений (Алексеева, 1990)

3.5 Положение нижней границы и объем четвертичной системы по данным ископаемых млекопитающих

Дискуссии о положении нижней границы четвертичной системы происходят регулярно в течение последних ста лет. В результате нижняя граница системы несколько раз понижалась, а объем увеличивался с 0,8 млн. лет (до 1991 года), до 1,6 млн. лет (до 1995 года), затем 1,8 млн. лет (до 2012 года) и наконец, 2,588 млн. лет. Предложенное, Международной комиссией по стратиграфии в 2008 году и ратифицированное в 2009 году исполнкомом Международного союза

геологических наук, решение о понижении нижней границы четвертичной системы. Основание четвертичной системы и неоген-четвертичная граница определяются Точкой глобального стратотипа границы (GSSP) в разрезе Монте-Сан-Николо на юге Сицилии (Италия) и соответствует основанию гелазского яруса, а сам ярус переносится из плиоцена в плейстоцен (Gibbard et al., 2009; Finney, 2010). Эта граница также соответствует палеомагнитной инверсии Гаусс-Матуяма. Для Общей стратиграфической шкалы (ОСШ) России утверждение Межведомственным стратиграфическим комитетом (МСК) России нового положения границы четвертичной системы сделано в 2012 году (Жамойда, Леонтьева, 2012). Решение о понижении неоген-четвертичной границы до уровня 2,588 млн. лет и включении плиоценового яруса гелазия в состав квартера в качестве нижнего яруса имеет как своих противников, так и сторонников, в том числе и в нашей стране. Эти изменения привели к значительному изменению структуры ОСШ. Некоторыми исследователями для обозначения нового структурного подразделения в ОСШ предложено название «палеоплейстоцен» в ранге самостоятельного раздела (Тесаков, 2013; Тесаков и др., 2014).

Критериями для проведения нижней границы квартера является комплексное применение литологических, палеонтологических, палеомагнитных, геохронологических и палеоклиматических данных. К ним в последние годы добавилось прослеживание лёссово-почвенной последовательности, стратиграфические горизонты которой отчетливо соответствуют стадиям изотопно-кислородной шкалы океанических осадков (Зыкина, Зыкин, 2012). По мнению Ю.Б. Гладенкова, наиболее информативными стратиграфическими методами являются те, «которые связаны с изучением необратимых односторонних геологических процессов. Прежде всего, это палеонтологический метод (необратимое развитие органического мира), а также изотопные методы (радиоактивный распад)» (Гладенков, 2010; с. 127). Обоснованием к понижению неоген-четвертичной границы послужило заметное похолодание на уровне 2,6 млн. лет (климатостратиграфический критерий), а не биостратиграфические данные. «В значительной мере похолодание было вызвано глобальным климатическим сдвигом, фиксируемым точкой 100 изотопно-кислородной кривой Шекелтона (Shackleton, 1995), когда содержание изотопа $\delta^{18}\text{O}$ впервые превысило 4‰. Начиная с этого времени амплитуда похолоданий заметно увеличилась, хотя в интервале 2,5-1,2 млн. лет оставалась меньшей, чем в более позднее время. С этим похолоданием связаны крупные изменения: развитие пермофроста на северо-востоке Евразии, сокращение лесов и расширение открытых пространств в Центральной Евразии и Средиземноморье, интенсификация фаунистических обменов. Начинается закладка новых адаптивных трендов на фоне усиления похолодания и аридизации» (Вислобокова, 2006; с. 430).

В стратиграфической схеме Западной Сибири времени гелазия соответствует верхняя часть кулундинского горизонта (Унифицированная..., 2001). Полный объем кулундинского горизонта по возрасту соответствует позднему занклию, пьяченскому и гелазскому ярусам Международной стратиграфической шкалы и охватывает палеомагнитные ортозоны Гаусс-Матуяма (нижнюю часть) (Волкова, Головина, 2013). Таким образом, кулундинский горизонт охватывает весь верхний плиоцен в старом понимании. По В.С. Зыкину кулундинскому горизонту соответствует кокчетавский региоярус, а гелазию соответствует иртышский горизонт (Зыкин и др., 1991, 2011), который включает иртышскую, барнаульскую, муккурскую и нижнюю часть карагашской свиты (Зыкин и др., 2011, 2013).

В Западной Сибири единственным разрезом, хорошо охарактеризованным фауной млекопитающих, который можно «рассматривать в качестве регионального стратотипа нижней границы квартера» на уровне 2,6 млн. лет, «является разрез в обрыве правого склона долины р. Иртыша у пос. Лебяжье, где она проходит между аксорской и иртышской свитами. В разрезе этот рубеж почти совмещен с границей (палеомагнитных – А.Ш.) хронов Гаусс и Матуяма» (Зыкин и др., 2013; с. 229). Из серии обнажений иртышской свиты на юге Павлодарской области получен богатый комплекс остатков крупных и мелких млекопитающих, получивший название подпук-лебяжинского фаунистического комплекса. Видовой состав и эволюционный уровень крупных млекопитающих и полевок подпук-лебяжинского комплекса позволяют уверенно коррелировать его с хапровским комплексом млекопитающих Восточной Европы и средневиллафранкскими фаунами Центральной и Западной Европы (Vislobokova, 1996; Зажигин, 2009). В Центральной Евразии появляется большое число крупных млекопитающих, приспособленных к обитанию в саванноподобных ландшафтах. В хапровском комплексе (MN 17, 2,6-2,0 млн. лет) и его восточных аналогах отмечаются: первое появление лосей *Libralces* (филетическая линия *Libralces* – *Alces*), большерогих оленей рода *Sinomegaceros* и бычьих рода *Leptobos*, крупных винторогих антилоп *Gazellospira*, козлов *Capraoryx*, разнообразие сложнорогих оленей *Eucladoceros*; присутствие большерогих оленей рода *Arvernoceros* и верблюдов *Paracamelus*, лошадей *Equus liventzovensis*, слона Громова *Archidiskodon meridionalis gromovi* (Громов, 1948; Байгушева, 1971; Алексеева, 1977а; Вислобокова, 1988; Vislobokova, 1996; Титов, 2008). Кроме палеотериологической характеристики из отложений иртышской свиты получены комплексы пресноводных и наземных моллюсков. «На этом рубеже окончательно вымирают все теплолюбивые элементы в пресноводной малакофауне, она полностью приобретает современный вид» (Зыкин и др., 2011; с. 139). Одним из важных реперов рубежа в 2,6 млн. лет является смена лито-фациальных условий осадконакопления – «...заканчивается красноцветное осадконакопление и появляются

желтоцветные аллювиальные и субаэральные отложения» (Зыкин, Зажигин, 2009; Зыкин и др., 2013; с. 229).

По мнению В.С. Волковой, изучавшей развитие растительности позднего плиоцена – плейстоцена во временном интервале 3,3–1,8 млн. лет (соответствует полному объему кулундинского горизонта), в позднем плиоцене (3,3-2,3 млн. лет) состав растительности неоднократно менялся. Изменения происходили «...от степной разнотравно-маревой с участием широколиственных пород до лесостепной. Лесная растительность по-прежнему была представлена умеренно-теплолюбивыми широколиственными растениями. В составе флоры не было хвойных» (Волкова, Головина, 2013; с. 114). Происходившее на уровне около 1,81 млн. лет похолодание климата было принято за нижнюю границу четвертичного периода (Aguirre, Pasini, 1985), проведенную в основании сантерния (калабрия) в верхней части субхона Олдувей в Италии. В Западной Сибири «...на основании идентификации палеомагнитной субзоны Олдувей и палеоклиматических данных она проведена в хорошо охарактеризованном палеонтологически разрезе муккурской и карагашской свит в долине р. Битеke. В настоящее время этот разрез рассматривается в качестве регионального стратотипа границы между ярусами... плейстоцена гелазием и калабрием для Северной Азии. Эта граница фиксируется в нижней части карагашской свиты похолоданием климата, проявившимся в обеднении систематического состава фауны пресноводных и наземных моллюсков и остракод. Непосредственно выше этой границы появляется вид мелких млекопитающих *Allorhaiomys plioxaenicus*. По биостратиграфическим и палеомагнитным данным граница неогена и квартера фиксируется на Предалтайской равнине между барнаульской и ерестнинской свитами» (Зыкин и др., 2011; с. 141). Для конца гелазия в составе лесостепных ландшафтов Западно-Сибирской равнины отмечено появление арктических элементов – кустарничковой березки и некоторых видов плаунов. Наиболее «...резкий рубеж трансформации ландшафтов приходится на начало эоплейстоцена (1,8-1,6 млн. лет). В этот период лесотундровые ландшафты заняли территорию современной лесостепной и степной зон» (Волкова, 1977; 2013, с. 112). «На территории современной степной и лесостепной области Западной Сибири появилась тундровая растительность с зеленомошными болотами и арктическими элементами. ...получили развитие темнохвойные формации из пихты и ели, болото-тундры с представителями тундровой флоры и болото-степи» (Волкова, Головина, 2013; с. 114). Такая динамика ландшафтов, по мнению В.С. Волковой позволяет считать более правильным проводить нижнюю границу четвертичной системы на уровне 1,8 млн. лет. По В.С. Зыкину и соавторов (2011; с. 141) «этая граница фиксируется в нижней части карагашской свиты похолоданием климата, проявившимся в обеднении систематического состава фауны пресноводных и наземных моллюсков и остракод». По фауне млекопитающих в пределах Западно-Сибирской равнины эта граница отмечена слабо,

непосредственно выше этой границы появляется *Allophaiomys plioxaenicus* (Зыкин и др., 1987). Ранее выделенная для раннего эоплейстоцена кизихинская фауна мелких млекопитающих (Вангегейм, Зажигин, 1965, 1969, 1982; Зажигин, 1980), была признана не валидной в связи с переотложением остатков в голоценовых отложениях (Зажигин, 2009). Местонахождения крупных млекопитающих самого начала эоплейстоцена не известны, находки изолированных зубов, определяемых как *Archidiskodon meridionalis meridionalis* не могут дать точную оценку геологическому возрасту, так как наиболее ранние находки южного слона относятся ко второй половине гелазия (рисунок 28).

Не исключено дальнейшее понижение границы четвертичной системы до уровня 3,3 млн. лет (основание селетинского горизонта и кокчетавского регионаряса в Западной Сибири) и ниже, с включением всего нижнего виллафранка. Подобные идеи не новы, во второй половине прошлого века объем эоплейстоцена сопоставлялся с виллафранком Европы и делился на три части. И эоплейстоцен считался переходным временем между неогеном и квартером, формально помещаясь в неогене, в принятой схеме. Но многие палеонтологи и стратиграфы понимали четвертичную систему в расширенном объеме и включали в нее эоплейстоцен полностью (Громов и др., 1961, 1969; Краснов, Никифорова, 1973). Четвертичная система, по схеме предложенной В.И. Громовым с соавторами (1961), подразделялась на эоплейстоцен, плейстоцен и голоцен. «Эоплейстоцен включал три подотдела и четыре яруса: 1) нижний эоплейстоцен – астийский и виллафранкский ярусы, 2) средний эоплейстоцен – гюнцский ярус, 3) верхний эоплейстоцен – миндельский ярус» (Громов и др., 1965; с. 5). Авторы включали в четвертичную систему также и слои с фауной руссильонского типа из местонахождений Молдавии, Украины и Северного Кавказа, сопоставляемые с ранневиллафранкскими фаунами Центральной и Западной Европы и, таким образом, предлагали опустить неоген-четвертичную границу под нижний виллафранк (Громов и др., 1965; с. 5). Идея проведения неоген-четвертичной границы под «астием и пьяченцой итальянских разрезов, которым соответствуют акчагыльские отложения на территории СССР, и их стратиграфическими аналогами» на уровне 3,3-3,5 млн. лет, активно обсуждалась на Международном Коллоквиуме в 1972 году (Никифорова, 1974; с. 178). В 60-70-е годы прошлого века многие исследователи определяли битекайскую фауну млекопитающих как раннеэоплейстоценовую (Вангегейм, Зажигин, 1965, 1972; Мотузко, 1971; Вислобокова, 1973; Вангегейм, 1977) и проводили нижнюю границу квартера в Западной Сибири по основанию битекайской свиты. По данным, уточненным с использованием магнитохронологической шкалы (Зыкин и др., 2011), битекайский фаунистический комплекс занимает более древнее положение, характеризуя нижнюю часть битекайского горизонта (нижний плиоцен, в интервале около 4-4,3 млн. лет). За более низкую границу четвертичной системы высказывались С.А. Архипов (1971) и Р.А. Зинова (1972),

включая частично или полностью новостаничную свиту в состав четвертичной системы. В настоящее время нижняя граница новостаничного горизонта находится на уровне 6 млн. лет и охватывает конец миоцена (Зыкин и др., 2011).

Более ранний, чем подпуск-лебяжинский, кызыл-айгирский комплекс млекопитающих установлен в отложениях аксорской свиты, подстилающей иртышскую свиту. Редкие остатки крупных млекопитающих известны из того же обнажения на правом берегу р. Иртыш (местонахождение Лебяжье 1), что и подпуск-лебяжинская фауна, они представлены *Trogontherium minus*, *Equus (Allohippus)* sp., *Croizetoceros* sp. (Vislobokova, 1996). Мелкие млекопитающие установлены В.С. Зажигин из аксорской свиты в бассейне р. Битеke и представлены *Ochotonoides* sp., *Promimomys* cf. *gracilis*, *Mimomys hintoni*, *M. polonicus*, *Borsodia petenyii*, *Cromeromys* sp., *Prosiphneus* sp. (Зыкин и др., 1987). По мнению И.А. Вислобоковой, возраст местонахождения Лебяжье 1 соотносится с концом русциния – началом виллафранка и близко к магнитной инверсии Гилберт-Гаусс (около 3,6 млн. лет) (Vislobokova, 1996). По мнению В.С. Зыкина, возраст этой фауны оценивается концом плиоцена (2,6-2,9 млн. лет) (Зыкин и др., 2011). В Восточной Европе для этого временного интервала выделен скорцельский фаунистический комплекс крупных млекопитающих (Алексеева, 1982), а в Западной Сибири и Казахстане ему соответствуют, кроме Лебяжье 1, еще Есекарткан и Острая Сопка (Тлеубердин, 1982; Вислобокова, 2006, 2008).

По биостратиграфическим данным (по млекопитающим) последнее изменение положения неоген-четвертичной границы выглядит половинчатым, так как не отражает время глобального перехода от гиппарионовой фауны позднего миоцена – раннего плиоцена к собственно четвертичной фауне. Этот переход произошел гораздо раньше установленной неоген – четвертичной границы как в Европе, так и в Северной Азии. Причем ранг этой перестройки намного выше, чем перестройки на границе пьяченца и гелазия, так как изменения произошли на уровне исчезновения «неогеновых» (*Hipparium*, *Mastodontidae*, *Deinotheriidae*, *Machaerodontidae* и др.) и появления или широкого распространения «четвертичных» семейств, подсемейств и родов (*Elephantidae*, *Equidae*, *Bovinae* (особенно триба *Bovini*), *Cervinae*, *Paracamelus*, *Ursus* и др.). Первые настоящие олени рода *Cervus* появились в Европе в молдавском комплексе (4,2-3,6 млн. лет), род *Eucladoceros* известен из скорцельского комплекса, тогда же лоси рода *Pseudalces* (Вислобокова, 2006, 2008). Первые слоны мамонтоидной линии *Archidiskodon rumanus* (Lister et al., 2005) и *A. sp.* (Калмыков, Машенко, 2009) появились в Евразии около 2,5-3,5 млн. лет, тогда же отмечены гигантские олени трибы *Megacerini*. Медведи рода *Ursus* появились около 4 млн. лет, а широкое распространение получили в раннем виллафранке, в интервале 3,6-2,5 млн. лет (Барышников, 1991). Отмеченные

изменения наиболее интенсивно происходили на уровне около 3,5-3,6 млн. лет, что совпадает с границей нижнего и верхнего плиоцена, палеомагнитной инверсией гилберт-гаусс.

По мелким млекопитающим современная граница неогена и квартера находится внутри суперзоны грызунов *Borsodia-Villania* (Fejfar et al., 1998), совпадая с границей зон *Mimomys pliocaenicus* – *M. polonicus*. Нижняя граница субзоны *Borsodia-Villania* также находится на уровне 3,6 млн. лет.

Для Западно-Сибирской равнины именно на этом уровне происходит перестройка биоты крупных млекопитающих, от гиппарионовой фауны к собственно четвертичной (Шпанский, 2008). Переход между ливенской (верхняя часть битедейского горизонта) и селетинской (нижняя часть селетинского горизонта) свитами, отражает резкое похолодание и дальнейшую аридизацию климата. Это находит отражение в фациальных и тафономических различиях местонахождений – уменьшается скорость течения рек, а как следствие, уменьшается сортированность аллювия. В отложениях селетинской свиты в карьере возле г. Павлодара найдены скелет и отдельные фрагменты верблюдов *Paracamelus praebactrianus* (Гайдученко, 1986). Различия между андреевским и кызыл-айгирским фаунистическими комплексами проявляется в фауне мелких млекопитающих (видовое разнообразие крупных млекопитающих очень мало). Среди грызунов широко распространяются полевки мимомисной группы (Зажигин, Зыкин, 1984). Этот переход совпадает с границей между нижним и верхним плиоценом. Можно также предполагать, что этим уровнем ограничивается и верхний возрастной интервал распространения “гиппарионовой фауны” (в широком смысле) на Западно-Сибирской равнине. Наиболее поздняя находка зуба мелкого *Hipparium* sp. известна из отложений крутогорской свиты (MN 15) в местонахождении Новая Ильинка в Омском Прииртышье (Зажигин, Зыкин, 1983), а в Центральном Казахстане гиппарионы известны из кустанайской свиты (MN 15) в местонахождении Тести (Forsten, Tleuberdina, 2001). В Забайкалье самый поздний этап гиппарионовой фауны приходится на самое начало виллафранка и представлен чикойским комплексом (MN 16) (Калмыков, 2005). Еще дольше гиппарионы задержались в Северо-Восточном Приазовье, но здесь они вместе с мастодонтом и хомотерием присутствуют уже в качестве реликтов в составе хапровского комплекса (Алексеева, 1977а). Такая разница во времени вымирания представителей гиппарионовой фауны может быть связана с более ранней сменой климатических условий на территории юга Западно-Сибирской равнины в сторону аридизации и постепенного похолодания, что связано со значительной континентальностью, удаленностью от морей (Шпанский, 2008). На эти особенности может указывать и раннее появление верблюдов *Gigantocamelus longipes* и лошадей *Equus stenonis* на юго-востоке Казахстана в составе есекартканского фаунистического комплекса (поздний плиоцен), совместно с мастодонтом *Anankus kazachstanensis*, носорогом

Dicerorhinus orientalis, гиппарионами *Hipparion houfenense*, *H. hippidiosus*, антилопами, оленями и др. (Тлеубердина, 1982). Совместно с мастодонтом *Anancus overnensis* и гиппарионом был найден и верблюд *Paracamelus* в отложениях битеекийского горизонта в Павлодарском Прииртышье, широко распространенный затем в палеоплейстоцене и эоплейстоцене. В отложениях селетинской свиты в Павлодарском Прииртышье К.В. Никифоровой (1960) отмечена находка *Equus stenonis*. Тем самым, можно отметить, что в позднем плиоцене уже существуют фауны с переходным видовым составом. Общая продолжительность переходного периода от гиппарионовой фауны к собственно плейстоценовой фауне составляет около 1,5 млн. лет. Этот процесс происходил в несколько этапов, зафиксированных в самостоятельных фаунистических комплексах Западной Сибири – битеекийском, андреевском и кызыл-айгирском (Зажигин, Зыкин, 1984; Шпанский, 2008).

4 Палеоэкологические особенности фаунистических комплексов и отдельных видов ископаемых млекопитающих Западно-Сибирской равнины в четвертичном периоде

Некоторые вопросы палеоэкологии крупных млекопитающих, такие как экологические структуры (ландшафтно-биотические, трофические), взаимоотношение с палеолитическим человеком, палеопатологии и др. являются важными для оценки особенностей условий существования и развития фауны млекопитающих и ее перестройки на границе плейстоцена – голоцене.

4.1 Структуры фаунистических комплексов млекопитающих (ландшафтная приуроченность, трофические связи, количественные соотношения)

4.1.1 Топическая (биоценотическая) структура плейстоценовой фауны, как отражение ландшафтно-климатических условий ее существования

Биоценотическая приуроченность ископаемых видов млекопитающих определяется морфофункциональными особенностями их скелетных остатков и экологическими наблюдениями над наиболее близкими современными родственниками. Анализ биоценотической структуры фаунистического комплекса позволяет дать оценку ландшафтно-климатическим условиям территории в определенный интервал времени.

В составе подпук-лебяжинского комплекса на сегодняшний день известно 17 видов крупных млекопитающих. Половина из известных видов являлись обитателями открытых пространств, другие вероятно, предпочитали лесостепные ландшафты (Таблица 13). В биоценотической структуре подпук-лебяжинского комплекса млекопитающих нет видов или групп, указывающих на значительную залесенность территории. «Наличие тушканчиков, верблюдов, а также обилие лошадей и газелей свидетельствуют о преобладании открытых, вероятно, степных пространств. Слоны и олени указывают на существование участков древесной и кустарниковой растительности. Во всяком случае, были пойменные леса, которые служили строительным материалом для постройки бобровых плотин (наличие третьего трохантера на бедре бобра из Подпуска свидетельствует о сходном образе жизни с современным речным бобром)» (Зажигин, 1980, с. 53). На наличие пойменных зарослей и кустарников может указывать и присутствие носорогов – *Elasmotherium* sp. и *Stephanorhinus* cf. *etruscus*. Крупным хищным (*Ursus* sp., *Homotherium* sp., *Pachycrocuta* sp.), вероятно, также требовались условия близкие к саванным для устройства своих убежищ и выращивания

детенышей. На открытые пространства указывают и находки страуса *Struthiolithus* sp. (Гайдученко, 2003).

Подпук-лебяжинский комплекс, при сравнении его с современной саванной фауной Африки и одновозрастными фаунами Европы, выглядит обедненно и, вероятно, при дальнейших исследованиях некоторые компоненты фауны будут обнаружены. Так, в составе комплекса отсутствуют представители куньих и мелкие хищные в целом (установлена только мелкая собака *Eucyon minor*), не известны остатки свинообразных и жираф, которые отмечены в хапровском комплексе (Таблица 9).

Таблица 13. Ландшафтно-биотические группы крупных млекопитающих подпук-лебяжинского комплекса

Обитатели открытых ландшафтов (степей и лугов)	Обитатели лесов, чередующихся с открытыми пространствами и прибрежных зарослей
<i>Eucyon minor</i> (Teilhard et Piveteau)	<i>Castorhidae</i> gen. indet
<i>Equus livenzovensis</i> Bajgusheva	<i>Ursus</i> sp.
мелкая <i>Equus</i> sp.	<i>Homotherium</i> sp.
<i>Paracamelus gigas</i> Schlosser	<i>Pachycrocuta</i> sp.
<i>Bovinae</i> gen. indet.	<i>Archidiskodon meridionalis gromovi</i> Garutt et Alexeeva
<i>Bison</i> (<i>Eobison</i>) aff. <i>tamanensis</i> N.Verestchagin	<i>Elasmotherium</i> sp.
<i>Antilospira</i> cf. <i>gracilis</i> Teilhard et Trassaert	<i>Stephanorhinus</i> cf. <i>etruscus</i>
<i>Gazella</i> (<i>Vetagazella</i>) <i>sinensis</i> Teilhard et Piveteau	<i>Eucladoceros</i> sp.
<i>Gazella</i> cf. <i>subgutturosa</i> Güldenstaedt	
Итого: 9	8

По палинологическим данным, на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, во время существования подпук-лебяжинской фауны, преобладали открытые пространства с небольшим участием лесной растительности (Зинова, 1972). «Содержание пыльцы древесных пород составляло 9-37%. Древесные представлены в основном пыльцой березы (до 50%) и сосны (до 45%) и единичными зернами пыльцы широколиственных пород: лещины, вяза, граба, ольхи. Травянистые растения представлены пыльцой маревых, злаков, щавеля, полыни и др.» (Вислобокова, 1973, с. 45; Зинова, 1974, с. 133-134). Климат был теплым и сухим с незначительными отрицательными температурами в зимний период и крайне незначительным снеговым покровом на открытых пространствах (об этом свидетельствует присутствие газелей, страуса). Не исключены сильные сезонные дожди, которые вызывали интенсивный водосбор в транзитные реки и обеспечивали формирование аллювиальных отложений. В целом, ландшафты первой половины гелазия можно охарактеризовать как мозаичные или смешанные.

Муккурский, карагашский и раздольинский комплексы конца палеоплейстоцена – эоплейстоцена представлены, в подавляющем большинстве, остатками мелких млекопитающих. Остатки крупных млекопитающих встречаются единично, поэтому оценить палеоэкологическую структуру этих фаун затруднительно. Нахodka в отложениях муккурской свиты в Исаковке 4 остатков лошади (*Equus* sp.), быка (*Bovinae* gen.) и оленя рода *Rangifer* может указывать на преобладание открытых ландшафтов. Видовой состав раздольинского

комплекса мелких и крупных млекопитающих свидетельствует о широком распространении открытых ландшафтов *Archidiskodon cf. meridionalis* (Nesti), *Equus (Allohippus)* sp., *Paracamelus* sp., *Ovibovini?* (*?Praeovibos*), *Bison* sp., многочисленные полевки. При этом, на существование пойменных лесов и зарослей указывает присутствие лесного слона *Elephas (Palaeoloxodon) namadicus*, насекомоядных и *Clethrionomys*. По мнению Р.А. Зиновой (1974, с. 134-135), для этого времени характерно широкое развитие «весьма увлажненных участков – болот и озер. Речная сеть испытала своеобразное замирание, «одряхление». Увеличилось количество слабопроточных и застойных водоемов...». В спорово-пыльцевых спектрах отмечается повышенное содержание (22-40%) пыльцы древесных пород (Зинова, 1974). Кроме доминировавших древесных растений – сосны и березы – присутствовали граб, вяз, дуб, лещина. В травянистом покрове преобладали «ксерофильные маревые и злаково-полынные ассоциации. В составе лугового разнотравья преобладали гречишные, гвоздичные, зонтичные растения».

Вяткинский фаунистический комплекс. В составе комплекса по биотопической принадлежности выделяются две группы видов, примерно равные по числу видов (Таблица 14). В первой группе – обитателей открытых ландшафтов, преимущественно степей, доминируют лошади и полорогие, сюда же нами отнесены степной и иртышский слоны и верблюды. В Кузбассе для самого начала раннего неоплейстоцена отмечено присутствие *Coelodonta tologojensis* (Форонова, 2001), распространение которого в Западной Сибири пока не выяснено ни в пространстве ни во времени. Вполне вероятно, что он мог входить в группу видов открытых пространств. Для лошадей отмечаются очень крупные размеры и большая площадь копытных фаланг, что может быть связано с достаточно мягкими грунтами. Для степного слона отмечено большое разнообразие размеров – от 3,5 м для Усть-Таркского до 4,2 м для слона из Пятирыжска (Шпанский и др., 2008, 2015). Вторую группу формируют животные, чье обитание связано с полузакрытыми ландшафтами, сходными с лесо-степью, с обилием кустарниковых зарослей, с прибрежными и пойменными лесами. Сюда относятся носороги (*Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sibiricum*), лесной слон, олени (благородный и широколобый лось). В целом в фауне отмечается дефицит крупных и мелких хищных, отсутствуют газели.

Несколько отличную картину биотопического распределения крупных млекопитающих раннего неоплейстоцена представляет Б.С. Кожамкулова (1977, с. 94): «носорог Мерка обитал вместе со слонами Вюста (*M. trogontherii trogontherii* – А.Ш.), палеолоксадоном по облесенным склонам долин древних рек, широколобый лось – в лесостепи с гумидным климатом, а бизон Шетензаки – в разреженных лесах. Лошади, праовцебык и зогелия населяли открытые степные пространства, которые в то время, вероятно, имели подчиненное распространение. В сухих степях обитал эласмотерий. Гигантский верблюд и газели (в пределах ЗСР в это время

неизвестны – А.Ш.) населяли полупустыни». Таким образом, по ее мнению ландшафты были более мозаичными и разнообразными с широким спектром климатических параметров (в первую очередь влажности). Это вызывает сомнения, в связи с частыми совместными находками остатков трогонтериевого слона, лошадей, эласмотериев и бизонов. Трогонтериевый (или степной) слон и бизон вероятно имели интразональное распространение с предпочтительным обитанием на луговых пастбищах.

Таблица 14. Ландшафтно-биотические группы крупных млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины в раннем неоплейстоцене

Обитатели открытых ландшафтов (степей и лугов)	Обитатели лесов, чередующихся с открытыми пространствами и прибрежных зарослей
<i>Mammuthus trogontherii trogontherii</i>	<i>Crocuta crocuta praespelaea</i>
<i>Phanagoroloxodon irtyshensis</i>	<i>Gulo cf. schlosseri</i>
<i>Equus mosbachensis</i>	<i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i>
<i>Equus sanmeniensis</i>	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>Bison schoetensacki</i>	<i>Elasmotherium sibiricum</i>
<i>Praeovibos priscus</i>	<i>Cervalces cf. latifrons</i>
<i>Soergelia cf. elisabetae</i>	<i>Cervus elaphus</i>
<i>Paracamelus gigas</i>	
Итого: 8	7

Климат был более прохладным, чем в эоплейстоцене, но достаточно теплым и влажным. В растительных ассоциациях на юге основу лесов составляли «темнохвойные породы: ель, пихта, сосна сибирская. Возросла роль термофильных, широколиственных пород: граба, вяза, дуба, ольхи, лещины и др.» (Зинова, 1974, с. 136). Для центральной части ЗСР отмечено существование кедрово-сосново-березовых лесов по долинам рек и берегам озер и развитие редкостойных таежных лесов (Волкова, 1977).

Фауна среднего неоплейстоцена. В составе фауны присутствует значительное количество таксонов, имеющих разную экологическую специализацию и приуроченных к различным ландшафтным стациям. Однако преобладают виды, тяготеющие к открытым ландшафтам – степям (лошади, шерстистый носорог, бизон, тур, хазарский слон, гигантский олень) и полупустыням или сухим степям (зоргелия, сайга, верблюд Кноблоха) (Таблица 15). Из хищников для этих ландшафтов можно отметить манула (степной кот), степного медведя и, вероятно, пещерного льва. При этом представители тундровых ландшафтов (северный олень, овцебык, песец) еще не известны в южной половине ЗСР. Вторую большую группу составляли обитатели полуоткрытых ландшафтов – лесов, чередующихся с открытыми ландшафтами, и прибрежных зарослей. К этой группе автор относит лесного слона, носорога Мерка, благородного оленя и широколобого лося. Из хищников, тяготевших к таким ландшафтам, можно назвать пещерную гиену и бурого медведя (не исключена его сезонная миграция из открытых ландшафтов в лесные). Практически все виды (возможно, кроме широколобого лося) не переносили зимнего высокоснежья, что предполагает наличие ландшафтов с безснежными

или малоснежными зимами. Интразональными видами являлись волк и, возможно, эласмотерий. Его экология изучена недостаточно, некоторые черты морфофункциональных особенностей этого животного приведены автором в разделе 4.2. Остатки последнего встречены совместно как с шерстистым носорогом (Григорьевка; Шпанский и др., 2007), обитателем открытых ландшафтов, так и с носорогом Мерка (Кирилловка; Шпанский и др., 2017), обитателем кустарниковых зарослей и лиственных лесов.

Для тобольского времени В.С. Волкова (1991) отмечает высокое содержание пыльцы хвойных (более 50%), что указывает на существенное увеличение среднегодового количества осадков. Среднегодовые температуры, по ее мнению, были выше современных на 10°C. Зимние сезоны с температурой января -11-12,5°C были короче и теплее современных почти на 7-9°C, летние – продолжительнее, более влажные и умеренно теплые. Средняя температура июля не превышала +18°C, что близко к современным значениям для центральной таежной зоны Западной Сибири (Архипов, Волкова, 1994).

Таблица 15 – Ландшафтно-биотические группы крупных млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины в среднем неоплейстоцене (Шпанский, 2003б с изменениями)

Обитатели открытых ландшафтов (степей, лугов и полупустынь)	Обитатели лесов, чередующихся с открытыми пространствами и прибрежных зарослей
<i>Ursus savini rossicus</i>	<i>Ursus cf. arctos</i>
<i>Panthera spelaea</i>	<i>Crocuta crocuta spelaea</i>
<i>Felis manul</i>	<i>Canis lupus</i>
<i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i>	<i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i>
<i>Equus ex gr. mosbachensis-germanicus</i>	<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>
<i>Equus aff. taubachensis</i>	<i>Elasmotherium sibiricum</i>
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	<i>Cervalces cf. latifrons</i>
<i>Bison priscus</i>	<i>Cervus elaphus</i>
<i>Bos primigenius</i>	
<i>Saiga tatarica</i>	
? <i>Soergelia cf. elisabetae</i>	
<i>Megaloceros giganteus ruffi</i>	
<i>Camelus knoblochi</i>	
Итого: 12	8

? – обозначает, что присутствие в фауне таксона не подтверждено достоверными находками

Начавшееся самаровское похолодание привело к усилинию аридизации, сокращению лесных участков. Эти изменения отразились на составе фауны: вымирает лесной слон (*Elephas (Palaeoloxodon) antiquus*) и широколобый лось (*Cervalces latifrons*), резко сокращается численность носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis*). По предположению А.В. Шера (1986), широколобые лоси населяли значительный спектр ландшафтных зон, тяготея преимущественно к лесным и кустарниковым зарослям речных долин. Хорошо выраженная брахиодонтность коренных зубов широколобых лосей отчетливо свидетельствует о преимущественно веточном составе кормов этих копытных. Можно добавить, что высокое положение тела и относительно короткая шея, вряд ли позволяла ему питаться подножным

(травянистым) кормом. На питание листьями и вегетативными побегами кустарников и деревьев указывает строение симфиза нижней челюсти у носорога Мерка (Шпанский, Боецков, 2018).

Мамонтовая фауна. По результатам изучения мамонтовой фауны Северной Евразии Н.К. Верещагин и Г.Ф. Барышников (1983) предложили распределение крупных млекопитающих по четырем типам зональных ландшафтов Северной Евразии: тундры, степи, лиственные и таёжные леса, нагорные полупустыни (Таблица 16). Для Западно-Сибирской равнины автором предложено выделение трёх ландшафтно-биотических групп видов (Шпанский, 2003б) – обитатели тундростепи, экотонных зон с чередованием открытых пространств и лесных массивов, пойменных лесов и прибрежных зарослей (Таблица 17). Подавляющее большинство видов тяготели к открытым ландшафтам. Некоторые виды, имеющие высокую экологическую валентность и интразональное распространение, были представлены или периодически присутствовали во всех биотопах. К таким видам можно отнести *Canis lupus*, *Panthera spelaea*, *Mammuthus primigenius*, *Lepus tanaiticus*; достаточно широкое распространение имели лиса и росомаха, уверенно чувствуя себя как в открытых, так и полузакрытых ландшафтах. Барсук и пещерная гиена, вероятно, предпочитали именно экотонные ландшафты, где можно было сделать или найти убежище. Для барсука такие ландшафты, вероятно, предоставляли максимальное разнообразие пищевых ресурсов. Вероятно, слабое протаивание грунтов в летний период затрудняло гиенам рыть убежища и ограничивало их проникновение севернее 57° с.ш. (Красный Яр, Томская обл.).

Таблица 16 – Распределение млекопитающих мамонтовой фауны по зональным ландшафтам (по Верещагину, Барышникову, 1983)

Тундры	Степи	Лиственные и таёжные леса	Нагорные полупустыни
Овцебык	Лошади	Марал	Як
Северный олень	Первобытный бизон	Лось	Кулан
Лемминги	Сайга	Сибирская косуля	
Узкочерепные полёвки	Гигантский олень	Пещерный медведь	
Песец	Волк	Росомаха	
	Сурок		

Анализ биотопического распределения видов в фаунах млекопитающих ЗСР показал, что в течение палеоплейстоцена, эоплейстоцена и раннего неоплейстоцена на фоне большого числа видов, приуроченных к открытым ландшафтам, сохранялось высокое разнообразие крупных млекопитающих, тяготеющих к мозаичным полузакрытым ландшафтам (Рисунок 46). Устойчивое преобладание таксонов, приуроченных к открытым ландшафтам, прослеживается, начиная с прииртышского фаунистического комплекса, и усиливается для мамонтового комплекса. Такие постепенные структурные изменения в развитии плейстоценовой фауны

млекопитающих отражают динамику ландшафтно-климатических изменений на территории ЗСР – нарастающее усиление аридизации климата и расширение открытых ландшафтов начиная со среднего неоплейстоцена. Имеющиеся данные не позволяют в настоящее время выделить «холодные» и «теплые» сообщества млекопитающих, соответствующие криохронам и термохронам плейстоцена. В первую очередь, это связано с большой редкостью крупных многовидовых местонахождений древнее позднего неоплейстоцена.

Таблица 17. Ландшафтно-биотические группы крупных млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины в позднем неоплейстоцене (Шпанский, 2003б с изменениями)

Обитатели открытых ландшафтов (тундростепи)	Обитатели лесов, чередующихся с открытыми пространствами	Обитатели пойменных лесов и прибрежных зарослей
<i>Alopex lagopus</i>	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Ursus arctos</i>
<i>Vulpes corsac</i>	<i>Meles leucurus</i>	<i>Castor fiber</i>
<i>Canis lupus</i>	<i>Gulo gulo</i>	<i>Alces alces</i>
<i>Panthera (Leo) spelaea</i>	<i>Lepus tanaiticus</i>	
<i>Crocuta crocutea spelaea</i>	<i>Bos primigenius</i>	
<i>Ursus savini rossicus</i>	<i>Cervus elaphus</i>	
<i>Mammuthus primigenius</i>	* <i>Elasmotherium sibiricum</i>	
<i>Bison priscus</i>	<i>Capreolus capreolus</i>	
<i>Saiga tatarica</i>		
<i>Gazella subgutturosa</i>		
<i>Ovibos moschatus</i>		
<i>Ovis ammon</i> (безлесные плоско-горья со сглаженным рельефом)		
<i>Megaloceros giganteus giganteus</i>		
<i>Rangifer tarandus</i>		
<i>Equus ex gr. gallicus (=E. ferus)</i>		
<i>Equus ovodovi</i>		
<i>Equus przewalskii</i> (полупустыни, полупустынныестепи)		
<i>Coelodonta antiquitatis</i>		
Итого: 18	8	3

*Распространение в течение позднего неоплейстоцена требует уточнения

4.1.2 Трофическая структура и взаимодействия хищников и растительноядных млекопитающих в фаунах среднего и позднего неоплейстоцена Западно-Сибирской равнины

Для фауны палеоплейстоцена, эоплейстоцена и раннего неоплейстоцена в настоящее время сделать анализ трофических структур затруднительно в связи с практическим отсутствием крупных многовидовых местонахождений этого возраста и с редкой встречаемостью остатков крупных млекопитающих вообще. Поэтому для этого временного интервала автор приводит очень краткие замечания.

Для подпук-лебяжинского комплекса известны единичные остатки хищных млекопитающих разных размерных групп и пищевой специализации (Таблица 13). На вершине пищевой пирамиды находился саблезубый лев – *Homotherium* sp., специализировавшийся на добыче крупных растительноядных (Сотникова, Форонова, 2009). При этом, наиболее

вероятным способом его охоты было скрадывание и нападение из засады. К активным хищникам относится гиена *Pachycrocuta* sp. и «собака» *Eucion minor*. Эти хищники также могли охотиться на копытных, как в мозаичных, так и на открытых ландшафтах. Роль медведя (*Ursus* sp.) в составе этой фауны в настоящее время не выяснена. Можно предположить, что он мог быть всеядным и тем самым выполнял универсальную роль.

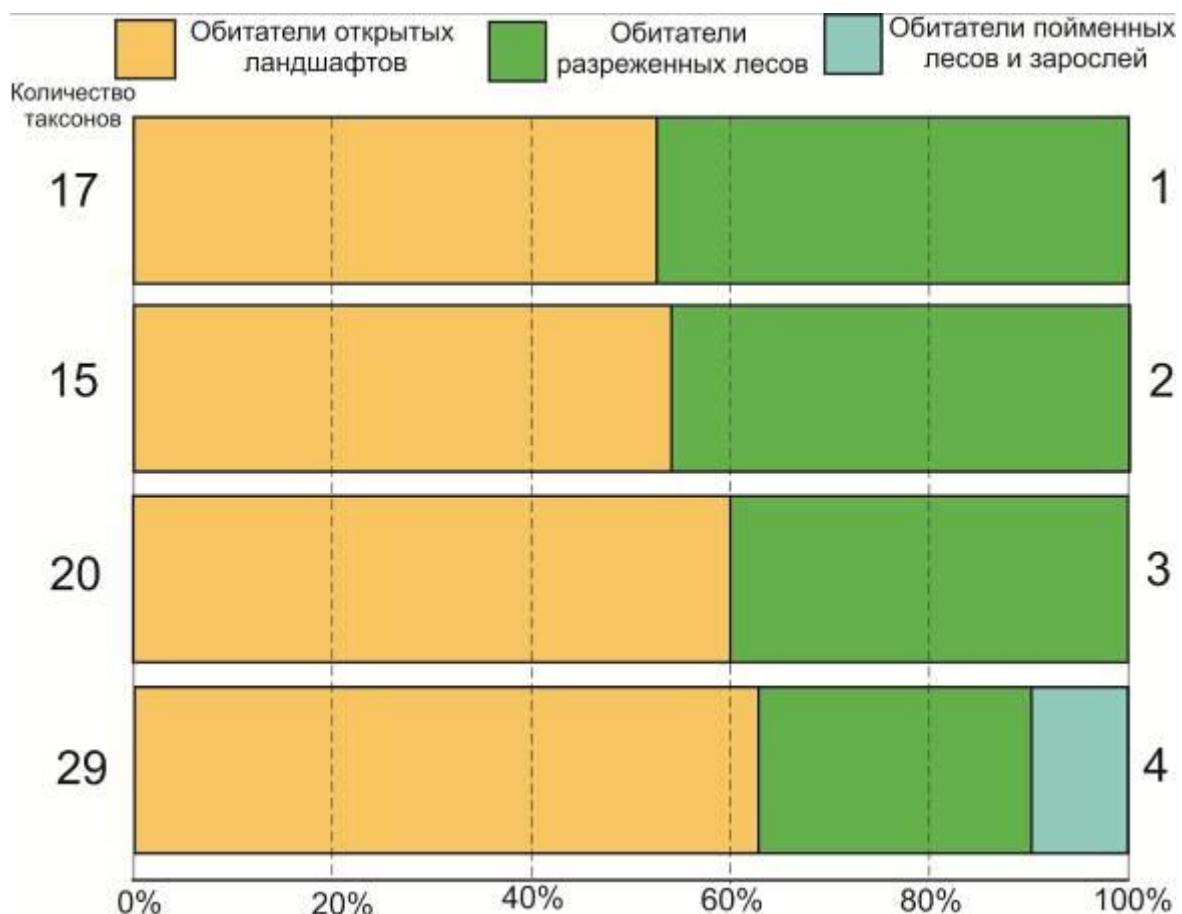


Рисунок 46 – Процентное соотношение таксонов крупных млекопитающих по ландшафтно-биотическим группам. Комплексы (номера справа): 1 – подпук-лебяжинский; 2 – вяткинский; 3 – прииртышский; 4 – мамонтовый

По имеющимся в настоящее время данным, в составе вяткинского комплекса ощущается дефицит крупных (львов, медведей) и мелких хищных (Таблица 14). При этом из отложений верхнего эоплейстоцена Кузбасса отмечены находки двух крупных кошек – *Panthera fossilis* и *Homotherium* aff. *ultimus* (Форонова, 2001). А начиная со среднего неоплейстоцена, *Panthera spelaea*, *Ursus arctos* и *U. savini rossicus* широко распространяются по югу Западной Сибири. Поэтому логично предположить, что и в раннем неоплейстоцене крупные хищные составляли вершину трофической пирамиды.

Средний неоплейстоцен

В трофической структуре фауны среднего неоплейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины наблюдается недостаток мелких и средних хищных, особенно

потребителей мелких млекопитающих и других позвоночных (не млекопитающих) (Рисунок 47). Нет достоверных находок куньих (росомаха, барсук) и мелких псовых (лиса, песец, красный волк), которые могли закрывать эту экологическую нишу. По мнению автора, такая ситуация отражает не реальное отсутствие хищных млекопитающих данной размерной группы в биоценозе среднего неоплейстоцена, а тафономические особенности местонахождений фауны этого возрастного интервала. Уникальной находкой является фрагмент задней лапы манула, полученный автором в 2017 году в местонахождении Григорьевка. Этот мелкий степной кот является специализированным охотником на грызунов, мелких птиц, ящериц.

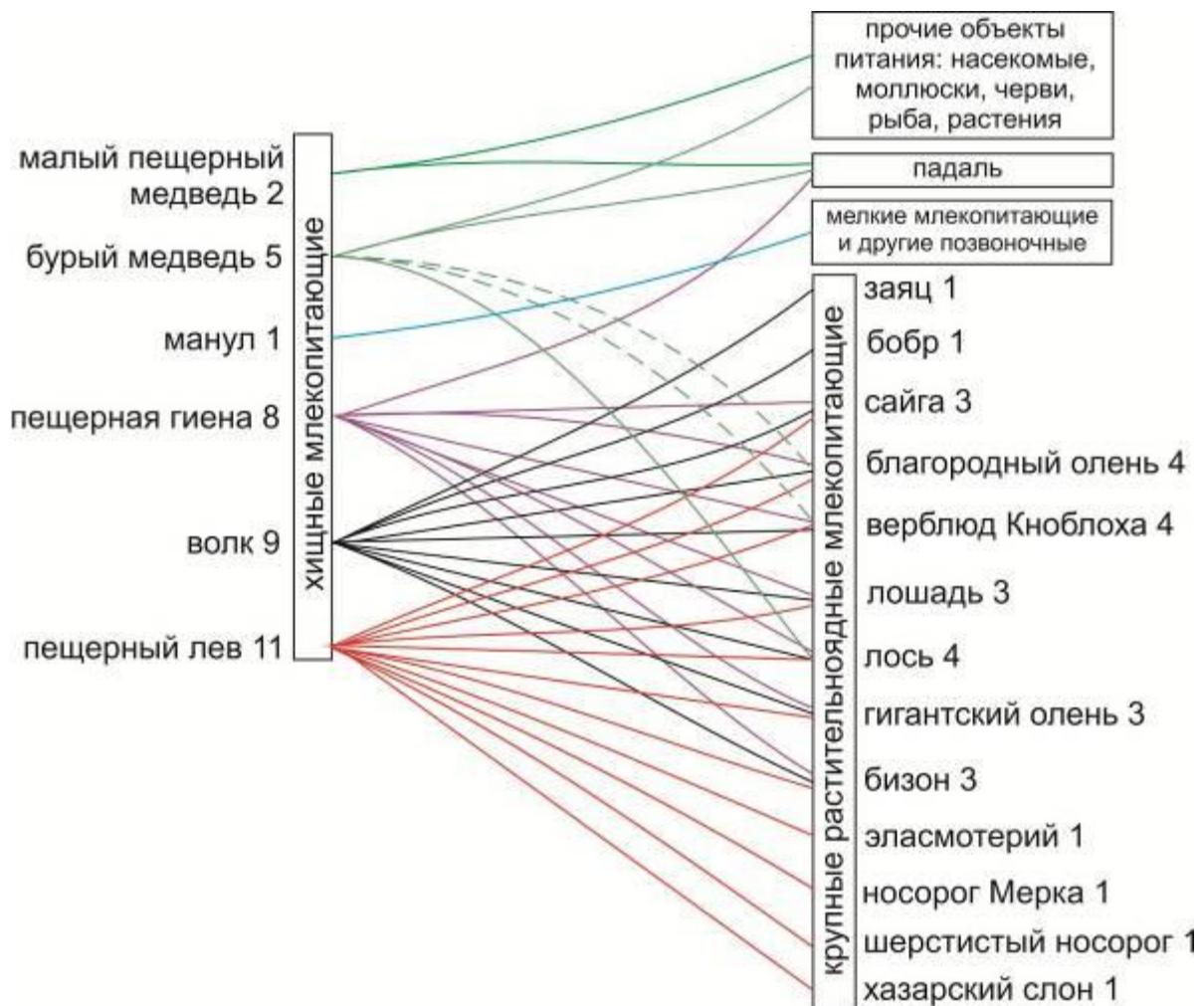


Рисунок 47 – Схема трофических взаимоотношений хищных млекопитающих Западно-Сибирской равнины в среднем неоплейстоцене. Цифра у хищников обозначает количество объектов питания, цифра у растительноядных млекопитающих отражает количество вероятных хищников

Основная охотничья нагрузка со стороны хищных млекопитающих ложилась на средних и крупных копытных – сайгака, благородного и гигантского оленей, верблюда Кноблоха, бизона, лошадь. Большинство из этих животных были массовыми стадными видами и давление хищников на них было традиционным и не вызывало избыточной нагрузки на популяции этих

копытных. Крупные хищные могли также атаковать детенышей и подростков хазарских слонов и носорогов (Мерка, эласмотерия и шерстистого).

Поздний неоплейстоцен

Мамонтовая фауна изучена более полно и ее видовой состав более разнообразный, в том числе и хищных млекопитающих. Общая экологическая структура фауны очень напоминает структуру современной фауны млекопитающих африканских саванн (Рисунок 49). Экологические параллели этих фаун были проведены Н.К. Верещагиным и Г.Ф. Барышниковым (1983). Ими выделяется пять «структурных этажей» в саванной и мамонтовой фаунах, отражающих трофические связи, снизу вверх: 1) потребители травянистой растительности; 2) потребители травяного покрова, листьев кустарников и коры деревьев; 3) потребители копытных и грызунов (вероятно, всех мелких позвоночных – А.Ш.), активные хищники первого порядка; 4) хищники второго порядка; 5) потребители падали. В структуре мамонтовой фауны нет плодоядных животных (в африканской фауне эту нишу занимают обезьяны), но можно предполагать, что в условиях тундростепных ландшафтов эта экологическая ниша отсутствовала.

В целом, видовой состав мамонтовой фауны закрывает все «экологические этажи» (ниши) в структуре фауны, как среди растительноядных (консументы 1-го порядка), так и хищных (консументы 2-го и 3-го порядков). Хищники в составе фауны весьма разнообразны: лев и волк составляли группу активных охотников за средними и крупными растительноядными животными (рисунки 48, 50). Куньи и мелкие псовые закрывали ниши потребителей мелких млекопитающих, птиц и прочей мелкой добычи. Пещерная гиена выполняла функции одновременно крупного хищника и падальщика. Не имеют аналогов в африканской фауне медведи (малый пещерный (=степной) и бурый), их спектр пищевых взаимоотношений был, вероятно, намного шире, чем у современного бурого медведя. По морфологическим особенностям зубов предполагается, что малый пещерный медведь был преимущественно вегетарианцем, но при любой возможности расширял свой рацион за счет животной пищи, включая падаль. Бурый медведь, вероятно, был более плотоядным и мог нападать на некоторых копытных – лося, овцебыка, благородного и гигантского оленей, возможно одиночных бизонов.

Мелкие псовые (песец, корсак и лиса), вероятно, питались аналогично их современным представителям – мелкими позвоночными, зайцами.

Пещерный лев имеет самый широкий спектр пищевых взаимоотношений с крупными растительноядными млекопитающими. Охотиться львы могли практически на всех растительноядных, включая относительно мелкую антилопу – сайгу. Последняя являлась редким объектом охоты львов из-за своих высоких скоростных возможностей. В круг пищевых интересов пещерного льва включены шерстистый носорог и мамонт. Но, зная морфологические

и размерные характеристики этих животных (Shpansky, 2014; Шпанский, Печерская, 2007), автор предполагает, что взрослые представители этих видов вряд ли могли подвергаться нападению. А вот детеныши мамонтов и носорогов могли быть вполне реальными объектами охоты для пещерного льва.

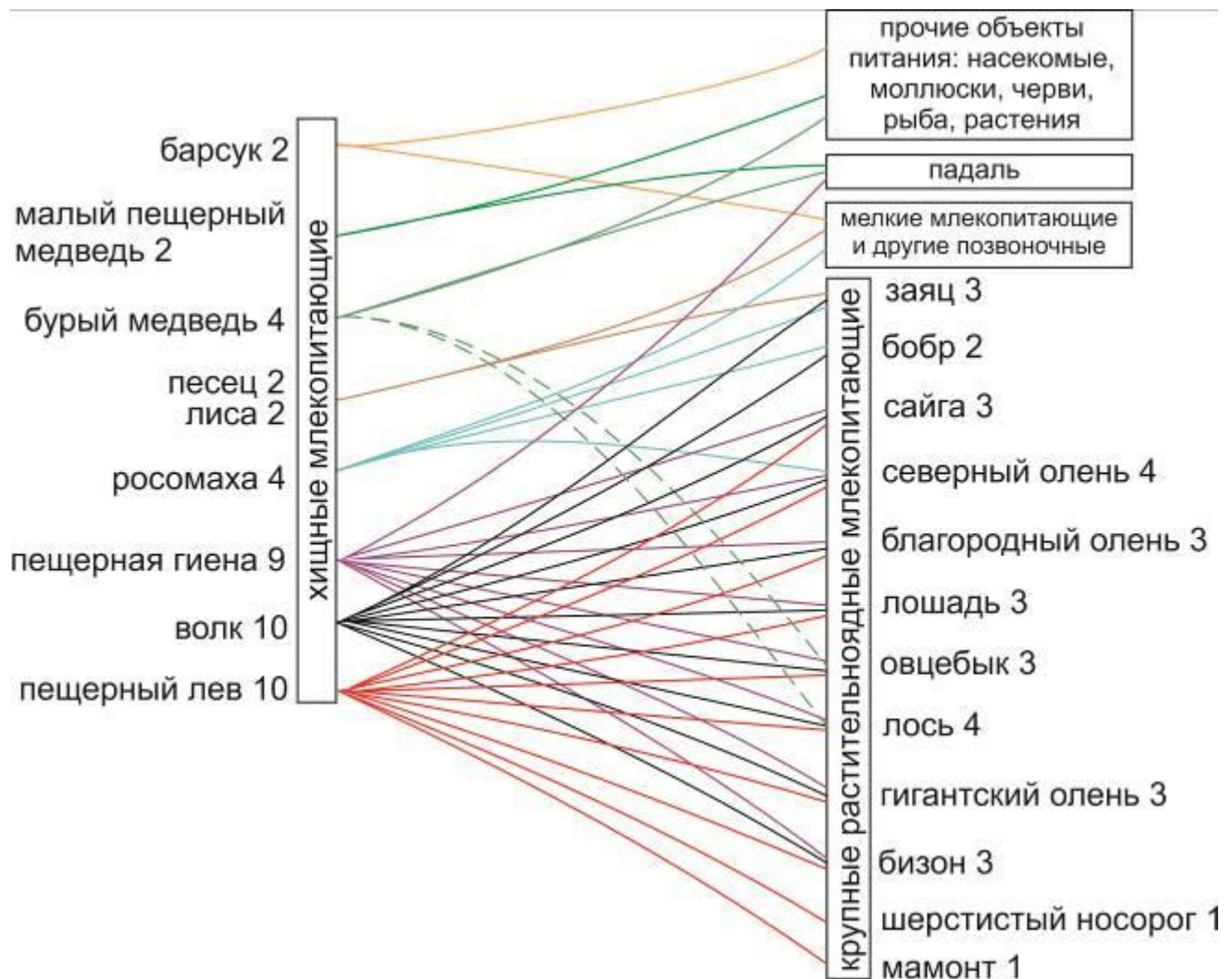


Рисунок 49 – Схема трофических взаимоотношений хищных млекопитающих Западно-Сибирской равнины в позднем неоплейстоцене. Цифра у хищников обозначает количество объектов питания, цифра у растительноядных млекопитающих отражает количество вероятных хищников

У волка сходный с пещерным львом спектр пищевых взаимоотношений с растительноядными животными. Но из него автором исключены мамонт и шерстистый носорог, которые вряд ли могли быть доступны волкам, особенно в условиях обилия других растительноядных, включая бобра и зайца.

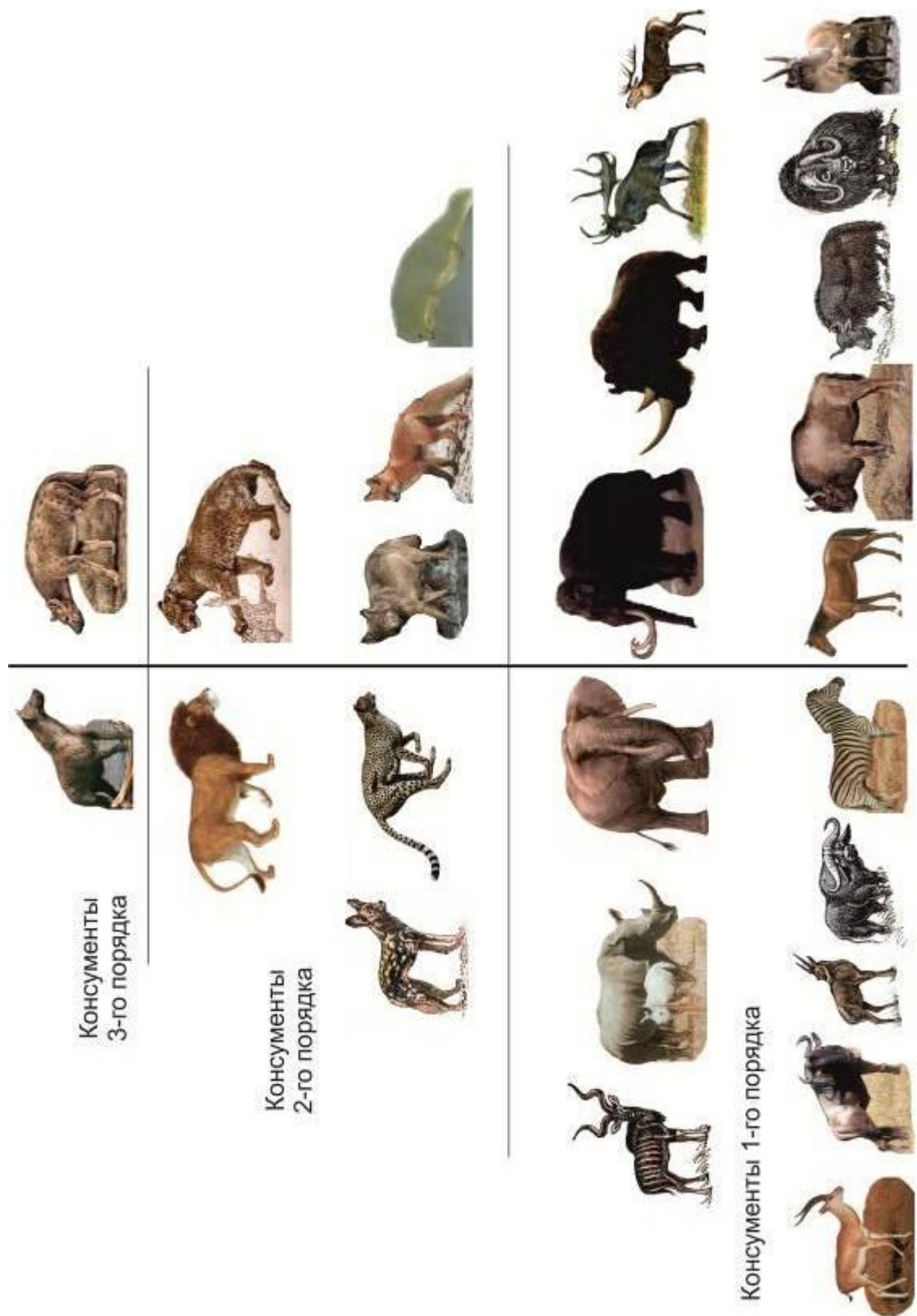


Рисунок 48 – Экологическое сходство состава мамонтовой фауны и современной фауны африканской саванны
(по Верещагину, Барышникову, 1983 с изменениями)

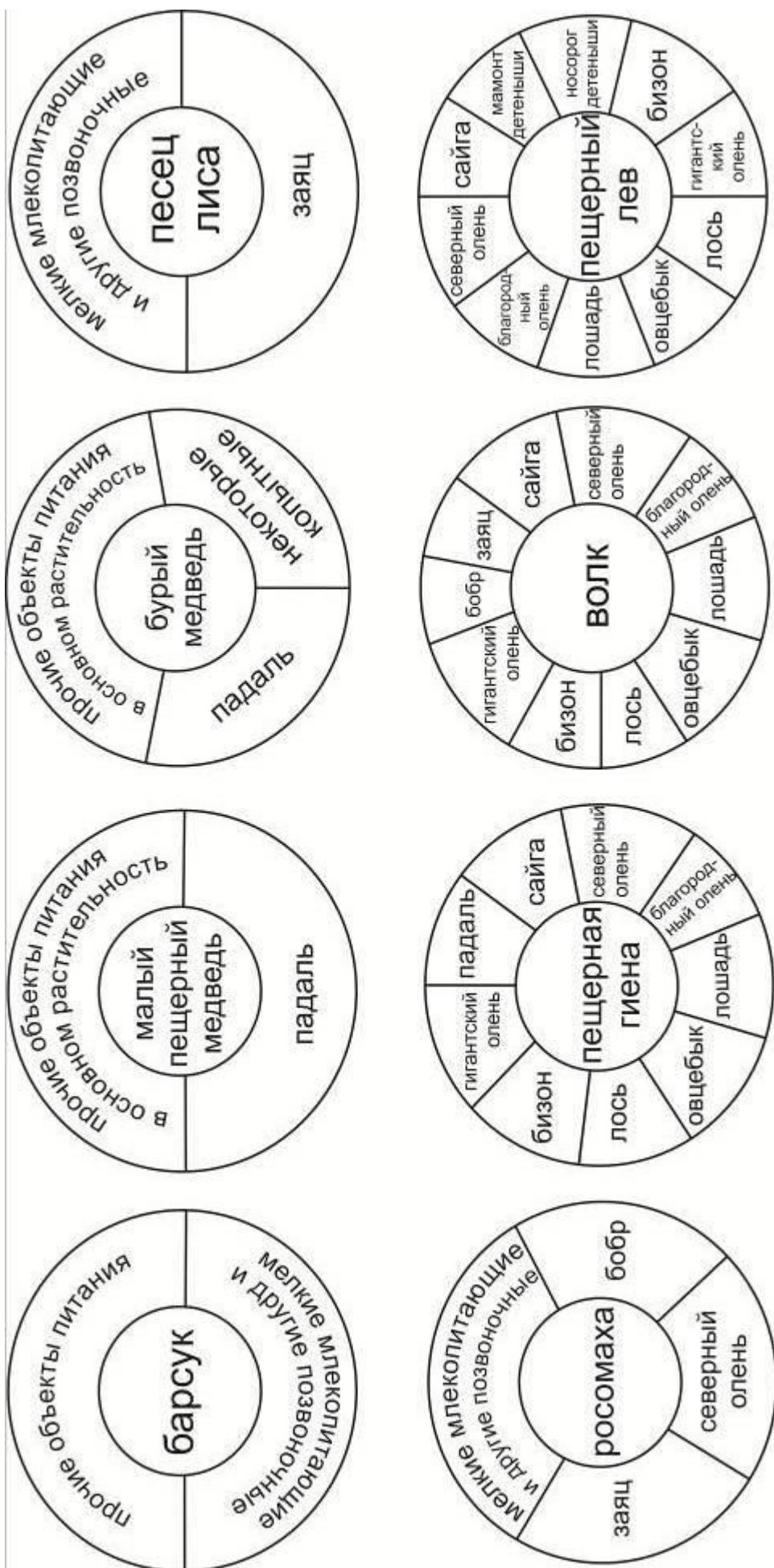


Рисунок 50 – Объекты питания хищных млекопитающих, обитавших на территории Западно-Сибирской равнины в позднем неоплейстоцене

Куны (росомаха и барсук) занимали свои особенные экологические ниши, сходные с современными представителями. Барсук, обладая большой всеядностью, был ограничен только сезонной активностью и доступностью самих пищевых ресурсов. Являясь активным «собирателем», в отдельных случаях, барсук мог быть экологическим аналогом более специализированных африканских насекомоядных (панголина и трубкозуба). Росомаха более крупный хищник, мог позволить себе охоту и на северного оленя, что случается и в настоящее время в условиях северной тайги.

Сложнее всего ситуация с анализом трофических отношений у пещерной гиены. Морфология тела и особенно зубной системы пещерной гиены очень близки к африканской пятнистой гиене. По аналогии с современной африканской пятнистой гиеной, пещерная гиена могла питаться самыми разными по размерам млекопитающими, отбирая уже убитых животных у других хищных – пещерного льва, волка и, возможно, росомахи. В некоторых пещерных комплексах Центральной Европы известны находки остатков львов и медведей обгрызенных гиеной, по мнению C. Diedrich (2009, 2011, 2012), эти остатки являются следствием возможной охоты на других хищных. Условия многолетней мерзлоты, широко развитые в позднем неоплейстоцене в пределах Западно-Сибирской равнины, способствовали длительному и массовому сохранению трупов животных, что, бесспорно, было благоприятным фактором для существования пещерной гиены. По мнению автора, падаль в рационе пещерной гиены могла составлять основную часть, но и прямая охота на копытных также была распространена (рисунки 49, 50). Среди изученных остатков крупных млекопитающих из местонахождения Красный Яр (Томская обл.) около 10% костей несут следы погрызов крупным хищником, включая кости львов и медведей. Потребность гиены к устройству убежищ (логова) в условиях открытых ландшафтов равнины значительно ограничивала как ее численность, так и возможности проникновения на север. Вероятно, именно эта экологическая особенность пещерной гиены отражается в соотношении численности ее остатков между палеолитическими памятниками Горного Алтая и многовидовыми местонахождениями Западно-Сибирской равнины (Агаджанян, Шуньков, 2018).

Палеоэкологический анализ показал, что в течение среднего-позднего неоплейстоцена у хищных млекопитающих был весьма широкий спектр пищевых взаимоотношений и доступных объектов питания. Причем, вымирание растительноядных млекопитающих в пределах Западно-Сибирской равнины в конце позднего неоплейстоцена в целом произошло позже, чем вымирание некоторых крупных хищных. Таким образом, можно с высокой долей уверенности утверждать, что у хищных млекопитающих мамонтовой фауны не было дефицита в пищевых ресурсах.

4.1.3 Количество соотношения остатков отдельных групп млекопитающих в многовидовых местонахождениях среднего-позднего неоплейстоцена Западно-Сибирской равнины

Анализ распределения численности остатков по отдельным видам в крупных многовидовых местонахождениях с известным геологическим возрастом позволяет дать оценку структуре фауны крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины на протяжении среднего-позднего неоплейстоцена. Для среднего неоплейстоцена известно несколько местонахождений, наиболее полно изучено многовидовое местонахождение крупных млекопитающих у п. Григорьевка. Наиболее подробная характеристика может быть сделана для местонахождений позднего неоплейстоцена юго-востока Западно-Сибирской равнины (Новосибирская и Томская области), более северные и западные регионы охарактеризованы только по местонахождениям моложе 35 тыс. лет.

Тобольский термохрон (MIS 9-11) охарактеризован крупным многовидовым местонахождением Григорьевка на р. Иртыш (Павлодарская обл.) (Шпанский и др., 2007). В местонахождении на фоне традиционно высокой численности остатков бизонов (48,7%), выделяется большое количество оленей (18,3%, особенно *Cervus elaphus*, 11,5%) и крайне низкое количество остатков лошадей (всего около 4,5%) (рисунок 51). Значительное количество костей бизонов на фоне единственного фрагмента черепа *Bos primigenius* не исключает, что часть костей посткраниального скелета, отнесенных к *Bison priscus*, также принадлежит первобытному быку. В фауне Григорьевки наблюдается дефицит остатков крупных хищных, найдено две кости волка и фрагмент задней ноги манула (*Felis manul*) (Таблица 1). Из других местонахождений, близкого геологического возраста известны остатки *Panthera spelaea*, *Crocuta crocuta spelaea*, *Ursus arctos*, *U. savini rossicus*.

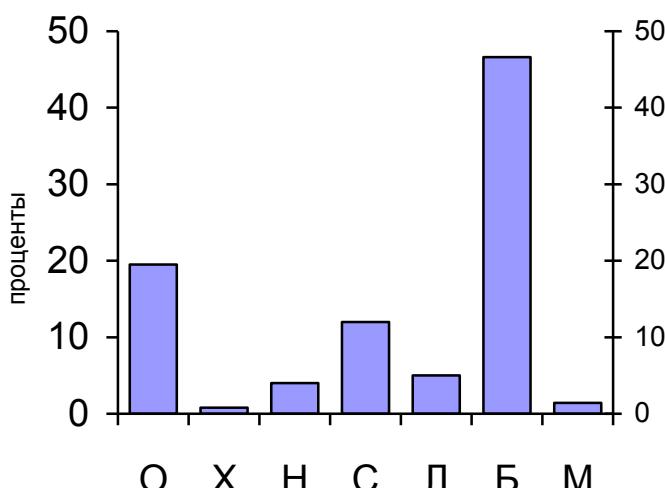


Рисунок 51 – Структура фауны крупных млекопитающих местонахождения Григорьевка (Павлодарская обл.), начало среднего неоплейстоцена:
Сокращения: О – олени, Х – хищники, Н – носороги, С – слоны, Л – лошади, Б – бизоны, М – другие виды мегафауны (верблюды, быки, сайгаки и др.).
Исходные данные приведены в таблице 1

Казанцевский термохрон (MIS 5), по мнению С.К. Васильева (2002, 2005), характеризуется фауной из 6-го слоя местонахождения Красный Яр (Новосибирская обл.). Наибольшее количество остатков принадлежит быстробегающим стадным копытным – бизонам и лошадям, доля остатков слонов и носорогов относительно невысока (Таблица 18, рисунок 52а). В составе фауны, наряду с типичными представителями мамонтовой фауны, присутствуют более древние виды – *Mammuthus trogontherii chosaricus*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, вероятно *Soergelia cf. elisabetae*. Еще одной особенностью этого тафоценоза является высокая доля остатков оленей (17,15%), особенно *Megaloceros giganteus* (6,82%), при единичных остатках северного оленя и отсутствии остатков овцебыка. Высокая численность остатков оленей сближает фауну казанцевского термохрона с фауной тобольского времени. Отмечены остатки *Cion alpinus* и *Marmota* sp. (Косинцев, Васильев, 2009), которые не известны из других местонахождений равнины.

Ермаковский криохрон (MIS 4), по мнению С.К. Васильева (2011), может быть охарактеризован фауной из местонахождения Тараданово (Новосибирская обл.). Видовой состав местонахождения является типичным для мамонтовой фауны (Таблица 18, рисунок 52б). Единичные находки остатков *S. kirchbergensis* являются переотложенными. Основная часть остатков принадлежит лошадям и бизонам (около 5000 костей), достаточно много остатков оленей, шерстистого носорога и хищников, а остатки мамонтов относительно редки (менее 1%). Отличия между фаунами Красного Яра (из 6 слоя, Новосибирская обл.) и Тараданово незначительны и в целом характеризуются преобладанием животных, обитавших в открытых ландшафтах с развитием пойменных зарослей и небольших лесных массивов. На последнее указывает относительно высокое количество остатков *Castor fiber* и *Cervus elaphus* (около 5% от общего числа остатков).

Для каргинского термохрона (MIS 3) анализ структуры фауны можно провести на основе нескольких крупных многовидовых местонахождений (Таблица 18, рисунок 52в-ж), а также с привлечением данных из других, менее крупных местонахождений. Радиоуглеродные данные по этим местонахождениям очень близки: Красный Яр (слой 4, Новосибирская обл.) – 27,5-33 тыс. лет; Чик (Новосибирская обл.) – 27,4-33,7 тыс. лет; Сергеево (Томская обл.) – 32,1 тыс. лет; Юровск (ХМАО) – 31 тыс. лет; несколько древнее Красный Яр в Томской области – 38-45 тыс. лет. Построенные диаграммы показывают очень близкую структуру оректоценозов для местонахождений юго-востока Западно-Сибирской равнины. Во всех местонахождениях преобладают остатки лошадей и бизонов (в совокупности от 54% в Сергеево, до 78% в новосибирском Красном Яру), с вариантами соотношения численности остатков этих видов между собой. На втором месте находится совокупная численность остатков мамонтов и носорогов (от 12,2% в новосибирском Красном Яру, до 27% в Сергеево) с такими же вариациями соотношения

Таблица 18 – Видовое разнообразие крупных многовидовых местонахождений позднего неоплейстоцена юго-востока Западно-Сибирской равнины

Виды	Красный Яр (Новосибирская обл.) (Косинцев, Васильев, 2009) слой 6 (MIS 5)		Тарааново (Новосибирская обл.) (Васильев, 2011) (MIS 4)		Сергеево (Томская обл.)* (MIS 3)		Красный Яр (Томская обл.)* (MIS 3)		Р. Чик (Новосибирская обл.) (Васильев и др., 2016) (MIS 3)		Красный Яр (Новосибирская обл.) (Косинцев, Васильев, 2009) слой 4 (MIS 3)		Юровск (Ханты-Мансийский АО) (Бобковская, 2002) (MIS 3)		Евалга (Свердловская обл.) (Сериков, 2007) (MIS 2)	
	Количество костей	%	Количество костей	%	Количество костей	%	Количество костей	%	Количество костей	%	Количество костей	%	Количество костей	%	Количество костей	%
<i>Castor fiber</i> L.	12	0,41	10	0,16	–		11	0,2	1	0,06						
<i>Lepus timidus</i> L.	2	0,07	2	0,03	1	0,65	6	0,1	1	0,06	1	0,14				
<i>Marmota</i> sp.	1	0,03														
<i>Panthera spelaea</i> Goldf.	13	0,44	38	0,61	3	2,0	52	0,9	4	0,23	6	0,81			7	0,9
<i>Felis (Lynx) lynx</i> L.									1	0,06						
<i>Ursus savini rossicus</i> Vereshchagin	7	0,24	28	0,45	–		22	0,4	5	0,28						
<i>Ursus arctos</i> L.	10	0,34	18	0,29	–		8	0,14	5	0,28	2	0,27			12	1,5
<i>Crocuta crocuta spelaea</i> Goldf.	1	0,03	6	0,1	–		2	0,04	3	0,17						
<i>Canis lupus</i> L.	9	0,31	12	0,19	2	1,3	25	0,45	4	0,23	1	0,14	3	0,2	14	1,7
<i>Cuon alpinus</i> Pallas	6	0,21	?		–		–									
<i>Vulpes vulpes</i> L.			3	0,05												
<i>Gulo gulo</i> L.	1	0,03	1	0,02	–		3	0,05	–							
<i>Meles leucurus</i> Hodgson	1	0,03	–		–		2	0,04	–							
<i>Mammuthus primigenius</i> Blum.			39	0,62	20	13,0	564	10,1	228	13	10	1,35	449	33,6	258	31,7
<i>M. trogontherii chosaricus</i> Dubr.	143	4,9														
<i>Coelodonta antiquitatis</i> Blum.	205	7,02	449	7,18	23	14,9	431	7,75	131	7,5	80	10,83	189	14,1	161	19,8
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> Jager	2	0,07	3				21	0,4								
<i>Equus ex gr. gallicus</i> Prat	582	19,93	2474	39,59	56	36,4	1112	20,0	865	49,2	454	61,43	138	10,3	144	17,7
<i>Equus ovodovi</i> Eisenmann et Vasiliev	14	0,48	97	1,55					4	0,23						
<i>Bison priscus</i> Boj.	1411	48,32	2370	37,92	27	17,5	2325	41,8	404	23	123	16,64	168	12,6	13	1,6
<i>Ovibos moschatus</i> Zimmermann					1	0,65	8	0,14	–				2	0,15	2	0,25
<i>Ovis ammon</i>			2	0,03												
<i>Saiga tatarica</i> L.	3	0,1	36	0,58	3	2,0	21	0,4	10	0,57	3	0,41	1	0,07	5	0,6
<i>Soergelia cf. elisabetae</i>	1	0,03	48	0,77												
<i>Alces alces</i> L.	151	5,33	122	1,95	3	2,0	414	7,4	20	1,14	21	2,84			2	0,25
<i>Megaloceros giganteus</i> Blum.	199	6,82	182	2,91	2	1,3	254	4,6	28	1,6						
<i>Cervus elaphus</i> L.	143	4,9	304	4,86	3	2,0	107	1,9	37	2,1	24	3,25				
<i>Rangifer tarandus</i> L.	3	0,1	3	0,05	3	2,0	31	0,56	6	0,34	13	1,76	29	2,2	38	4,7
Не определено				6		7	4,5	142	2,6				352	26,3	159	19,5
Всего	2920	100	6250	100	154	100	5561	100	1757	100	739	100	1337	100	815	100

* данные автора на 2017 год

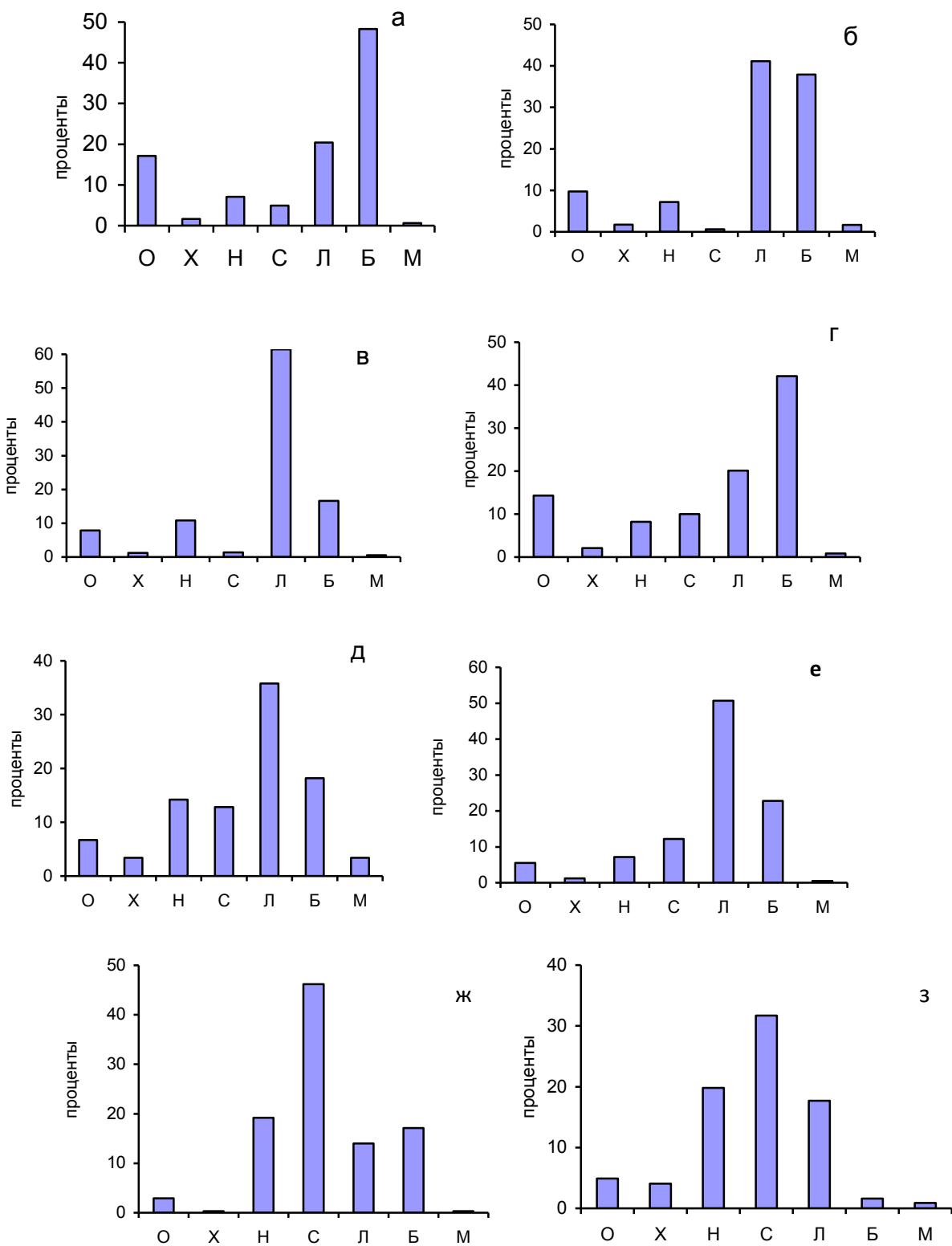


Рисунок 52 – Структура фауны крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины в позднем неоплейстоцене по многовидовым местонахождениям: а и в – Красный Яр (Новосибирская обл.); а - для казанцевского времени (слой 6), в - для каргинского времени (слой 4); б – Тараданово (Новосибирская обл.), ермаковское время; г – Красный Яр (Томская обл.), каргинское время; д – Сергеево (Томская обл.), каргинское время; е – Чик (Новосибирская обл.), каргинское время; ж – Юровск (Ханты-Мансийский АО), каргинское время; з – Евалга (Свердловская обл.), сартанское время. Сокращения как на рисунке 51. Исходные данные приведены в таблице 18

численности между собой. Несколько особняком стоит местонахождение Юровск (ХМАО): оно имеет менее разнообразный видовой состав – 8 видов против 13-19 видов в других местонахождениях. В местонахождении очень бедно представлены хищные млекопитающие (только 3 кости *Canis lupus*) и олени (присутствует только *Rangifer tarandus*). Еще одной особенностью этого местонахождения является достаточно высокая численность остатков мамонтов и носорогов (в совокупности около 48%), на фоне низкой численности остатков бизонов и лошадей (около 23%) (рисунок 52ж). Эти особенности местонахождения Юровск объясняются его более северным положением (более высокой «криоаридностью») или тафономической выборочностью при захоронении. В других местонахождениях нижнего течения р. Иртыш также наблюдается преобладание остатков мамонтов и носорогов на фоне низкой численности остатков других растительноядных животных (Бобковская, 2002).

Фауну сартанского криохрона (MIS 2) можно охарактеризовать по серии местонахождений и палеолитических памятников в бассейне р. Тавда (Сериков, 2007; Chlachula, Serikov, 2011). Среди них наиболее крупным местонахождением с хорошим видовым составом (остатки принадлежат 11 видам млекопитающих) является местонахождение Евалга⁶ (Таблица 18). Видовое разнообразие этого местонахождения и соотношение численности остатков по доминирующим таксонам близки к таковым в Юровске (рисунок 52з). В Евалге преобладают остатки мамонтов и носорогов (51,5%), значительно меньше лошадей и бизонов (19,3%), при этом здесь найдены остатки бурого медведя и лося. Они могут указывать на сохранение отдельных участков древесно-кустарниковой растительности в речных поймах.

Обобщая анализ структуры видового состава многовидовых местонахождений Западно-Сибирской равнины, можно сказать, что во время тобольского термохрона видовой состав фауны отражает значительную мозаичность ландшафтов – от аридных степей и полупустынь в междуречных пространствах (сайга и верблюдов) до широколиственных и смешанных лесов с кустарниковыми зарослями со значительной увлажненностью грунтов (эласмотерий, носорог Мерка, благородный олень). В течение всего позднего неоплейстоцена в составе фауны крупных млекопитающих сохранялось большое разнообразие видов открытых пространств: лошади, бизон, мамонт, шерстистый носорог, северный и гигантский олени, сайгак (Рисунок 46). Из хищных млекопитающих доминантами были: пещерные львы, волки, степные и бурые медведи, остатки гиен и куньих встречаются редко. Видовой состав отражает широкое распространение перигляциальных (степных, в меньшей степени лесостепных) ландшафтов, как во время казанцевского термохрона и каргинского интерстадиала, так и криохронов (ермаковский и сартанский) позднего неоплейстоцена. Исходя из близкой одновозрастности крупных моновидовых

⁶ Более крупным местонахождением в этом районе является Гари I, но в нем 98% остатков принадлежат *Mammuthus primigenius*.

(“мамонтовых”) местонахождений Луговское, Волчья Грива, Красноярская Курья, Шестаково, Гари I, и значительного преобладания остатков мамонтов (от 32 до 52%) в многовидовых местонахождениях сартанского возраста (Евалга, Болтышево, Рычкова и др.), можно сделать предположение о значительном увеличении численности мамонтов в интервале 24-11 тыс. лет, на фоне сокращения численности лошадей и бизонов (рисунок 53).

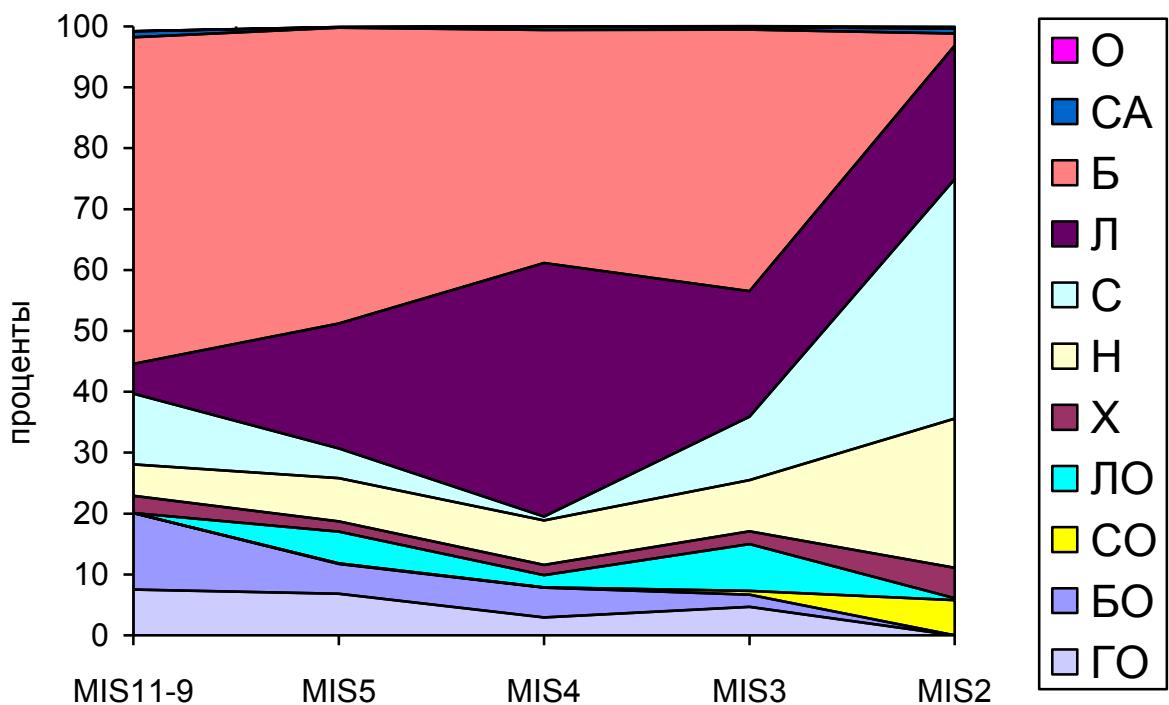


Рисунок 53 – Динамика процентного соотношения остатков крупных млекопитающих в местонахождениях среднего-позднего неоплейстоцена Западно-Сибирской равнины: MIS11-9 (Григорьевка), MIS5 (слой 6, Красный Яр, Новосибирская обл.), MIS4 (Тараданово), MIS3 (Красный Яр, Томская обл.), MIS2 (Евалга); О – овцебык, СА – сайгак, Б – бизон, Л – лошади, С – слоны, Н – носороги, Х – хищники (взяты совокупно), ЛО – лось, СО – северный олень, БО – благородный олень, ГО – гигантский олень. Исходные данные приведены в таблицах 1 и 18

4.2 Морфофункциональные и палеоэкологические реконструкции для некоторых видов как свидетельства адаптаций крупных млекопитающих к условиям среды

В настоящем разделе приводятся краткие палеоэкологические реконструкции по отдельным аспектам экологических адаптаций для некоторых видов крупных млекопитающих, проведенных автором на основе морфофункционального анализа их скелетных систем и палеогеографических условий обитания. Анализ проведен для *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sibiricum*, *Aces alces*, *Megaloceros giganteus*, *Ursus arctos*, *U. savini rossicus*, *Panthera spelaea*.

Mammuthus primigenius.

Анализ возрастной структуры остатков мамонтов из крупных местонахождений (Красный Яр (Томская обл.), Севск, Берелех, Мезенская палеолитическая стоянка, Луговское, Волчья Грива, Красноярская курья), показал наличие некоторых закономерностей в распределении (Шпанский, Печерская, 2007а). Относительная численность возрастной группы вычислялась в процентах численности особей каждой группы к общему количеству особей мамонтов в данном местонахождении. Разбивка особей сделана на шесть возрастных групп (Таблица 19, рисунок 54), выделяемых по сменам зубов (Машенко, 1992). Общих закономерностей распределения особей по возрастным группам детенышам и подростков в данных местонахождениях не наблюдается, но очевидно, что во всех местонахождениях количество половозрелых особей составляет не менее 50%.

Таблица 19 – Возрастная структура мамонтов из крупных местонахождений России (по количеству особей в %) (Шпанский, Печерская, 2007а)

Местонахождения	Возрастные группы					
	Эмбрионы ¹	0-3 лет	3-7 лет	7-13 лет	13-35 лет	Более 35 лет
Мезенская стоянка (Брянская область) (Машенко, 1992)	---	2,5	5	10	67,5	15
Берелёх (Якутия) (Барышников и др., 1977)	---	4	7,5	5	59,5	24
Севск (Брянская область) (Машенко, 1992)	6	9,1	12,3	15,1	27,2	30,3
Красный Яр (Томская область)	15	25	5	5	50	
Луговское (Ханты-Мансийский АО) (Машенко и др., 2006)	6,1	12,1	15,2	18,2	48,5	
Волчья Грива (1991-2001) (Машенко, Лещинский, 2001)	0	22,2	0	16,6	61,1	
Красноярская курья (Томская обл.) (Voiko et al., 2005)	8,3	8,3	4,2	20,8	29,3	29,1

¹точные данные отсутствуют

Наличие большого числа новорожденных и молочных детенышей (от 15 до 25%) в местонахождениях свидетельствует об «соседлом» обитании мамонтов и отсутствии у них дальних сезонных миграций (Шпанский, Печерская, 2007а). Беременным самкам на поздних сроках (Машенко, Шпанский, 2002) и молочным детенышам было бы невозможно преодолевать в день более 7-10 км, а поэтому общая дальность миграций не превышала 200-300 км за сезон.

Косвенным подтверждением отсутствия масштабных миграций у мамонтов может служить разница в размерах животных, которые жили на территории Западно-Сибирской равнины в конце позднего неоплейстоцена. В таблице 20 приведены данные по высоте взрослых мамонтов из различных крупных местонахождений Западной Сибири, рассчитанные по пропорциям различных отделов передних или задних конечностей. Для всех местонахождений известен абсолютный возраст. Из сравнения полученных данных можно сделать вывод, что закономерного уменьшения размеров тела для мамонтов конца сартанского времени (местонахождение Волчья Грива) не заметно, они примерно одинаковы с животными

из местонахождений конца каргинского – начала сартанского времени (Шестаково) и превышают размеры мамонтов из Красного Яра (Шпанский, Печерская, 2007а).

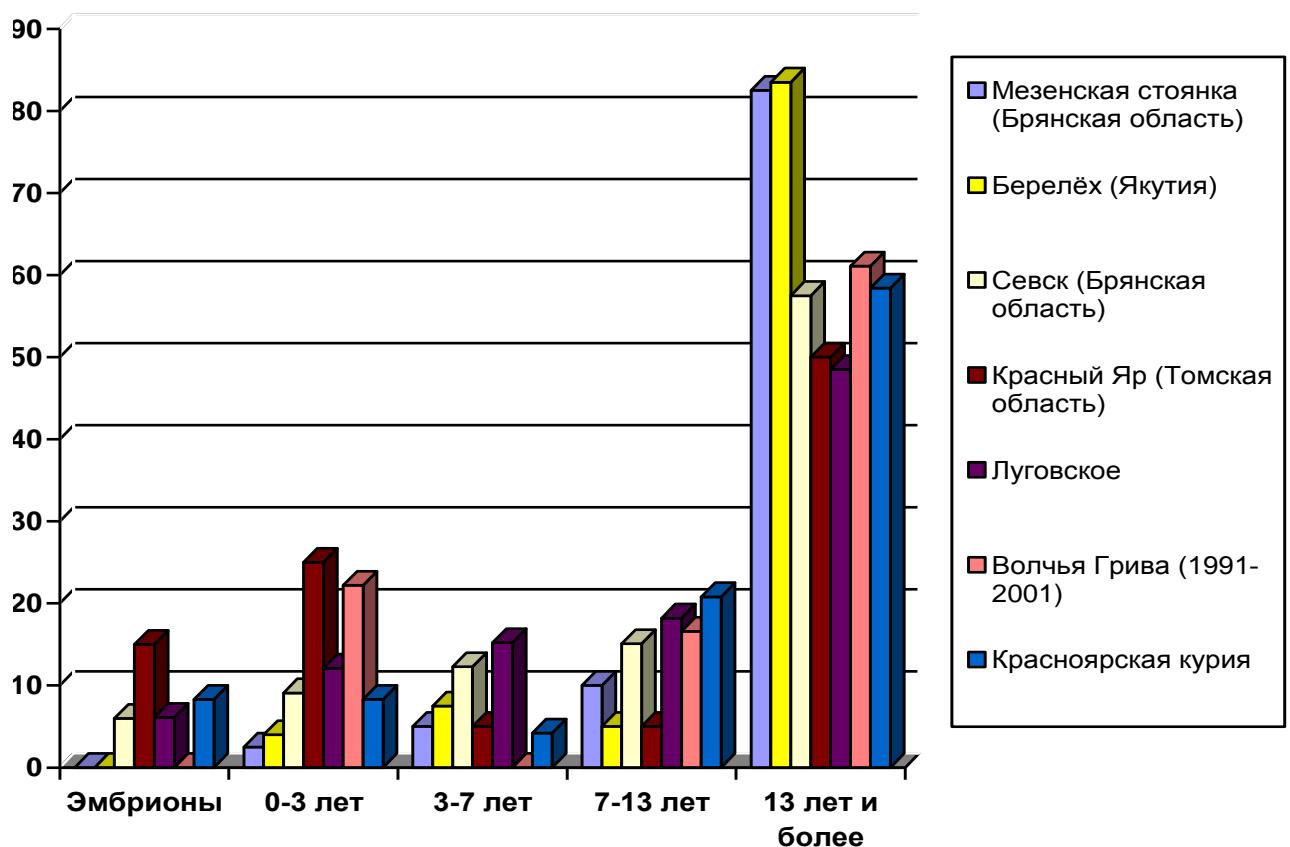


Рисунок 54 – Процентное соотношение костей мамонтов разных возрастных групп из крупных местонахождений (Шпанский, Печерская, 2007а)

Приведенные местонахождения, кроме разного геологического возраста, имеют и значительные различия по широтному географическому положению. В связи с этим можно заметить некоторую закономерность в размерных характеристиках мамонтов в зависимости от географического положения. По геологическому возрасту между собой близки местонахождения Красный Яр и Шестаково (конца каргинского – начало сартанского времени), а для позднего сартана местонахождения Волчья Грива и Луговское. При этом Шестаково и Волчья Грива находятся значительно южнее, чем Красный Яр и Луговское. Из полученных данных видно, что в северных местонахождениях размеры животных значительно мельче, чем в южных. Вероятно, это связано с палеоэкологическими особенностями среды обитания.

Одним из дискуссионных вопросов в изучении мамонтов является морфофункциональное значение бивней. После выяснения более 100 лет назад специфических условий обитания мамонтов (принципиально отличные от условий обитания современных слонов), начались поиски ответа на вопрос, а как могли бивни мамонтов пригодиться им в этих условиях. То, что бивни интенсивно использовались, не вызывало сомнения, подтверждением этому являются

прижизненные переломы с вторичным затачиванием и наличие зон стирания вдоль бивней (рисунок 55). Такие зоны стирания начинают формироваться с детского возраста и известны на бивнях детёнышей.

Таблица 20 – Размеры длинных костей скелета взрослых мамонтов из местонахождений Западной Сибири (Шпанский, Печерская, 2007а)

Размеры длинных костей конечностей, мм	Луговское (ХМАО); 16-11 тыс. лет	Волчья Грива (Новосибирская обл.); 18-11 тыс. лет	Шестаково (Кемеровская обл.); 24-20 тыс. лет	Красный Яр (Томская обл.); 45-18,5 тыс. лет
Длина плечевой кости	737-795	845-1020	—	—
Длина локтевой кости	—	450-600	—	—
Длина бедренной кости	860-1060	1070-1190	—	—
Длина большой берцовой кости	400-487	678	495-600	477-558
Высота тела, см	Самец – 260 Самка – 200-235	Самец – 328-375 Самка – 210-248	Самец – 375 Самка – нет данных	223, 261

В настоящее время существует три основных предположения о возникновении зон стирания на бивнях мамонтов: первая гипотеза Е.В. Пфиценмайера (Pfizenmayer, 1939), предполагавшего, что мамонты использовали свои бивни для разгребания снега в зимнее время, чтобы добраться до подснежного корма; вторая – предположение Н.К. Верещагина и А.Н. Тихонова (Верещагин, Тихонов, 1990) о преимущественном использовании бивней для тяжелой механической работы, например, добывание влаги из морозобойных трещин в холодное время года; третья гипотеза Е.М. Васильева, поддержанная В.В. Плотниковым (Васильев, 2005; Плотников, 2010), предполагающими возникновение зон стирания на бивнях в результате полировки их хоботом и о шерсть своих соплеменников.



Рисунок 55 – Бивень самки мамонта (ПМ ТГУ 5/2342) с прижизненным переломом и вторичным затачиванием (справа), Красный Яр (Томская обл.). Хорошо видно, что скол произошел по секущей и в верхней части осталась не затертая ямка, а с нижней произошло заглаживание

На взгляд автора, этот вопрос можно разрешить с помощью небольшого палеоэкологического анализа. Зоны стирания расположены вдоль бивня со стороны обращенной к земле в прижизненном состоянии. По мере роста и закручивания бивня, зона

стирания, возникшая ранее, смешается вперед и на внешнюю сторону из-за спиралевидной формы бивня. Аналогично для прижизненно сломанных бивней – наиболее интенсивно стирающейся частью является нижний край, на месте слома. Обнаружение сломанных и вновь заточенных концов бивней – довольно частое явление, из 12 бивней самок, хранящихся в Палеонтологическом музее ТГУ, на 5 наблюдается прижизненный перелом и повторное затачивание (рисунок 53). Прижизненные переломы бивней самцов встречаются реже, чем самок, из 30 бивней самцов, хранящихся в ПМ ТГУ и краеведческих музеях Томской области переломы можно предположить только на двух. Поэтому, утверждение В.В. Плотникова (2010) о преобладании прижизненных переломов бивней у самцов является преждевременным, так же, как и о причинах их возникновения (турнирные бои за самку). Вполне вероятно, что причинами возникновения переломов были различные механические воздействия: у самок это могло быть «не осторожное» добывание замерзшей воды или минеральных компонентов (на зверовых солонцах, по мнению С.В. Лещинского, 2016), у самцов к этому могли добавляться турнирные схватки.

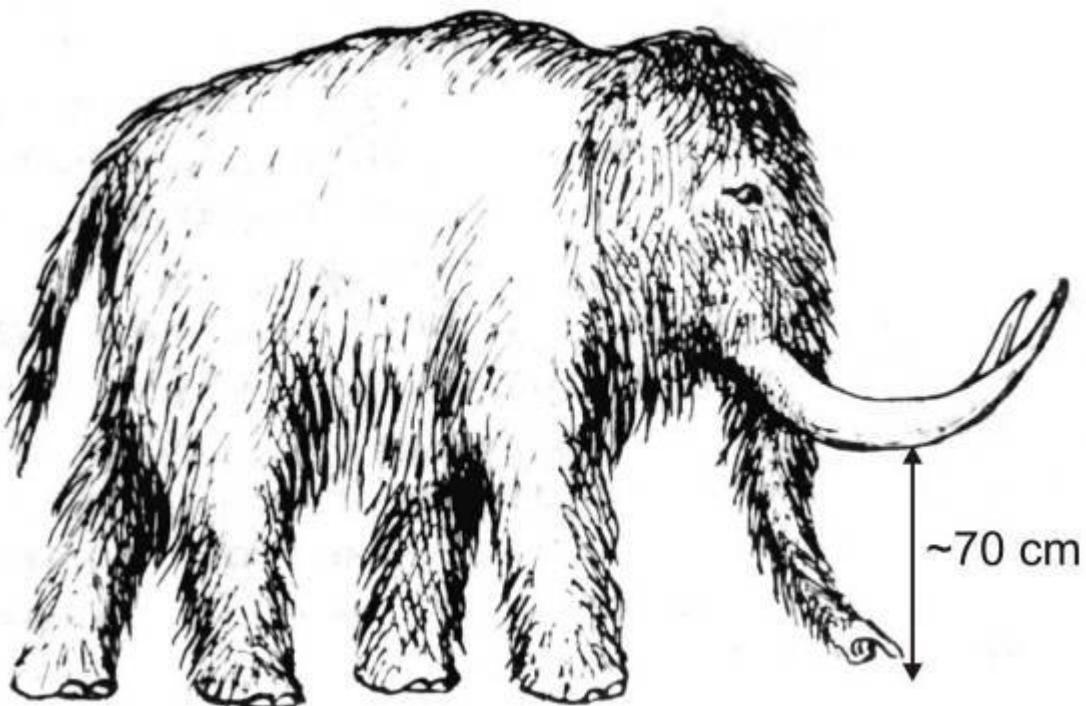


Рисунок 56 – Примерное расстояние от земли до вентральной поверхности бивня мамонта

По мнению автора, причиной возникновения зон стирания на бивнях мамонтов является *регулярное соприкосновение их с почвой во время приема пищи* (Шпанский, Печерская, 2010). Так как мамонты питались травянистой растительностью, то процесс питания заключался в обхвате нижней частью хобота пучка травы и отрывания его. Именно в этот момент голова

животного наклонялась вниз, а бивни соприкасались с поверхностью земли, а во время обрывания травы требовалось дополнительное движение головой, бивни царапались об грунт.

Кончик хобота у мамонтов находился примерно на уровне поверхности земли. Разница в расстоянии между кончиком хобота и самой нижней (по отношению к горизонтальной поверхности земли) точкой бивней составляет у взрослых животных около 60-70 см. Хобот у мамонтов более гибкий, чем у слонов (Машенко и др., 2006) и, тем не менее, для надёжного захвата пучка травы требовалось полтора его оборота, что может составлять как раз около 70 см длины (рисунок 56). Поэтому, во-время отрыва травы бивни касались грунта и царапались нижней поверхностью.

Coelodonta antiquitatis и *Stephanorhinus kirchbergensis*.

Обитавшие совместно в среднем – начале позднего неоплейстоцена, носорог Мерка и шерстистый носорог, по морфологии скелета имеют много сходства. При этом, отличительные особенности в строении зубов, нижней челюсти и общих пропорциях скелета указывают на их ландшафтно-трофические специализации. Наиболее отчетливо морфофункциональные особенности проявлены на нижних челюстях этих носорогов (Шпанский, 2016; Шпанский, Боескоров, 2018). Толщина горизонтальной ветви у *S. kirchbergensis* сохраняется почти одинаковой на протяжении всего зубного ряда, с незначительным утончением под р3-4. В поперечной плоскости горизонтальная ветвь имеет высоко овальную форму, тогда как у взрослых особей *C. antiquitatis* грушевидная форма горизонтальной ветви, с раздувом вентральной части. Такие особенности строения у *C. antiquitatis* указывают на его питание более жесткими кормами. Еще более специализированной является форма симфиза нижней челюсти. У *C. antiquitatis* симфиз широкий, резцовидный край раскрытый уплощенный, приспособленный к широкому захвату травянистой растительности. У *S. kirchbergensis* симфиз имеет ложкообразную форму, удлинен и изогнут в дорсальной плоскости, буккальные края приподняты, резцовидный край имеет округлые очертания, у древних форм могли быть развиты резцы I₁ и I₂ (рисунок 57). Такая форма симфиза максимально удобна для листоядного типа питания животного. Крупными резцами I₂ носорогу было удобно собирать листья кустарников или молодых лиственных деревьев в пучёк, а ложкообразно вогнутый симфиз позволял плотно их зажимать и легко отрывать от веток (Шпанский, Боескоров, 2018). Отогнутый вниз передний край симфиза предполагает очень подвижную нижнюю губу, способную отгибаться вниз, открывая довольно широко рот. Это способствовало хорошему захвату веток с широкими или крупными листьями.

Найденная в 2016 году почти полного скелета *S. kirchbergensis* в местонахождении Горжов Великопольский (Kotowski et al., 2017) позволила сделать анализ размеров животного и сравнить их с размерами и пропорциями *C. antiquitatis*. Для этого была использована

разработанная автором методика оценки размеров тела по неполным скелетам или для детенышей носорогов (Shpansky, 2014). Полученная автором расчетная высота *S. kirchbergensis* из Горжова составила 1820 мм (с учетом мягких тканей около 1900 мм) в холке и 1600 мм в крестце, что в среднем на 200 мм выше, чем у *C. antiquitatis*. При этом, длина шеи (550 мм) и позвоночного столба (2300 мм) в целом очень близки к таковым шерстистого носорога. Кисть *S. kirchbergensis* была достаточно широкой и составляла около 320 мм между внешними краями копытных фаланг второго и четвертого пальцев, для стопы 230 мм. Полученные автором примерные размеры кисти и стопы носорога из Горжова значительно превышают аналогичные размеры для шерстистого носорога из Чурапчи (Якутия), эта разница составляет около 70%. У самки *Coelodonta antiquitatis* из Чурапчи ширина между внешними краями роговых чехлов копытных фаланг кисти составляла около 185-190 мм, а стопы – 134 мм (Лазарев, 1998). Такая большая разница в ширине дистальных отделов конечностей может быть связана с различными экологическими условиями обитания этих носорогов. *Coelodonta antiquitatis* является типичным

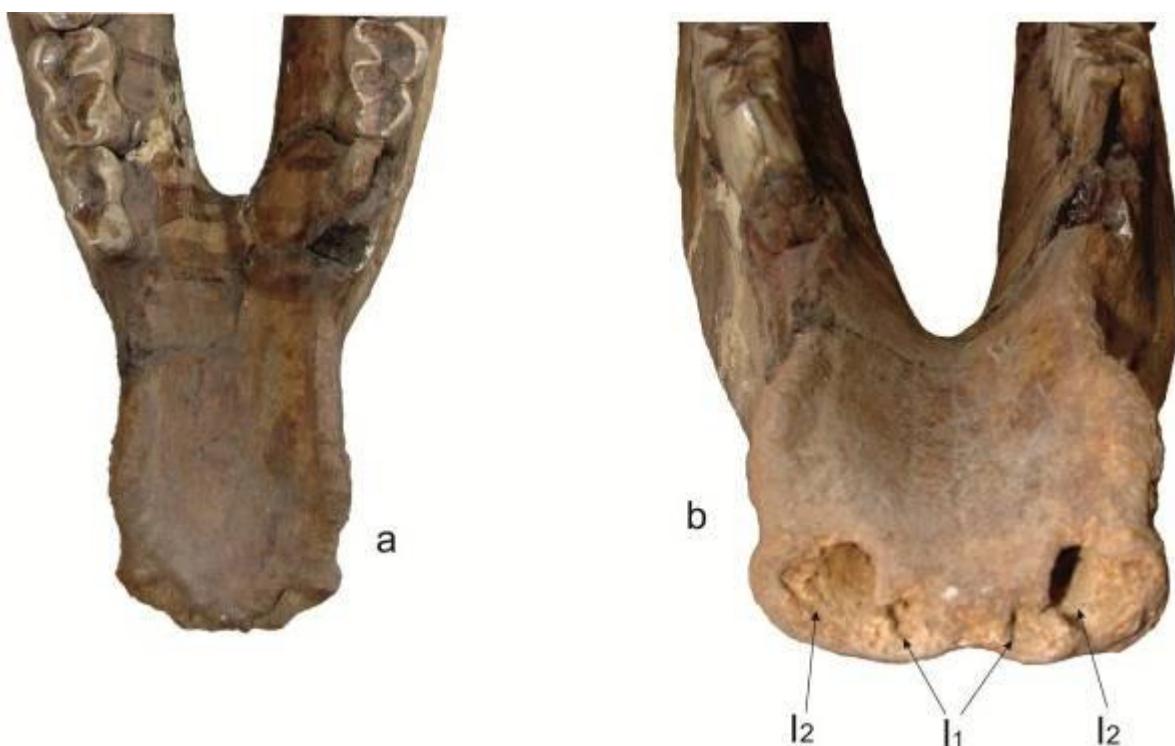


Рисунок 57 – Форма симфиза нижней челюсти *Stephanorhinus kirchbergensis* МПКП-555ОФП, Дальнее (Акмолинская обл.), ранний неоплейстоцен: а – вид сверху, б – вид спереди, хорошо видны альвеолы резцов

обитателем степных ландшафтов с достаточно твердым грунтом. Широкая площадь опоры ног у *Stephanorhinus kirchbergensis* позволяла ему обитать на увлажненных участках пойм или заболоченных пространствах, где он мог питаться вегетативными побегами кустарников. Экологически носорог Мерка – представитель полулесного и лесного ландшафтов, поросших кустарниками и деревьями пойменных зарослей и берегов озер с мягким грунтом в умеренно-

теплом климате. Таким образом, *S. kirchbergensis* был высоконогим животным с относительно коротким телом, с широкими ступнями ног, приспособленным к перемещению по увлажненным участкам речных долин и приозерных зарослей. При относительно короткой шее и длинных передних конечностях, он не мог ртом достигать уровня земли и питаться подножным кормом.



Рисунок 58 – Положение и внешний вид назального рога *Coelodonta antiquitatis*: а – скелет с копией рогов из Эгвекинота (ПМ ТГУ); б – один из наиболее сточенных рогов (Чукотка); в – реконструкция внешнего вида шерстистого носорога

В пределах Западно-Сибирской равнины рога носорогов не обнаружены. Но на большинстве сохранившихся назальных рогах *C. antiquitatis* из Восточной Сибири передний край имеет следы стирания, иногда сильные (Переладов, Шпанский, 1997). По мнению автора, такое обтачивание переднего края назального рога связано с травоядностью. Назальный рог крепился на носовых костях и дугообразно выступал вперед и вверх (рисунок 58). Шерстистый

носорог, отщипывая траву, производил вертикальное или боковое движение головой для отрыва пучка травы, соответственно передний край рога мог касаться земли и обтиратся.

Elasmotherium sibiricum.

Отмеченная К.К. Флеровым (1953) и А.К. Швыревой (2005) специализация эласмотерия, на питании подземными частями растений на открытых ландшафтах, встречает ряд возражений. Во-первых, тело животного было высоконогим (Швырева, 2016), при этом длина шеи и головы были относительно короткими и не обеспечивали достаточного расстояния для питания подземными частями растений. Угол отклонения затылочной плоскости от основания черепа составляет менее 90° , что сближает его с носорогом Мерка и указывает на достаточно высокое положение головы. Приводимые А.К. Швыревой (2005) большие углы ($106\text{--}115^{\circ}$), соответствуют отклонению затылочного гребня от плоскости зубного ряда. Специфическое строение имеет симфиз нижней челюсти, его ложкообразная форма и отклонение вперед резцового края очень близки к форме симфиза носорога Мерка. Заостренная ростральная часть черепа эласмотерия, в сочетании со специализированным симфизом, подразумевали наличие подвижных губ. Такая анатомия позволяли эласмотерию успешно проникать в крону растений и обхватывать вегетативные побеги. Для животного, питающегося подземными частями растений, логично было бы развитие резцов, для эффективного ковыряния почвы, например как у хилотерия, но резцовый край симфиза не имеет альвеол для резцов. Во-вторых, в среднем неоплейстоцене существовала климатическая сезонность с достаточно холодным зимним периодом, во время которого почва промерзала и затрудняла бы подобный способ питания. В-третьих, эласмотерий очень крупное животное (около 2-2,5 м высотой в холке и весом около 3 тонн; А.К. Швырева (2005) считает, что до 4-5 тонн) и для его ежедневного обеспечения пищевыми ресурсами требовалось очень большое количество пищи, которое не могло быть обеспечено подземными частями растений. Более подходящим для него могло быть смешанное питание (высокими травами и вегетативными побегами кустарников и деревьев) или питание с сезонной специализацией.

Megaloceros giganteus и *Alces alces*.

Анализ динамики морфологических особенностей нижних челюстей у гигантского оленя и лося в среднем-позднем неоплейстоцене – голоцене из местонахождений Западно-Сибирской равнины показал возможную связь с изменениями ландшафтных обстановок и особенностей питания (Шпанский, 2001, 2011, 2014a). Нижние челюсти *Alces alces* из местонахождений позднего неоплейстоцена отличаются от голоценовых и современных более короткой диастемой (117-123 мм против 145-158 мм), на фоне одинаковой длины зубного ряда. Такие отличия, по мнению автора, связаны с особенностями питания ископаемых и современных лосей (Шпанский, 2001). «В современном представлении лось – обитатель смешанных заболоченных лесов, чаще

всего это пойменные и низкие надпойменные террасы (Чернявский, Домнич, 1989). Питается в основном корой деревьев и вегетативными побегами лиственных пород деревьев и кустарников (Филонов, 1983; Боескоров, 1998). Этот корм, считающийся мягким, не требует приложения больших усилий на челюсти для его отрыва и измельчения. Позднеплейстоценовые лоси обитали в значительно более открытых ландшафтах, вероятно, тяготея к прибрежным кустарникам и зарослям ивняка. Значительную часть их пищевого рациона составляло луговое разнотравье, а в зимний период – подснежный травянистый корм и в меньшей степени (по сравнению с современными) вегетативные побеги деревьев и кустарников. Более грубая пища требовала приложения больших мышечных усилий для добывания травянистой растительности, поэтому увеличивалась механическая нагрузка на резцовую часть нижней челюсти. И как следствие, для уменьшения этой нагрузки, происходит укорачивание рычага приложения мускульных усилий за счет укорачивания диастромы лося» (Шпанский, 2001, с. 545).

Для гигантских оленей выделено два подвида – средненеоплейстоценовый *Megaloceros giganteus ruffi* и поздненеоплейстоценовый-голоценовый *M. giganteus giganteus*. Первоначально их выделение было сделано по форме рогов (Щеглова, 1950, 1958; Шпанский, 2011). У *M. g. ruffi* дистальные части рогов и отростки загнуты вверх, а у *M. g. giganteus* они широко расставлены в стороны и достигают размаха 3,5 м. Проведенные автором исследования показали, что в эволюционном отношении наиболее показательными для *M. giganteus* являются изменения в абсолютных и относительных размерах длины зубного ряда и лицевой длины черепа (Шпанский, 2014а). У *M. g. giganteus*, на фоне значительного уменьшения длины черепа и зубного ряда, происходит удлинение лицевого отдела. Эти изменения, вероятно, обусловлены изменениями физико-географических условий обитания. Для *M. g. ruffi* тобольского межледникового можно предполагать обитание в лесостепных условиях и приречных пойменных лугах, где в качестве пищевых ресурсов использовались как травянистая растительность, так и веточный корм. Отрыванию и перерабатыванию такой пищи способствовал укороченный лицевой отдел и удлиненный зубной ряд. Для позднего неоплейстоцена характерна значительно большая аридизация климата и преимущественно открытые ландшафты, поэтому обитание гигантского оленя в тундростепях связано с питанием более жесткой травянистой растительностью. Для ее переработки требовались большие мышечные усилия (увеличивается высота лицевого отдела, укорачивается рычаг нижней челюсти и зубные ряды). Удлинение диастромы может быть компенсаторным для сохранения высокого положения глазниц (для безопасности животного), так как питание травянистой растительностью подразумевает низкое положение головы. Таким образом, у гигантских оленей отмечены сходные адаптивные изменения с *Alces alces*, но в обратной последовательности.

Изменения в условиях обитания с лесостепных на тундростепные отразились на изменении формы рогов.

Интересным является соотношение численности остатков лося и гигантского оленя в местонахождениях южного и среднего зоogeографических районов Западно-Сибирской провинции (Девяшин и др., 2013). В более северном «томском» Красном Яру остатков лося значительно больше, чем гигантского оленя (7,4% к 4,6%), а в более южных местонахождениях – «новосибирском» Красном Яру и Тараданово, наоборот, остатки гигантского оленя преобладают над остатками лося (в Красном Яру 5,33% к 6,82%; в Тараданово 1,95% к 2,91%). Южнее, на северо-западе Алтая и в Павлодарском Прииртышье, остатки *Alces alces* становятся единичными, а гигантский олень встречается достаточно регулярно. Напротив, севернее, в местонахождении Евалга остатки лося присутствуют, а гигантского оленя не известны. Такая зоogeографическая особенность в распределении лося и гигантского оленя, вероятно, отражает пространственную неоднородность среды (вероятнее всего, ландшафтную) в позднем неоплейстоцене.

Ursus arctos и *Ursus savini rossicus*.

Сравнение остеометрических данных показало различие в размерах между *Ursus savini rossicus* и *Ursus arctos*, последний был значительно крупнее (Шпанский, Черноус, 2012а, б). Можно предположить, что наиболее крупные *U. s. rossicus* обитали в Томском Приобье (череп ПМ ТГУ 5/2340 самый крупный из известных). Общая динамика размеров бурого медведя показывает, что более крупные размеры характерны для медведей среднего неоплейстоцена (Барышников, Боескоров, 1998). Для территории Западно-Сибирской равнины анализ размеров бурых медведей неоплейстоцена сделан автором. Установлено уменьшение размеров от среднего неоплейстоцена к позднему, с последующим незначительным увеличением в голоцене (Moskvitina et al., 2017). Это говорит о том, что крайняя криоаридизация позднего неоплейстоцена негативно сказывалась на существовании бурого медведя.

Совместное нахождение остатков двух видов медведей в одном местонахождении (Красный Яр, Тараданово (Новосибирская обл.), Красный Яр (Томская обл.)) подразумевает совместное их обитание в близких условиях или периодическое посещение одних и тех же ландшафтных участков (например, водопои). Строение зубов и костей конечностей малого пещерного медведя предполагает его обитание преимущественно в открытых ландшафтах, а бурого медведя – в пойменных приречных участках (Шпанский, Черноус, 2012б).

Строение зубов ископаемого бурого медведя аналогично современному и говорит о его всеядности. По мнению большинства исследователей, малый пещерный медведь был преимущественно растительноядным. А всеядность бурого медведя могла включать в себя широкий спектр источников пищи, в том числе и употребление падали, которая в условиях

многолетней мерзлоты в значительных количествах сохранялась долгое время и была доступна для поедания, в том числе и медведями. Причём, морфологические особенности строения медведей (мощные передние конечности и клыки) позволяли им быть первыми при утилизации данных объектов. Для других падальщиков (включая пещерную гиену и палеолитического человека) разрывание сильно обволошенного и замерзшего трупца могло быть затруднительным. Кроме того, круглогодичная доступность травянистой и животной пищи могла обеспечивать постоянную потребность в еде и сокращать или даже исключать зимнюю спячку медведей. По мнению автора, не исключено употребление падали и малым пещерным медведем. Но для однозначных выводов в настоящее время данных недостаточно. Зимняя спячка у медведей позднего неоплейстоцена вообще вызывает много вопросов. В настоящее время у бурого медведя она связана со стратегией пищевого поиска и является вынужденной мерой для переживания неблагоприятного (бескоренного) периода. В современных лесных условиях, предоставляющих разнообразные ландшафтные убежища, с мощным сугревым покровом, выполняющим теплоизоляционную функцию, зимняя спячка является хорошей поведенческой и физиологической адаптацией. Ландшафтно-климатическая ситуация позднего неоплейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины была совершенно противоположной: открытые ландшафты с крайне бедным сугревым покровом (Шпанский, 2003б), являлись крайне неподходящими для устройства берлог. Приречные пойменные участки, в лучшем случае, были пригодны для устройства кратковременных убежищ, например, для самок с новорожденными сосунками.

Можно сделать предположение о вероятных причинах вымирания малого пещерного медведя на территории Западно-Сибирской равнины. В конце каргинского и особенно в сартанское время нарастает криоаридность ландшафтно-климатических условий. Вероятно, сокращаются качественные пастбищные стации. На это указывает сокращение количества стадных копытных (лошадей и бизонов). Бурый медведь, обладая возможностями всеядного питания и доминируя в размерах, мог усилить конкурентное давление на более мелкого *U. s. rossicus*. Давление среды оказывалось на оба вида, так как для бурого медведя отмечается уменьшение размеров (Moskvitina et al., 2017). Выживание только одного вида медведя (*U. arctos*), возможно, связано с его более универсальным типом питания. Необходимо добавить, что в каргинское время с территории Западной Сибири исчезает и пещерная гиена (*Crocuta crocuta spelaea*), что, вероятно, связано с теми же причинами (самая поздняя дата – 43141±2371 лет, UBA-28335). Этот хищник, обитая в южной половине Западно-Сибирской равнины, связан с устройством убежищ и нор по берегам рек, оврагам и другим укромным местам. И увеличение аридизации и промерзания грунта, могло очень негативно сказаться на возможности размножения и выращивания потомства.

Panthera spelaea.

Изучив большое количество черепов *Panthera spelaea*, Н.К. Верещагин (1971) отметил несколько интересных морфологических особенностей, отличающих этот вид от современных *P. leo* и *P. tigris*. К таким особенностям он отнес: удлиненные твердое нёбо и нижняя челюсть; значительная ширина в клыках и в глазницах; значительные размеры хищнических зубов; относительно маленькие слуховые капсулы; крупное и «открытое» отверстие хоан. Эти морфологические признаки отражают палеоэкологические особенности существования *P. spelaea* в открытых ландшафтах в среднем-позднем неоплейстоцене. Крупные отверстия хоан и широкий носовой проход говорят о мощном дыхании животного. Интенсивное дыхание было крайне важным приспособлением к обитанию в открытых ландшафтах, оно позволяло развивать хорошую скорость для преследования добычи и, вероятно, на более длинных дистанциях, чем у современного льва. Еще одной важной особенностью в условиях тундростепных ландшафтов является дыхание *P. spelaea* холодным воздухом в зимнее время и запыленным в летнее время. Для обогрева и очистки воздуха также был необходим широкий вход в нос. Еще два важных морфологических признака – небольшие слуховые капсулы и широко расставленные глаза по сравнению с тигром и львом. Современные *P. tigris* и *P. leo* преимущественно скрывают свою добычу и слух при таком способе охоты является очень важным. Для обитавшего и охотившегося на открытых ландшафтах *P. spelaea* слух менее важен, но увеличивается значение зрения, для более точной оценки расстояния до намеченной жертвы. Большая ширина черепа в клыках, удлиненное нёбо и нижняя челюсть могут отражать приспособленность *P. spelaea* к охоте на крупных растительноядных животных. В отличие от современных африканских копытных, являющихся традиционной добычей африканского льва, копытные, входившие в состав мамонтовой фауны (лошади, бизоны, гигантские олени и пр.), были крупнее своих африканских аналогов, а самое главное – имели длинный и густой мех. Поэтому для их умерщвления требовалось более широкое открытие пасти, более длинные и шире расставленные клыки. Это связано с традиционным способом охоты львов – удушением за морду или укусом в шею.

Таким образом, можно вполне уверенно считать, что в Западной Сибири пещерный лев являлся обитателем преимущественно открытых ландшафтов. Холмистого и расчененного рельефа лев не избегал, на что указывают частые находки в пещерах Хакасии и Горной Шории (Гутак и др., 2012). Это разнообразие находок доказывает эвритопность и экологическую пластичность в приспособленности к холодным и аридным условиям среды. Относительная коротконогость и значительная массивность тела не позволяли льву передвигаться по глубокому снегу и толщина сугробового покрова в 25-30 см для него была критической (Шпанский, 2003б). Частые находки остатков львов в аллювиальных местонахождениях говорят, как о высокой численности *P. spelaea*,

так и частом его выходе к берегам рек, возможно с целью охоты на копытных или для поиска убежищ в пойменных зарослях.

4.3 Некоторые патологии в строении зубов и костей ископаемых млекопитающих и их связь с биотическими и абиотическими факторами среды обитания

Случаи патологических и аномальных изменений зубов и костей посткраниального скелета встречаются довольно часто, в том числе патологии у млекопитающих четвертичного периода (Гаджиев, Гаджиев, 1951, 1954, 1955а, б; Верещагин, 1960; Tasnadi-Kubacska, 1962; Яцко, 1962; Кузьмина, Праслов, 1992; Clarke, Goodship, 2010; Kierdorf et al., 2012; Лещинский, 2016; Николаев и др., 2017 и др.). В данном разделе рассмотрены случаи патологических изменений, изученные автором на материалах из местонахождений Западно-Сибирской равнины. Патологические изменения на костях ископаемых, а также современных млекопитающих, причины их возникновения до настоящего времени остаются малоизученными. Ниже предлагается анализ вероятных причин возникновения изученных патологий как биотического, так и абиотического характера (включая неблагоприятные внешние воздействия окружающей среды).

Ранее автором уже были рассмотрены некоторые случаи патологий и аномального строения. Срастание позвонков (Шпанский, 2002) и аномальное строение зубов (Мащенко, Шпанский, 2005; Шпанский, 2014б) у *Mammuthus primigenius*. Деформации горизонтальной ветви нижней челюсти у *Megaloceros giganteus* (Шпанский, 2011) и деформация тел поясничного и крестцового позвонков на скелете *M. giganteus* (Шпанский, 2014а). Патологическое срастание голеностопного сустава у *Mammuthus trogontherii chosaricus* (Shpansky et al., 2015). Развитие остеофитов на поясничных и грудных позвонках и остеопорозных отверстий и ямок на шейных позвонках у скелетов *M. trogontherii trogontherii* (Шпанский и др., 2008, 2015). Новые исследования серии патологических изменений на метаподиальных костях крупных копытных (преимущественно у *Bison priscus*), по мнению автора, предполагают их травматическую природу (Шпанский, Пугачева, 2015).

Под патологиями, автором понимаются отклонения в морфологическом строении костей, имеющие признаки заболевания. Под костями с аномальным строением И.Я. Яцко (1962, с. 41) понимает «кости, на которых нет признаков заболевания, но вместе с тем эти кости отличаются своим видом от серии нормальных костей». Изучение уродств и аномалий на материале ископаемых животных выделяется в отдельное направление исследований – «палеотератологию (от слова paleos – древняя и teratologia – наука об уродствах)» (Гаджиев, Гаджиев, 1955б, с. 70). В обзоре палеопатологических и палеотератологических изменений М.А. Шишкиным и В.П.

Макридиным (1988) выделяются три основные группы аномалий в строении ископаемых организмов, фиксируемые на ископаемом материале. Для патологических нарушений основным критерием является «экзогенная природа» причин их возникновения, а для тератологических нарушений (аномалий) – характер их проявления. Этими авторами, наблюдавшими на ископаемом материале, морфологические нарушения делятся на: механические травмы (переломы, ушибы, укусы с инфекционными осложнениями); приобретенные заболевания (инфекции, паразиты, нарушения обмена, болезни возраста); генетически обусловленные нарушения, которые выражаются в аномальном строении костей.

4.3.1 Анализ некоторых случаев патологий и аномального строения на костях крупных млекопитающих

Болезненные разрастания и деформации.

Развитие абсолютно идентичных остеом на шейных и остеофитов на грудных и поясничных позвонках скелетов трогонтериевых слонов близкого индивидуального возраста (около 50-60 лет) и одинаковой половой принадлежности (самцы), может говорить о сходной их природе. При этом скелет из Пятирыжска является самым крупным из известных (Шпанский и др., 2008; Larramendi, 2014), а скелет из Усть-Тарки один из самых мелких среди самцов (Шпанский и др., 2015). Поэтому говорить о каких-то дистрофических изменениях, проявленных в виде недостаточного развития организма нельзя. У скелета из Усть-Тарки сохранились очень мощные бивни, с диаметром на выходе из альвеол 27 см и крупные череп и нижняя челюсть (не уступает экземпляру из Пятирыжска). Расстояние между местонахождениями скелетов составляет около 450 км. По мнению автора, эти изменения у трогонтериевых слонов являются возрастными дегенеративными изменениями, развивавшимися в последние годы жизни и охватившими весь осевой скелет (рисунок 59).

Сходное проявление, но с травматической природой имеет разрастание тел первого крестцового и последнего поясничного позвонков на скелете гигантского оленя из местонахождения Джамбул (Павлодарская обл.) (рисунок 60) (Шпанский, 2014а). Сочленяющиеся поверхности позвонков сильно деформированы, осложнены остеофитами, что указывает на достаточно обширные воспалительные процессы.

Автором выявлена серия разрастаний компактной части кости на метаподиальных костях копытных из местонахождений юго-востока Западно-Сибирской равнины, преимущественно из Красного Яра (Томская обл.) – *Bison priscus*, *Megaloceros giganteus*, *Equus ex gr. gallicus* – всего 14 случаев. Выявленные разрастания на метаподиальных костях имеют некоторые закономерности в своей пространственной локализации, как на костях, так и в анатомии скелета

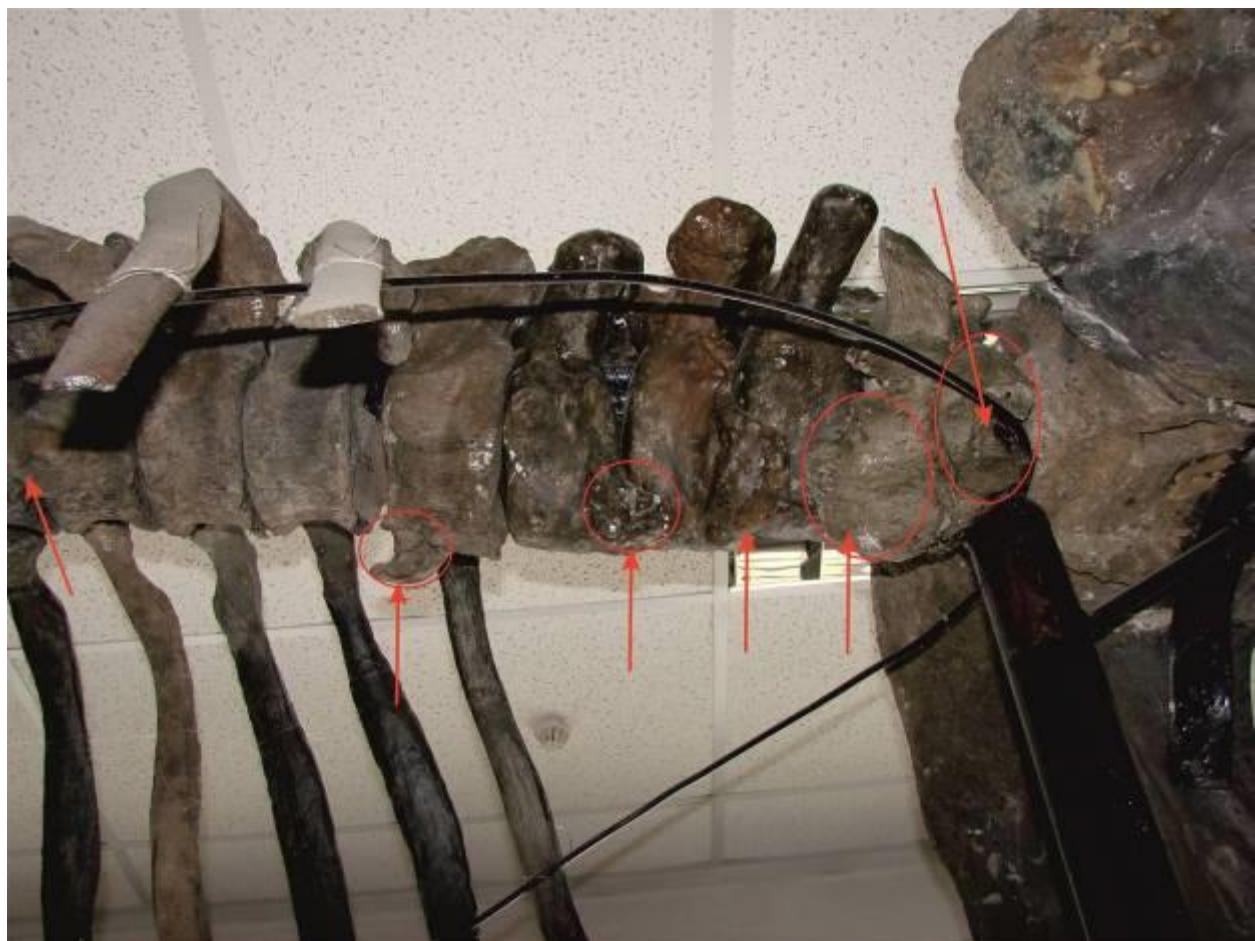


Рисунок 59 – Развитие остеофитов (обозначены стрелками) на грудных и поясничных позвонках скелета трогонтериевого слона из Усть-Тарки (Новосибирская обл.) (Шпанский и др., 2015)

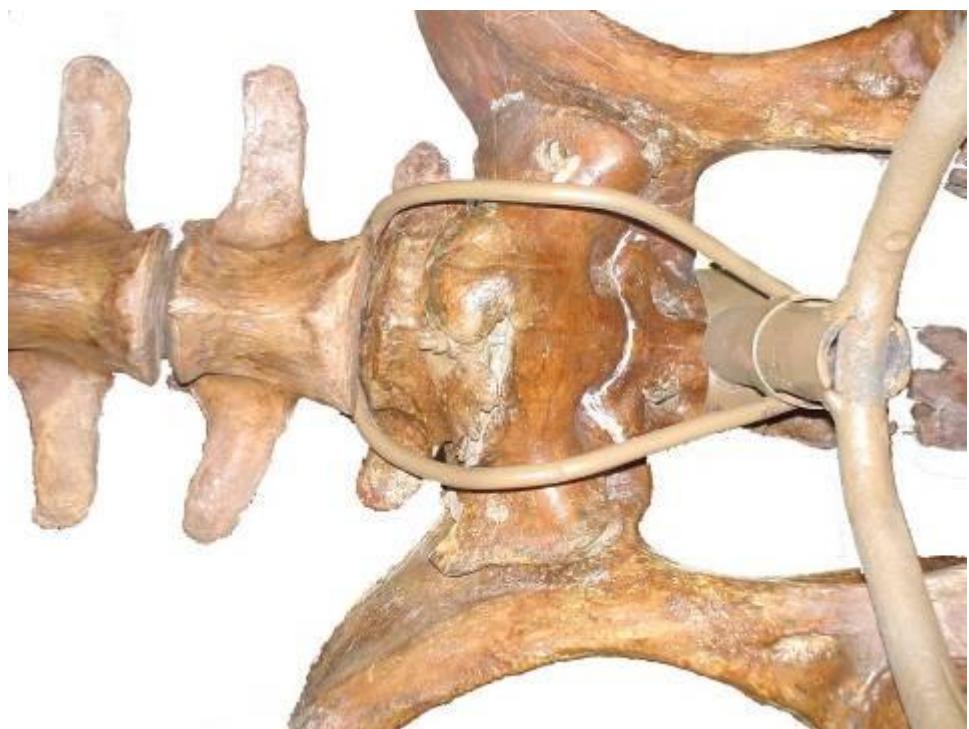


Рисунок 60 – Осифицирующий артроз в пояснично-крестцовой области на скелете *Megaloceros giganteus* из Джамбула (Павлодарская обл.) (Шпанский, 2014а)

в целом. На метакарпальных костях бизона и гигантского оленя разрастания находятся на дорсальной стороне костей. На метатарсальных костях бизонов и лошадей разрастания расположены на латеральной стороне костей, кроме экземпляра ПМ ТГУ № 5/3265 (рисунок 61). Все эти случаи могут хорошо объясняться ударной причиной возникновения травм, с последующими воспалительными процессами, возникновением гематом и залечиванием травмы в виде костных разрастаний. Анализ морфологии аномальных костей, их внутренних изменений с помощью компьютерного рентгеновского томографа и симптоматики разрастаний позволили считать в качестве основной версии этиологии патологий – ударное происхождение травм, в отдельных случаях возможны укусы (Шпанский, Пугачева, 2015). Метаподиальные кости копытных меньше других защищены облегающими мягкими тканями от механических воздействий, так как мышечная масса на них значительно меньше, чем у более высоко расположенных костей конечностей (плечевой, лучевой, бедренной и большой берцовой), особенно передней ноги. Задние конечности значительно слабее передних, как по мышечной массе, так и по массивности длинных костей конечностей. Волосяной покров на дистальных отделах конечностей тоже значительно короче, чем на плечах (Флеров, 1979). Поэтому при ударах сила воздействия на эти кости дистальных отделов конечностей была большой. Наиболее вероятной причиной травмирования автору представляется нападение крупного хищника, скорее всего, льва.

Добраться до шеи рогатого животного (бизона, благородного или гигантского оленя) сразу было непросто – у добычи была защита в виде мощных рогов, которыми они могли дать отпор нападающему. У бизонов (и, вероятно, у гигантского оленя) шею прикрывала мощная грива (рисунок 62). Мощный шерстяной покров на плечах и шее бизонов делал эту часть тела неуязвимой для хищников. Поэтому традиционный для современного африканского льва способ нападения (с запрыгиванием на спину жертве или захватом шеи) был не эффективным – пасть хищника забивалась шерстью (особенно длинной в области шеи). Когти, даже пробивая шкуру, были малоэффективны из-за жировой прослойки и мощного мышечного каркаса жертвы. Захват морды и удушение животного возможно только, когда жертва пассивна, не находится в движении. Поэтому жертву, сначала необходимо остановить. Подобную атаку подробно реконструирует Р. Гатри (Guthrie, 1990) по замороженному трупу бизона «Blue Babe», найденного на Аляске. У бизона действительно имеются серьезные повреждения лицевых костей черепа (отмечены сгустки крови в морде бизона, т.е. сердце продолжало качать кровь, а значит, повреждение было прижизненным), т.е. хищник проводил удушение жертвы. При этом Гатри отмечает, что на метаподиях бизона имеются царапины, которые, вероятно, являются следами ударов лапой льва по ногам жертвы.

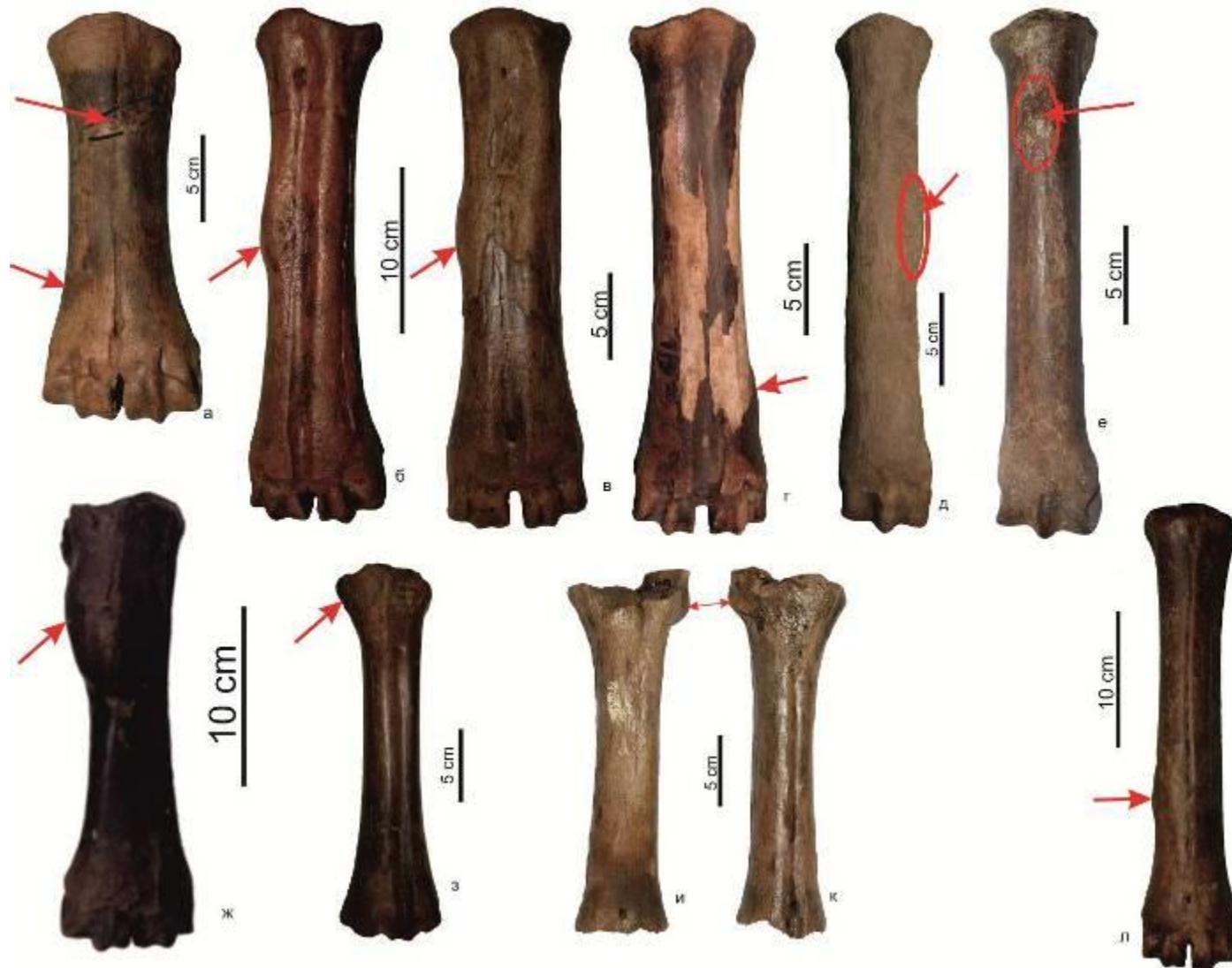


Рисунок 61 – Некоторые случаи патологий на метаподиальных костях копытных, связанные с травматическими повреждениями дистальных отделов конечностей: *Bison priscus*: а – метакарпальная кость ПМ ТГУ 5/3386, Красный Яр (Томская обл.); б-г, ж-к – метатарсальные кости ПМ ТГУ 5/3264, 5/4283, 5/5226, 5/3265, 5/3263, 5/2485 (и – вид с плантарной стороны, к – вид с дорсальной стороны) Красный Яр (Томская обл.); метатарсальные кости *Equus ex gr. gallicus*: д – ПМ ТГУ 5/5413, Красный Яр (Томская обл.); е – ОМК 15914/3 ПК 2256, Усть-Ишимский район (Омская обл.); л – метакарпальная кость *Megaloceros giganteus* ПМ ТГУ 5/3377, Красный Яр (Томская обл.) (Шпанский, Пугачева, 2015)

Условия среды обитания пещерного льва в пределах Западно-Сибирской равнины также имели свою специфику по сравнению с африканскими саваннами. На огромных открытых пространствах Западно-Сибирской равнины, с широко развитыми тундро-степными ландшафтами, охотничья стратегия пещерного льва отличалась от охотничьей стратегии современного африканского льва. Подкрадывание и атака с короткой дистанции из засады были особенно затруднительными в холодное время года. В зимний период травостой становился очень разреженным, примятым, а движение хищника более заметным. По мнению автора, наиболее вероятной охоты *Panthera spelaea* на крупных копытных была в виде атаки с дистанции в несколько десятков метров. Это вызывало необходимость преследования добычи, и соответственно – атаку хищником сзади и на ноги жертвы, чтобы ее остановить и обездвижить. На более скоростные способности пещерных львов указывают некоторые морфофункциональные особенности (см. раздел 4.2). Локализация распространения патологий на метаподиальных костях копытных показывает, что удары по задним конечностям (у бизонов и лошадей) происходили на высоте от 30 до 50 см от поверхности земли, а по передним конечностям (у бизона и гигантского оленя) от 30 до 35 см (рисунок 62).

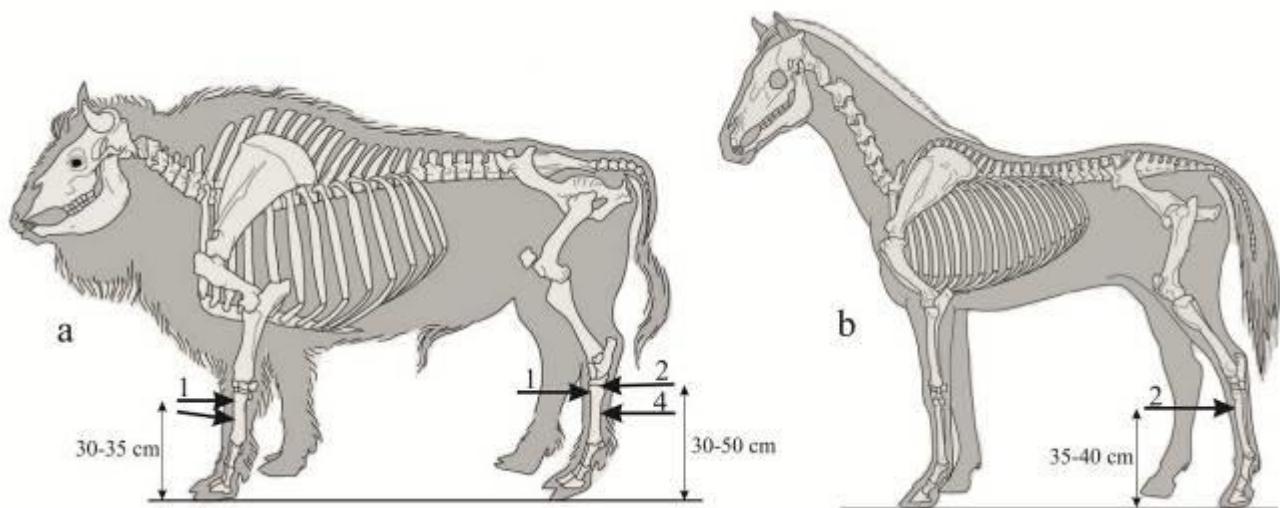


Рисунок 62 – Схема расположения патологий по отношению к скелетам бизона (а) и лошади (б). Цифры над стрелками обозначают количество отмеченных случаев патологий в данной части скелета. В сантиметрах обозначено расстояние от поверхности земли до мест расположения патологий

Наблюдения за охотами современных африканских львов в национальных парках Крюгера и Серенгети показывают, что только каждая третья или четвертая охота бывает удачной, в остальных случаях жертвы выживают (Strauss, Rook, 2013). Изученные автором экземпляры свидетельствуют, что и у пещерного льва не все охоты были удачными и некоторые копытные пережили нападение и, получив тяжелую травму, смогли после этого прожить достаточно

долго. Косвенным подтверждением, что описанные патологии являлись свидетельствами неудачных охот пещерных львов, может служить принадлежность всех описанных экземпляров самцам. Самцы из-за более крупных размеров и более мощного скелета могли выживать после нападения льва.

Остеопороз

Случай очень сильного проявления остеопороза установлен на поясничном позвонке мамонта ПМ ТГУ 5/5357 из Красного Яра (Томская обл.). Позвонок принадлежит крупному взрослому животному. На нем наблюдается сквозное развитие остеом в разных направлениях (рисунок 63). Размер отверстий достигает 2-3 см в диаметре.



Рисунок 63 – Проявление остеопороза на поясничном позвонке мамонта ПМ ТГУ 5/5357, Красный Яр (Томская обл.): 1 – вид спереди, 2 – вид сзади, 3 – вид слева, 4 – вид справа, 5 – вид сверху

Срастания костей конечностей

Случаи срастания костей в суставах повышенной подвижности (анкилозы) у ископаемых млекопитающих довольно редки. Вероятно, это связано с гибелью животных на ранних стадиях развития подобных изменений, так как они значительно ограничивают подвижность, а значит и выживаемость животных. А ранние стадии развития патологических изменений могут быть мало заметными для палеонтологов. Полное срастание дистального эпифиза правой плечевой кости с проксимальными концами лучевой и локтевой костей у мамонта (*Mammuthus primigenius*) отмечено на образце из Омского Прииртышья (рисунок 64). Нога принадлежит взрослому животному, а степень оссификации сустава очень высокая. После гибели животного область локтевого сустава была погрызена крупным хищником, в результате чего некоторые особенности срастания уничтожены. Аналогичный случай зафиксирован в позднепалеолитической стоянке Костенки 1 (Воронежская обл., возраст по ^{14}C – 22300 ± 200 лет; Кузьмина, Праслов, 1992). Животное ходило, не сгибая левую переднюю ногу. Индивидуальный возраст этого животного предположительно 20-30 лет. Оба срастания произошли, вероятно, из-за сильных повреждений суставной сумки, вследствие травмы (удара или укуса) и развития артроза сустава.



Рисунок 64 – Срастание правых плечевой, локтевой и лучевой костей мамонта в локтевом суставе; Омская область (ОМК; фото А.А. Бондарева)

Уникальный экземпляр (ПМ ТГУ 1/337) из Хакасии, описан автором (Shpansky et al., 2015). Он представляет собой срастание левых большой и малой берцовых костей, астрагала и пятончной кости у *M. trogontherii chosaricus* с анкилозированием голеностопного сустава в единую общую костную структуру с последующим окостенением. Проведенные исследования показали, что животное в подростковом возрасте получило вальгусный подвывих.

Фиксирование голеностопного сустава при срастании произошло в ненормальном положении. Наиболее сложным является положение астрагала и пятончной кости, как между собой, так и по отношению к большой берцовой кости. По положению обнаженной медиальной фасетки на дистальном конце астрагала можно предположить, что кость имеет поворот относительно

продольной оси большой берцовой кости в латеральную сторону (рисунок 65). Пяточная кость смещена в латеральную сторону и срослась с малой берцовой костью.

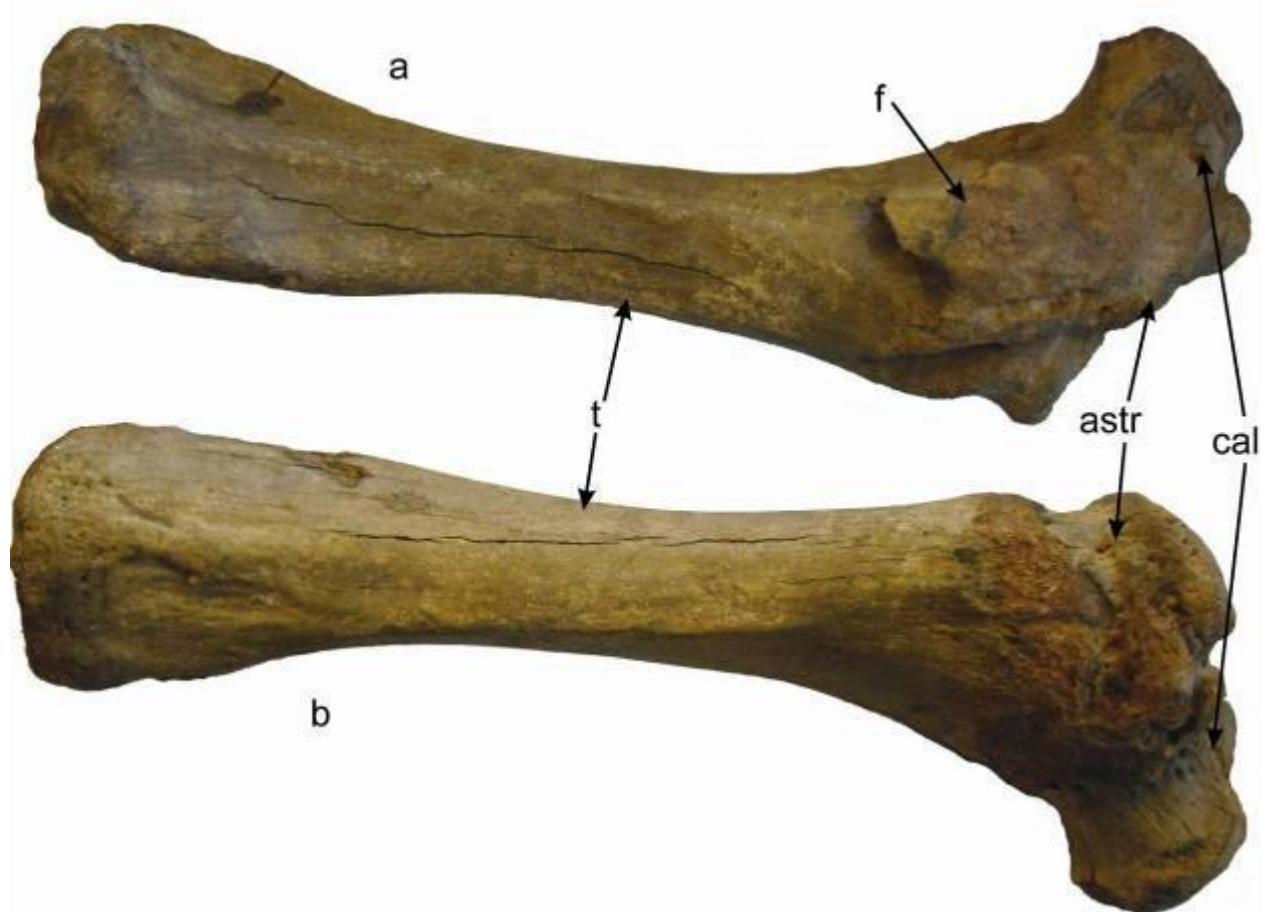


Рисунок 65 – Срастание голеностопного сустава у *M. trogontherii chosaricus* (ПМ ТГУ 1/337): а – вид с латеральной стороны; б – вид с медиальной стороны; т – большая берцовая кость; ф – малая берцовая кость; астр – таранная кость; кал – пяточная кость (Shpansky et al., 2015)

Исходя из морфологических особенностей изученного экземпляра, автору представляется наиболее вероятным следующий сценарий травмирования животного и протекания болезни. Мягкие ткани стопы задней конечности полузвройской особи (подростка, в возрасте 12-15 лет) были глубоко травмированы, вероятно, с рассечением до капсулы голеностопного сустава. В результате травмы, вызванной, возможно, падением (проваливанием?) и сопровождавшейся сильным ударом или защемлением стопы, животное получило сильный подвывих стопы со смещением пятитной кости и астрагала, разрывом связок (данных о консолидированном переломе не выявлено). Рана в последствие нагноилась, затем в воспалительный процесс были вовлечены суставные хрящи голеностопного сустава и мягкие ткани межберцового сочленения. Эти процессы развивались достаточно быстро, в первые полгода после травмы. Несмотря на такое массивное гнойное осложнение травмы, животному удалось выжить, выздороветь и пользоваться поврежденной конечностью до смерти в «престарелом возрасте». О достижении

старческого возраста свидетельствует развитие костного анкилозирования между дистальным эпифизом большой берцовой, таранной, пятоной и малой берцовой костями, что занимает несколько лет. Уплощение медиальной фасетки проксимального эпифиза большой берцовой кости, прогибание латеральной фасетки, стертость сагиттального гребня разделяющего фасетки, истончение субхондральных пластинок (развитие этих изменений занимает несколько десятков лет). Но выжить слон мог только при условии получения достаточного питания и воды, в противном случае, он либо умер от голода, либо истощенное животное стало жертвой хищников. Поэтому можно предположить, что травма была получена весной, когда уже был доступен обильный травостой и вода в жидким виде. Сходное выживание трогонтериевого слона с серьёзной травмой предполагается E.A. Clarke и A.E. Goodship (2010) для экземпляра из Вест Рантона (Великобритания). У него, отмечен вывих в коленном суставе правой ноги.

Переломы

Уникальный экспонат *Mammuthus primigenius* хранится в Колпашевском краеведческом музее (Томская обл.) (рисунок 66). Образец представлен срастанием шестого и седьмого шейных позвонков с первым грудным и обоими первыми ребрами и левым вторым ребром. Дистальные концы первых ребер срослись между собой и с первым сегментом грудины. Срастание развито с левой и вентральной стороны позвоночника. Невральные дуги и края тел позвонков с дорсальной и правой сторон не сросшиеся, но в местах сочленовных площадок прилегают очень плотно друг к другу (зазор от 0 до 1 мм). Первое правое ребро зафиксировано в соответствующих сочленовных выемках позвонков, но прирастания к ним отсутствует. Это ребро фиксируется за счет прирастания дистального конца. Вентральное разрастание компакты, в виде синдесмофитов и мостиков, связывающих тела позвонков, выходит за пределы сохранившихся трех позвонков как в сторону пятого шейного позвонка (длина отростка 44 мм), так и в сторону второго и, вероятно, даже третьего грудных позвонков (длина сохранившейся части отростка – 87 мм). Каудальная часть синдесмофитов обломана, поэтому полная их длина не известна. На сломе видна хорошо развитая губчатая ткань, составляющая синдесмофиты. Прирастания тела второго грудного позвонка к этим отросткам не произошло (следов отломленной костной ткани в этом месте не отмечено). Во всех местах срастаний хорошо заметны прободения костной ткани и линейно (вдоль позвоночника) расположенные гребни, бугры и желобки. Значительной деформации подверглись левые ребра, тела ребер увеличены, проксимальные концы в области головок сращены между собой, наиболее сильное изменение претерпело первое ребро. На дистальном конце первого левого ребра открывается отверстие канала, идущего внутри ребра. По нему гнойные процессы (массы) распространялись из очага (область сочленения первого левого ребра с позвонками) вниз к сочленению ребра с грудиной.

По локализации области наибольших изменений можно сделать предположение, что патология возникла в результате перелома первого левого ребра вследствие сильного удара.



Рисунок 66 – Срастание позвонков и ребер у мамонта, Колпашевский краеведческий музей (Томская обл.): слева – вид сзади; справа – вид сбоку

Переломы ребер у слонов фиксируются довольно часто, на месте перелома может формироваться ложный сустав с утолщением места слома, например у *M. trogontherii trogontherii* из Азова 2 или у *M. trogontherii chosaricus* из Астраханской обл. (рисунок 67). В целом, можно предположить, что травмирование грудной клетки слонов происходило в результате «турнирных боев» самцов в сезон размножения (рисунок 68). У современных африканских слонов наблюдаются очень серьезные стычки, сопровождающиеся как лобовыми столкновениями, так и многочисленными боковыми ударами бивнями в плечевую область тела.

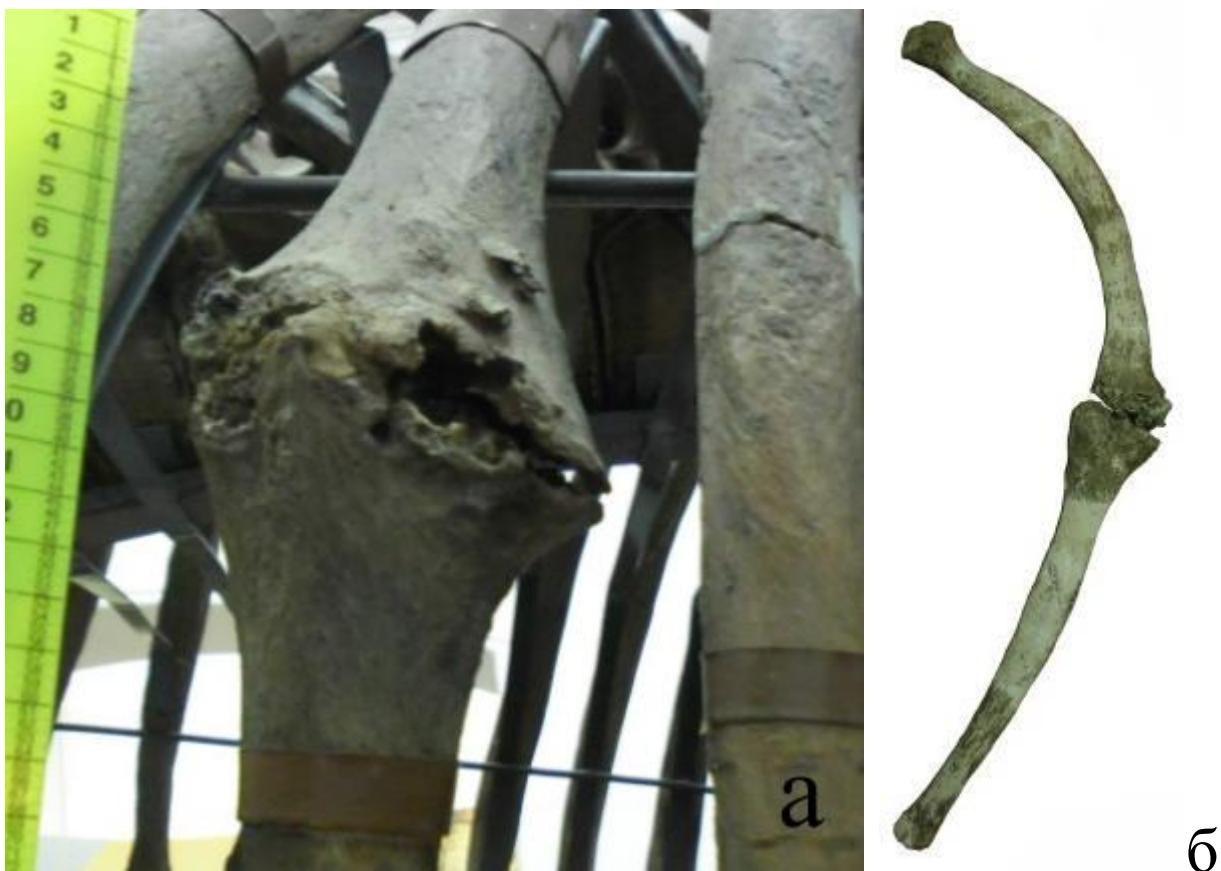


Рисунок 67 – Переломы ребер у слонов с формированием ложного сустава: а – скелет *M. trogontherii chosaricus*, Астраханский музей-заповедник (фото М.В. Головачёва); б – ребро от скелета *M. trogontherii trogontherii* Азов 2, Азовский музей-заповедник (Ростовская обл.)



Рисунок 68 – Гравюра борющихся мамонтов, Ля Мадлен (Франция) (Ларичев, 1990)

Не исключено, что возникновение смещения (прижизненного перелома?) на альвеолярной части бивня самца (рисунок 72б) также связано с сильным ударом в лицевую часть черепа, в область предчелюстных костей и альвеол бивней, вызвавшим их травмирование. Формировавшийся бивень вместе с костями альвеолы получил повреждение с поперечным смещением, которое было зафиксировано при его дальнейшем росте.

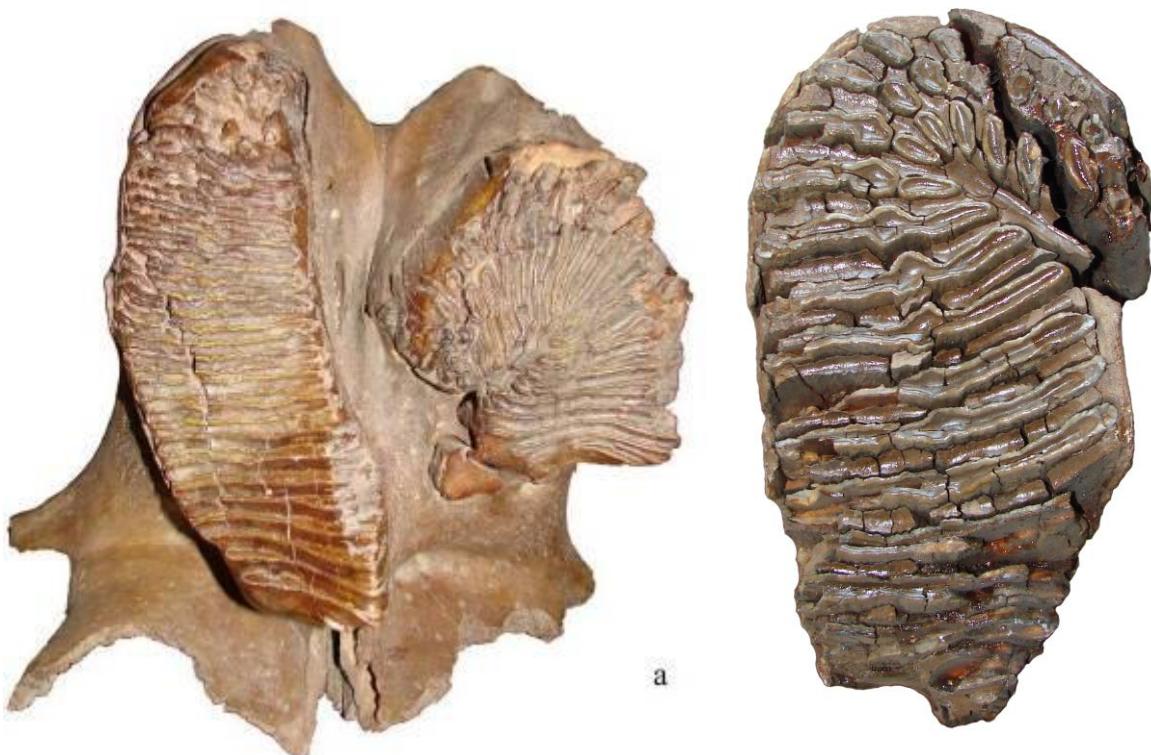


Рисунок 69 – Зубы мамонтов с аномальным строением из-за задержки смены: а – верхняя челюсть с М3 (ПМ ТГУ 1/36) (Мащенко, Шпанский, 2005); б – оклюзальная поверхность М3 (Якутия) (Шпанский, 2014б)

Аномалии строения зубов

Значительное количество разнообразных отклонений от нормального развития зубов у слонов описано в работе Е.Н. Мащенко и А.В. Шпанского (2005). Центральное место занимает описание аномального строения правого верхнего М3 и нижних m_3 в черепе и нижней челюсти *Mammuthus primigenius* (ПМ ТГУ 1/36 и 1/57) из Томского Приобья. Аномалия строения зубов (особенно верхнего) выражена в сильном изгибе коронки, в результате чего пластины М3 расположены веерообразно (рисунок 69а). В результате внутренний дистальный конец, вплотную прижат к внутреннему мезиальному концу коронки. Межпластинный промежуток на внутренней стороне коронки очень небольшой или отсутствует (пластины вплотную прижаты друг к другу). От внутренней стороны коронки к ее внешней стороне, межпластинный промежуток увеличивается и имеет максимальное значение на наружной стороне. Сходное строение имеет изолированный М3 из Якутии (Шпанский, 2014б). Эти аномалии зубов обусловлены задержкой смены предыдущих зубов ($M1/m1 - M2/m2$), при котором недостаток пространства внутри альвеол, при формировании зубов вызывает деформацию зубов последующих смен. Можно предположить, что описанные аномалии не являлись причинами гибели мамонтов. Их формирование охватывало длительный период времени от начала минерализации зуба, до завершения его формирования и его частичного стирания. Однако, судя по компенсаторным изменениям не аномальных зубов, морфологические изменения все же затрудняли пережевывание корма.

Еще один вариант аномальной формы оклюзальной поверхности зубов возникает в случае неправильного прикуса, когда в верхней или нижней челюсти отсутствует противостоящий зуб. В этом случае оклюзальная поверхность зуба, частично попадающего на пустое пространство в противостоящей челюсти, начинает стираться под неправильными углами (рисунок 70б). Альвеола утерянного зуба начинает затягиваться, боковые стенки заглаживаются, а соседние зубы частично смещаются навстречу друг другу, сокращая свободное пространство (рисунок 70а). Потеря верхних зубов, как правило, происходит из-за травм в лицевом отделе черепа.



Рисунок 70 – Аномалии строения зубных рядов у копытных: а – левая ветвь нижней челюсти *Megaloceros giganteus* из Григорьевки (Павлодарская обл.), утрачен $m1$ (Шпанский, 2011); б – неправильное стирание верхнекоренного зуба *Equus ex gr. gallicus*, Красный Яр (Томская обл.)

Отклонения в биологическом развитии. Генетические нарушения

Необычные отклонения в развитии отмечены автором на двух костях, принадлежащих взрослым особям *Coelodonta antiquitatis* из Красного Яра (Томская обл.). На метакарпale III (ПМ ТГУ 5/2724) с пальмарной стороны расположена крупная овальная ямка (рисунок 71а). У нормальных костей эта поверхность ровная. На пятонной кости (ПМ ТГУ 5/5253) расположена глубокая ямка между медиальными краями внутренней астрагальной (сустентакулярной) и коракоидной фасетками (рисунок 71б). У нормальных экземпляров эта ямка отсутствует. Следов болезненных или посмертных изменений на костях не выявлено.



Рисунок 71 – Метакарпальная (ПМ ТГУ 5/2724) и пятчная (ПМ ТГУ 5/5253) кости *Coelodonta antiquitatis* из Красного Яра (Томская обл.) с отклонениями в развитии

Анализ бивней с патологиями с севера Якутии показал, что они принадлежали животным, жившим как в криохроне, так и в термохроне позднего неоплейстоцена (Николаев и др., 2017). При этом, биохимический анализ здоровых бивней и с патологиями выявил значительные различия по ряду элементов (Zn, Cs, Zr, Sr, Rb) и оксидов (Na₂O, MgO, SiO₂, Al₂O₃, MnO, Fe₂O₃). По мнению авторов исследования, «застывшие аномалии (в строении – А.Ш.) связаны с нарушениями физиологии у конкретных особей и не связаны с переходами климата от теплых эпох к холодным, и наоборот» (Николаев и др., 2017; с. 88). В коллекциях ТОКМ и ПМ ТГУ также есть бивни с патологическими изменениями. На одном бивне (тонкий, вероятно, принадлежал самке) отмечены каверны на наружном слое в зоне выхода бивня из альвеолы и продольная складкообразная деформация наружного слоя (рисунок 72а). На втором (ПМ ТГУ 1/78, диаметр большой, вероятно, принадлежал самцу), в альвеолярной части бивня отмечено поперечное смещение (рисунок 72б). В целом В.И. Николаев с соавторами отмечают, «что патологии бивней не являются теми факторами, которые увеличивают или уменьшают выживаемость и в значительной степени они «нейтральны», а особи с нарушением развития бивней доживали до глубокой старости» (Николаев и др., 2017; с. 88).



Рисунок 72 – Бивни мамонтов с патологическими изменениями: а – бивень с отклонениями в развитии (ТОКМ), б – бивень с прижизненным переломом в альвеолярной части (ПМ ТГУ 1/78). Стрелками обозначены места деформаций и каверны на наружном слое

4.3.2 Анализ распределения патологий по причинам возникновения, видовой принадлежности и геологическому возрасту

Кратко изложенный материал показывает, что плейстоценовые крупные млекопитающие были подвержены ряду заболеваний. Некоторые заболевания отразились на костях скелета и проявления этих заболеваний сохранились в ископаемом состоянии. На основе изученного материала можно сделать некоторые обобщения по причинам возникновения и частоте встречаемости некоторых патологических изменений:

1. Причины, характер протекания и проявления патологических изменений на костях четвертичных млекопитающих различен. По, имеющемуся в распоряжении автора, ископаемому материалу можно выделить две группы причин возникновения патологических изменений (по факторам воздействия) на костях млекопитающих: биотические и абиотические. При этом, сами патологии могут иметь болезненное или травматическое происхождение. Болезненные в свою очередь могут быть разделены на отклонения в биологическом развитии (генетические), вирусно-бактериальные (инфекционные) и возрастные (старческие). Болезненные патологии могут вызываться как биотическими причинами, в первую очередь травмами, так и абиотическими причинами – сырость пещер, минеральное обеспечение и т.д. Наиболее часто встречающиеся патологии (на примере местонахождения Красный Яр, Томская

обл.; рисунок 73) имеют травматическое происхождение (62,5% случаев из общей численности патологий), реже фиксируются возрастные (25%), отклонения в развитии (генетические) (9,4%) и вирусно-инфекционные (3,1%). Общая численность изучавшихся остатков составляет 5561 экземпляр от 20 видов крупных млекопитающих.

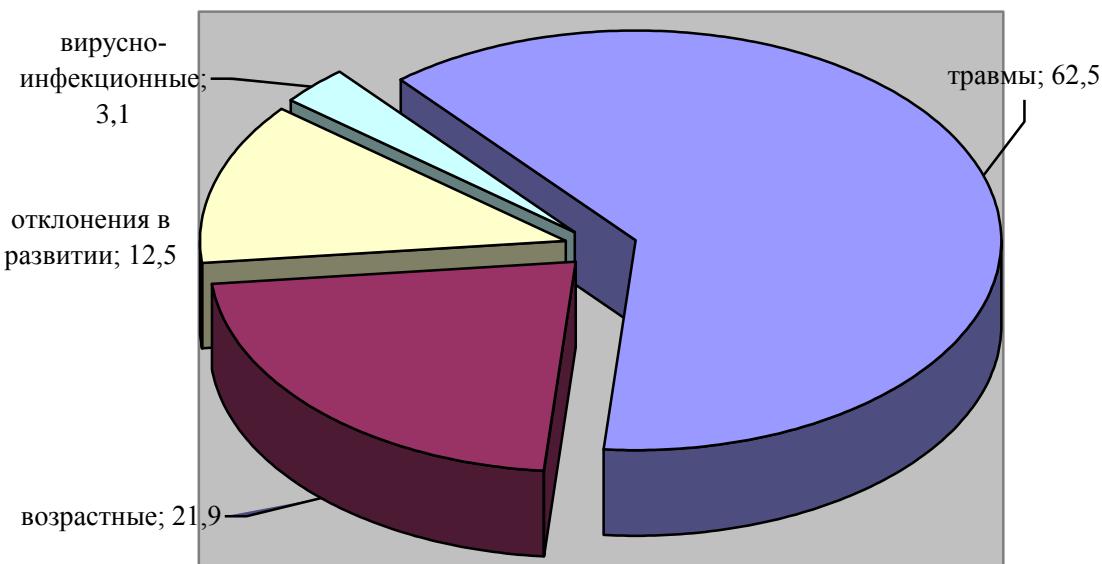


Рисунок 73 – Распределение частоты встречаемости костей крупных млекопитающих с аномальным строением (в %) по основным причинам происхождения, на примере местонахождения Красный Яр (Томская обл.)

Выявленные автором случаи патологических и аномальных изменений, на костях краинального и посткраинального скелета четвертичных крупных млекопитающих, позволили установить следующие заболевания⁷ этих костей: анкилозы, оссифицирующий периостит, остеопороз, склерозирующий остеомиелит, переломы, подвывихи, задержка в смене зубов у мамонтов, аномальное развитие некоторых костей, разрастания эпифизарных отделов и компактной части кости в результате травмирования (Таблица 21). Отдельно автором выделена группа не болезненных проявлений, связанных с абиотическими факторами среды обитания. К ним автором отнесены следующие изменения: стирание бивней мамонтов и рогов шерстистого носорога при питании; прижизненные переломы бивней с последующим затиранием места слома (эти случаи рассмотрены в разделе 4.2). Ниже кратко разобраны некоторые случаи патологических изменений на костях ископаемых млекопитающих из местонахождений Западной Сибири и других регионов.

⁷ Для костей верблюда *Paracamelus alexejevi* Нав. И.Я. Яцко (1962) установлено значительное количество (до 62% (54 случая) от всех описанных) случаев кариеса туберкулезного происхождения. В наших сборах достоверных проявлений этого заболевания не обнаружено.

Таблица 21 – Основные типы патологических изменений и аномальных проявлений, зафиксированные на костях у четвертичных крупных млекопитающих (по данным автора)

Основные причины	Заболевания и патологические состояния			Травм(ы)атические	Не болезненные изменения из-за абиотических факторов среды
	Отклонения (аномалии) в биологическом развитии (генетические)	Вирусно-бактериальные (инфекционные)	Возрастные (старческие) (дегенеративно-дистрофические)		
Проявления	Деформированные зубы мамонтов (задержка в развитии)	Остеофиты на позвонках мамонтов (крючки)		Переломы и вывихи костей с последующим срастанием или возникновением ложного сустава	Стирание бивней мамонтов и рогов шерстистого носорога при питании
			Остеопороз позвонков		
			Срастания костей (анкилозы)		
	Нарушения зубной системы (дополнительные или смешанные зубы)	Срастания тел и отростков позвонков		Деформации костей черепа, потеря зубов, изменения формы жевательной поверхности	Прижизненные переломы бивней с последующим затиранием
	Морфологические отклонения в строении (выемки в пяткочной и метаподиальной костях носорога)	Остемиелиты (пятка мамонта с разрастаниями и отверстиями)	Ревматоидные изменения у пещерных медведей (в Западной Сибири не известны)	Разрастания компактной части кости от удара или укуса, вплоть до внутреннего изменения кости (оссифицирующий периостит)	Опережающее стирание дентина на зубах мамонта (из-за питания ветками?)

2. Установленные патологии обнаружены на костях, принадлежащих взрослым или старым особям не зависимо от времени их проявления. Это говорит о том, что они не являлись причиной гибели животных. Исключение составляют три случая – один с разростанием проксимального эпифиза метатарсальной кости бизона и два случая с мамонтами: 1) верхний зуб, вывалившийся из челюсти, привел к смерти животного (Шпанский, 2014б); 2) поперечное смещение бивня в зоне роста, является следствием серьезного повреждения лицевого отдела черепа, как минимум в области альвеолы бивня, что привело к гибели животного. Тем не менее, даже эти случаи показывают, что гибель этих особей не наступила немедленно и животные продолжали жить еще достаточно продолжительное время, вероятно, несколько месяцев.

3. Патологические проявления зафиксированы у различных видов крупных млекопитающих, что говорит об отсутствии избирательности или выборочности. При этом типология патологических изменений у разных видов, вызванная одинаковыми причинами имеет сходные проявления.

4. В крупном многовидовом местонахождении Красный Яр (Томская обл.) выявлено значительное количество костей с аномальным строением для нескольких видов млекопитающих. Это позволяет автору сделать весьма приблизительный анализ частоты встречаемости патологий для некоторых видов млекопитающих (Таблица 22).

Частота зафиксированных патологических проявлений в многовидовых местонахождениях (Красный Яр и Григорьевка) составляет ~0,58-0,6% от общей численности

остатков (Таблица 22; на примере местонахождения Красный Яр, Томская обл.). Соотношение числа костей с аномальным строением к общей их численности по отдельным видам составляет от 0,45% у лошадей, до 0,97% у лосей. Достаточно высокая частота патологических изменений, зафиксированная у лосей, может быть связана с их биотопической приуроченностью к закрытым ландшафтам, где уровень травматизма мог быть выше из-за наличия различных препятствий. Наибольшее количество патологически измененных костей (по разным местонахождениям) принадлежат бизонам, лошадям, мамонтоидным слонам, шерстистым носорогам, лосям. Частота встречаемости костей с аномальной морфологией вполне коррелируется с общей частотой встречаемости остатков данного вида.

Таблица 22 – Соотношение количества костей с патологиями к общей численности у крупных млекопитающих из местонахождения Красный Яр (Томская обл.)⁸

Виды	Количество костей с патологиями	Общая численность костей	%
<i>Mammuthus primigenius</i>	3	564	0,53
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	2	431	0,46
<i>Equus ex gr. gallicus</i>	5	1112	0,45
<i>Bison priscus</i>	16	2325	0,69
<i>Megaloceros giganteus</i>	2	254	0,79
<i>Alces alces</i>	4	414	0,97
Всего в местонахождении	32	5561	0,58

Наиболее частыми являются патологии на позвонках и дистальных отделах конечностей (метаподиальных и пяткочных костях и фалангах), в меньшей степени встречаются патологии на других костях скелета. Сходное распределение было получено И.Я. Яцко (1962) на большом костном материале для *Paracamelus alexejevi* из Одесских катакомб. Это связано с преобладанием патологий имеющих исходное травматическое происхождение.

5. Геологический возраст образцов с патологиями различен (рисунок 74). Частота их выявления вполне коррелируется с общей частотой встречаемости образцов данного возраста. Максимальное количество случаев аномального строения костей выявлено для местонахождений каргинского и сартанского возраста.

6. По мнению автора, ни частота встречаемости, ни разнообразие, ни причины патологических изменений не имеют прямой корреляции с динамикой природных условий в четвертичном периоде и не могут являться причиной вымирания тех или иных таксонов. Появление патологий не связано с экологическим кризисом конца плейстоцена – начала голоцене. Другое мнение высказано С.В. Лещинским (2016), который проводит прямую связь

⁸ Еще более высокая доля, 97 случаев из 2765 костей (3,5%) патологических изменений отмечена И.Я. Яцко (1962) у плиоценового *Paracamelus alexejevi* из Одесских катакомб. Меньшее соотношение (0,28%) отмечено для *Cervus elaphus* и *Rhinoceros* sp. из Бинагадинского местонахождения (Гаджиев, Гаджиев, 1951, 1955а).

между возникновением патологических изменений на костях мамонтов и изменениями среды обитания.

Четвертичная								Система	
Неоплейстоцен								Голоцен	Раздел
Нижнее	Среднее		Верхнее				Современное	Звено	
	Тобольский	Самаровский-Тазовский	Казанцевский	Ермаковский	Каргинский	Сартанский	Современный	Горизонт	
787	427	301	127	71	57	24	11	Тыс. лет	
Усть-Тарка <i>Mammuthus trogontherii</i> трагонтерий	Шишкин Лог <i>Mammuthus trogontherii</i> трагонтерий	?	Красный Яр (Новосибирская обл., слой 6) <i>Bison priscus</i>	?	Джамбул (43,6) <i>Megaceros giganteus</i> Красный Яр. (Томская обл.: 38-45) <i>Bison priscus</i> ; <i>Megaceros giganteus</i> ; <i>Mammuthus primigenius</i> ; <i>Crocuta antiquitatis</i> ; <i>Equus ex gr. gallicus</i> Коппашево <i>Mammuthus primigenius</i>	Луговское (10,2-18,5) <i>Mammuthus primigenius</i> Вочная Грива (11-18) <i>Mammuthus primigenius</i> . Красноярская курья (19,7) <i>Mammuthus primigenius</i> Шестаково (18-25,7) <i>Mammuthus primigenius</i>	?	Местонахождения (тыс. лет). виды с патологией	
Пятирыжск <i>Mammuthus trogontherii</i> трагонтерий	Тригорьевка <i>Cervus elaphus</i>								

Рисунок 74 – Распределение патологий по геологическому возрасту из местонахождений Западно-Сибирской равнины

4.4 Взаимодействие палеолитического человека с мамонтовой фауной на территории Западно-Сибирской равнины

Этот вопрос активно обсуждается как в научном мире, так и в обществе, поэтому автор не мог его проигнорировать. Для анализа взаимоотношений палеолитического человека и крупных млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины автор использует данные по морфологии ископаемых млекопитающих, тафономии местонахождений остатков млекопитающих и артефактов. Найдки артефактов на палеолитических памятниках, а иногда и собственно антропологического материала представляют прямые свидетельства существования мамонтовой фауны и палеолитического человека. А соответственно, вопросы совместного их обитания в определенных условиях Западно-Сибирской равнины и взаимоотношения между человеком и окружающей средой являются весьма важным и непростым.

Остатки палеолитического человека на территории Западно-Сибирской равнины уникальная редкость, в виде единичных костей они известны из нескольких местонахождений: Соловинная Лука около г. Барнаула (р. Алей, Алтайский край), Шестаково (Кемеровская обл.), Лиственка, Афонтова гора (Красноярский край) и Байгара на р. Иртыш в 40 км юго-восточнее Тобольска (Тюменская обл.) (Kuzmin et al., 2009). Несколько зубов найдено в пещерах Горного Алтая, несколько костей обнаружены около г. Красноярска и г. Иркутска. При этом, находка в Байгаре самая северная (58° с.ш.) и самая древняя (даты по ^{14}C дают 40300-48100 лет).

Палеолитического человека часто называют «охотником на мамонтов». И поводом для этого являются частые находки больших скоплений костей мамонтов совместно с остатками очагов и каменными орудиями. И любая такая находка называлась стоянкой палеолитического человека (Алексеева, 1980; Пидопличко, 1969, 1976; Пучков, 1992 и др.). В последнее время археологи осторожнее относятся к прямой связи большого количества остатков мамонтовых костей с собственно процессом охоты на этих животных (Аникович, Аниюткин, 2001; Деревянко и др., 2003). Для оценки охотничих возможностей палеолитического человека по отношению к мамонту необходимо привести некоторые морфологические и экстерьерные особенности мамонтов. Высота взрослого животного до 3-3,5 м, вес до 5,5-7 тонн, тело покрыто густой жесткой шерстью, толщина шкуры до 2 см, толщина подкожного жира до 5-10 см, затем масса мощнейших мышц и только потом уязвимые внутренние органы (большинство которых еще спрятаны за броней ребер и лопатками, толщиной около 2-2,5 см), общая глубина нахождения которых могла быть до нескольких десятков сантиметров. Немаловажными факторами в пользу мамонтов являются отличное обоняние, слух и обитание на открытых пространствах, что лишает потенциальных охотников фактора неожиданности и возможности устройства засады, как это делали африканские охотники на слонов.

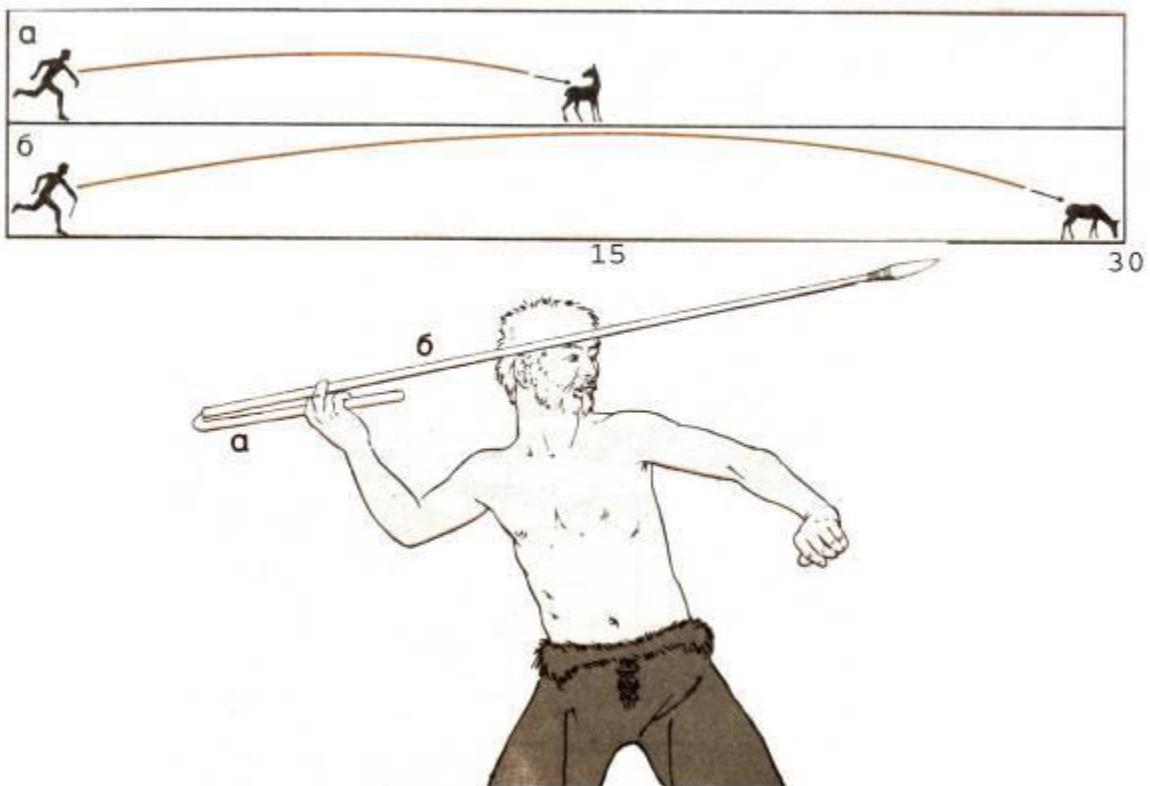


Рисунок 75 – Использование кроманьонским человеком копьеметалки (по Д. Ламберту, 1991).
Вверху сравнение убойной дистанций полета копья обычным броском и с помощью копьеметалки

Теперь рассмотрим возможности человека. Палеолитический человек изготавливал свои орудия труда и охоты из дерева, камня и кости (+рога). Дальнобойность такого оружия зависела в первую очередь от физических возможностей человека. Современный спортсмен метатель современного спортивного легкого (800 г), хорошо сбалансированного копья отправляет свой снаряд на расстояние в 80-90 м (мировой рекорд – 98,48 м). Копья и физические возможности палеолитического человека значительно уступали современным «аналогам». Тем не менее, Д. Ламберт (1991) считает, что охотник мог метнуть копье на 64 м, а фактическое расстояние, на котором можно поразить добычу, составляло около 14-15 м (рисунок 75). При этом надо учитывать, что мамонт это крупная (крупнее человека) подвижная мишень, которая вряд ли подпустит к себе ближе, чем на 20 метров. Таким образом, копье требовалось метать с большой дистанции и метить в цель, находящуюся выше человека. По законам физики летящее по дуге тело имеет самую меньшую энергию в верхней точке кривой, что также не помогало «охотнику». Кроманьонский человек придумал способ увеличить дальность полета копья. Для этого он стал использовать копьеметалки, напоминающие, по внешнему виду, палку с крючком или кожаным мешочком на конце. Древнейшие копьеметалки найденные во Франции были сделаны из кости. Копьеметалка давала удлинение человеческой руки, выигрыш в силе и в результате, расстояние, на которое летело копье, почти удваивалось и достигало 100-110 м, а убойная дистанция для животных среднего размера (сайгаки, лошади, олени) составляла 25-28 м. На территории России, пока, подобные орудия не обнаружены, но М.В. Аникович (2004) предполагает, что их могли делать из дерева. Прямой перенос способов охоты, которые применяютaborигены Африки, при добывании африканских слонов, как это делает П.В. Пучков (1992) для условий boreальной Евразии позднего неоплейстоцена, в подавляющем большинстве, не приемлемы. Невозможно выкопать яму в условиях многолетней мерзлоты, использовать яды. Даже подкрадывание, засады и загонные охоты на открытых пространствах вызывают большое сомнение. Позднее П.В. Пучков (2001) предложил «модифицированную охотничью версию», по которой палеолитические люди загоняли стада мамонтов на неокрепший речной лёд, в результате чего происходила массовая гибель животных. Их трупы переносились и сгружались рекой, объедались хищниками и падальщиками, а позднее освобожденные кости использовались для хозяйственных нужд. По мнению автора, «отложенное» использование костей мамонтов будет не эффективным, из-за весьма разнообразного «поведения» речных паводковых вод, большого количества разных тафономических вариантов захоронения трупов и их фрагментов.

Тем не менее, в 2002 году в местонахождении Луговское (Ханты-Мансийский автономный округ) А.Ф. Павлов и Е.Н. Машенко нашли грудной позвонок самки мамонта пробитый копьем (рисунок 76). По радиоактивному углероду из костного вещества позвонка

было установлено, что возраст находки около 13500 лет. Позвонок принадлежал взрослому животному, возраст которого мог быть около 23-25 лет. Высота тела самки, раненой копьем, могла достигать 220 см, вес – около 3 тонн, что было вполне типичным для этих животных в конце неоплейстоцена на севере Западно-Сибирской равнины (Машенко и др., 2006). Отверстие располагается на правой боковой поверхности позвонка, имеет конусовидную форму с вертикальным диаметром 11 мм, горизонтальным – 5,7 мм и глубиной 23,5 мм. В отверстии застряли фрагменты каменных пластинок, которые являлись элементами сложного наконечника копья или дротика. По анатомическому расположению в теле мамонта данный позвонок занимал место в середине грудной клетки (с 7 по 9 позвонок) и находился близко к области сердца и легких. Само по себе такое ранение не является смертельным – глубина проникновения наконечника в позвонок менее 2,5 см, что не дало ему там даже закрепиться. Учитывая толщину мягких тканей и анатомические особенности мамонта, можно предположить, что наконечник вошел в тело животного примерно на 20 см. Важно также, что мамонт во время нападения стоял прямо, а бросок или удар был произведен с расстояния не более 5 м и, вероятно, с применением копьеметалки. Таким образом, находка из местонахождения Луговское стала одним из немногих достоверных свидетельств охоты человека на мамонта.

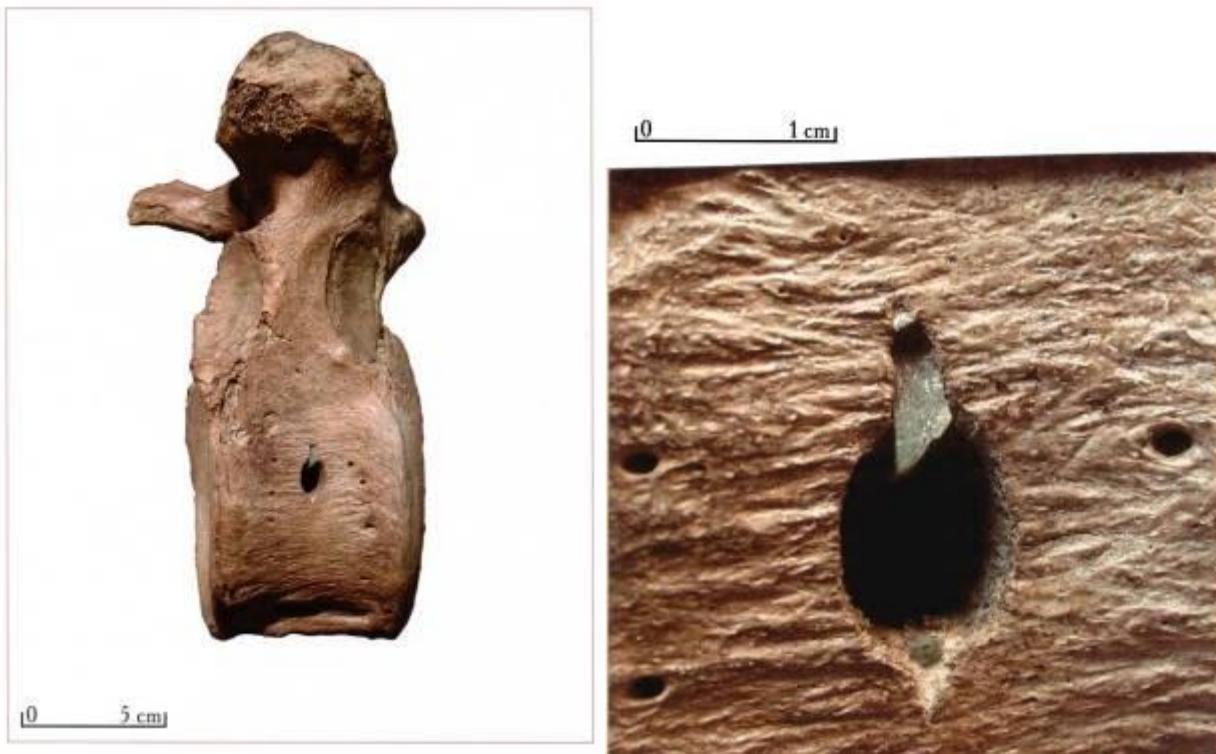


Рисунок 76 – Общий вид грудного позвонка взрослой самки мамонта и отверстие в позвонке мамонта пробитое наконечником копья или дротика (Машенко и др., 2006)

Ранее описан фрагмент кремневого наконечника, застрявший в ребре мамонта из Костёнок (Воронежская обл.) (Праслов, 1991). Новые свидетельства охоты на мамонта

представлены в местонахождении в нижнем течении р. Яны в Якутии. Здесь среди многочисленных остатков мамонтов обнаружены фрагменты лопаток и таз с торчащими фрагментами наконечников или со специфическими отверстиями (рисунок 77). Радиоуглеродный возраст остатков около 28 тыс. лет (Nikolskiy, Pitulko, 2013).

Зная особенности поведения мамонтов, социальную структуру их семейных групп и другие палеоэкологические особенности, можно предположить, что охота на целую группу мамонтов не проводилась. В исключительных случаях, стратегия охоты человека на мамонтов могла заключаться в добивании ослабших, больных или старых особей. Таким примером может служить случай в Луговском. Здесь палеолитический человек атаковал одиночного мамонта, который, возможно, увяз в заболоченном грунте и был ограничен в движении. Этим, вероятно, можно объяснить, что охотник смог нанести удар со столь близкого расстояния, не спугнув животное и не опасаясь за свою жизнь.

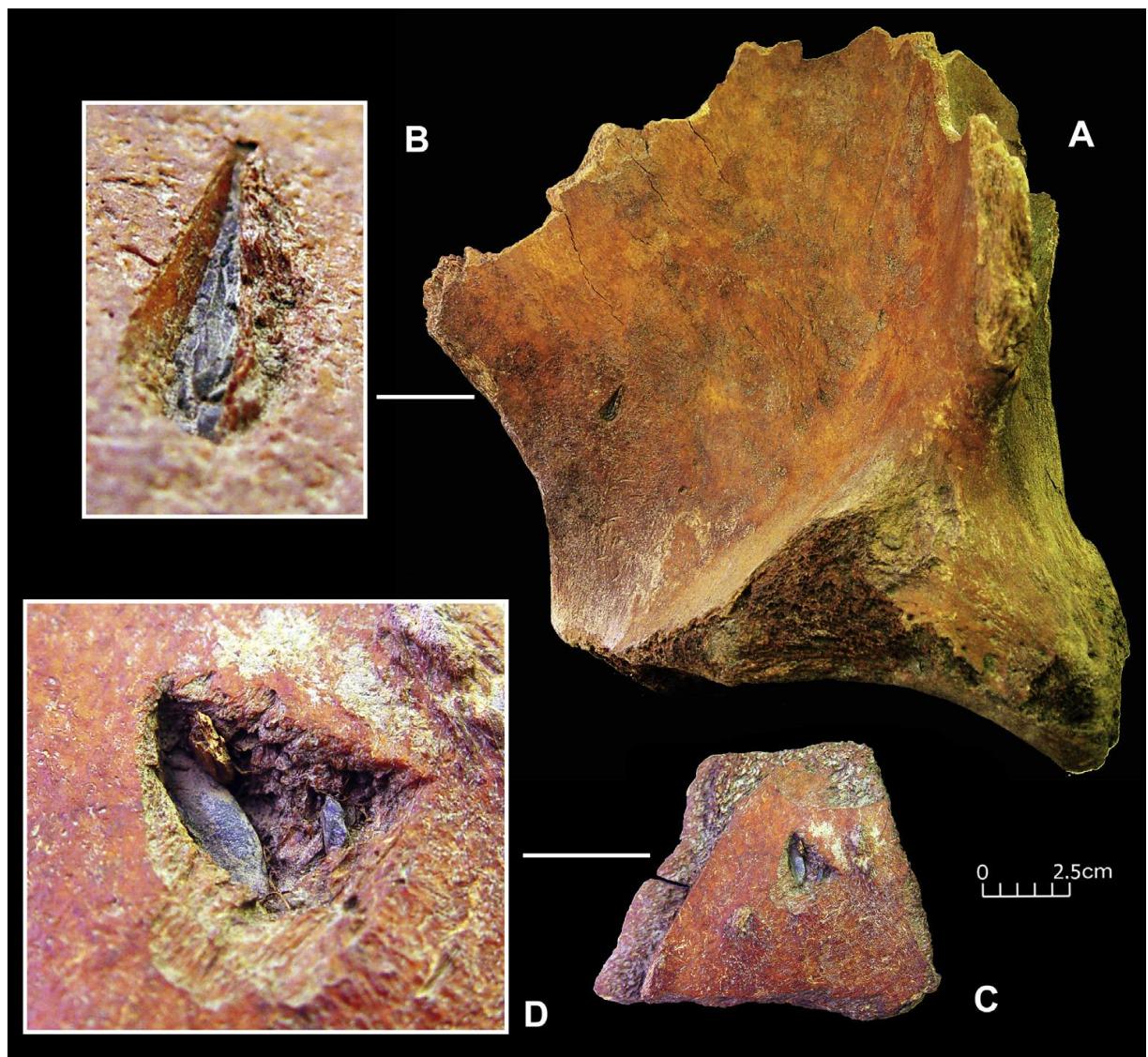


Рисунок 77 – Фрагменты лопаток мамонтов с застрявшими в них наконечниками из местонахождения на р. Яна (Nikolskiy, Pitulko, 2013)

Еще одним вопросом является цель охоты на мамонтов. Доводы археологов здесь обычно следующие – еда, использование шкур и костей в бытовых и хозяйственных целях и в первую очередь для постройки жилищ. Вкусовые качества «мамонтины» весьма сомнительны, особенно на фоне многочисленной «говядины», «сайгачатины», «коиниы» и «оленины». Шкура мамонта это очень тяжелый и грубый материал, а после высыхания или «схватывания» на морозе плохо выделанная шкура становится подобна очень толстому листу фанеры. Такая шкура, при весе в несколько десятков килограмм (до 100-200 кг в зависимости от размеров) могла завалить саму постройку.

Наблюдения над сохранностью, расположением и предметным содержанием костных остатков мамонтов, в местах их скопления, имеющих следы жизнедеятельности палеолитического человека, позволяет разделить их на два основных типа. Первые – это остатки построек, вероятно, имеющие различное назначение (Межирич, Пушкари и др.) и вторые – это естественные скопления костей (сформировавшиеся по разным тафономическим причинам) и имеющие наложенную археологию (Волчья Грива, Луговское и др.). На местонахождениях первого типа кости мамонтов имеют определенную сортировку, произведенную человеком, и подавляющее большинство остатков не имеет следов, которые указывали бы на то, что находящиеся на стоянке мамонты употреблялись человеком в пищу. При этом, часть костей несут следы специальной обработки – обточены, просверлены или даже телескопически вставлены одна в другую, что указывает на их специализированное использование (Пидопличко, 1969, 1976), но это не имеет никакого отношения к убийству мамонтов. Местонахождения второго типа, как правило, либо не имеют сортировки костного материала по анатомии и по индивидуальному возрасту, либо эта сортировка имеет естественные тафономические причины (в первую очередь перенос остатков водными потоками) (Деревянко и др., 2003; Лещинский и др., 2001, 2003, 2005; Лещинский, 2006; Шпанский, 2005б).

В противоположность остаткам мамонтов, кости других животных (лошадей, бизонов, северных оленей и др.) на палеолитических памятниках, как правило, разбиты, имеют многочисленные надрезы, насечки, говорящие о расчленении убитого животного и употреблении его в пищу. То же наблюдается и в отношении многих остатков мамонтов, когда их количество на стоянках не значительное. Этому вопросу большое внимание уделил В.И. Громов (1948). Им сделано предположение, что «наряду с охотой на мамонта, следы которой при раскопках некоторых памятников не вызывают сомнений (Афонтова гора II, Мальта, Гагарино), человек находил и использовал трупы и даже отдельные хорошо сохранившиеся костяки этого животного» (там же, с. 403). Подобные взгляды высказываются довольно часто по многим совместным местонахождениям остатков мамонтов и артефактов (Чубур, 1998;

Сергин, 2001). Например, долгое время известное крупное местонахождение остатков мамонтов и орудий палеолитического человека Волчья Грива (Новосибирская обл.) считалась палеолитической стоянкой, носящей следы массовой загонной охоты (Алексеева, 1976; Алексеева, Верещагин, 1970). Но после проведения массового радиоуглеродного датирования выяснилось, что накопление остатков мамонтов происходило в течение нескольких тысяч лет (в интервале 11-18 тыс. лет назад; Stuart et al., 2002) и не о какой одновременности смерти животных и массовых охотах не может идти речи.

Роль человека в динамике популяций крупных растительноядных в Западной Сибири была, по-видимому, весьма незначительной. При его малочисленности и неблагоприятных условиях обитания в сартанское время, палеолитический человек проникал на север в теплые сезоны – Лагерный Сад (г. Томск), Могочино, Луговское, Гари и др. Проведенный Я.В. Кузьминым (Кузьмин и др., 2001) сопряженный анализ динамики ойкумены палеолитического человека и изменений ареала мамонта в Сибири по радиоуглеродным данным показал, что «...в течение длительного времени первобытный человек сосуществовал с мамонтом». Активная охота на крупных и стадных животных в условиях открытых ландшафтов тундростепи была очень трудным и опасным занятием, а вот использование туш погибших животных, в условиях многолетней мерзлоты, вполне реально. В этом могла состоять своеобразная, очень выгодная энергетически, стратегия пищевого поиска палеолитического человека на территории Западно-Сибирской равнины. Р. Фоули (1990, с. 274-275) предполагает, что «изготовление орудий развивалось в рамках стратегии использования растительной пищи; кроме того, известно, что приматы способны охотиться на животных и поедать мясо своих жертв без помощи каких бы то ни было орудий. Орудия могли использоваться при разделке туш очень крупных толстокожих млекопитающих. Такие звери (трупы – А.Ш.), обычно неуязвимые для хищников, часто лежат нетронутыми некоторое время после смерти, так как другие животные не могут разорвать их кожу и добраться до мяса. Вероятно, что с помощью каменных орудий палеолитический человек мог первым начать разделку таких туш и, таким образом, одерживал верх в конкуренции с другими животными, питавшимися падалью». К этому мнению присоединяются Р.Дж. Блюменштайн и Дж.А. Кавалло (1992, с. 180): «Подбирание падали сопряжено также с меньшим риском, чем охота». Косвенно на такую конкуренцию может указывать отсутствие датированных остатков пещерного льва, степного медведя и пещерной гиены моложе 45-40 тыс. лет собственно на территории Западно-Сибирской равнины⁹. Автором проведено более 10 датирований костей этих хищных, все результаты кроме плечевой кости гиены из Красного Яра (Томская обл.), дали запредельные результаты. Вероятно, конкуренция палеолитического

⁹ Указанные П.А. Косинцевым и С.К. Васильевым (2009) более молодые даты получены по материалам из горного обрамления Западно-Сибирской равнины.

человека с крупными хищниками могла происходить не только за пищевые ресурсы, но и за укрытия, которых равнинная территория предоставляла в ограниченном количестве.

Возможность нахождения палеолитическим человеком трупов мамонта (и других животных) находится в полном соответствии с окружавшей человека физико-географической обстановкой. По сути, человек находился внутри гигантского холодильника. Холодные условия позднего неоплейстоцена создавали все условия для длительного сохранения трупов животных. После весеннего паводка таких трупов на береговых отмелях и пляжах могло быть довольно много, также как и зимой на открытых междуречных пространствах. Экологическая ниша палеолитического человека в позднем неоплейстоцене в пределах Западно-Сибирской равнины представляется автору в форме активного, широко мигрирующего собирателя («падальщика»). Этот образ жизни был энергетически очень выгодным и наиболее безопасным, он позволял существовать небольшим человеческим, в представлении автора, «семейным группам» по 10-20 человек. Такой группе людей не требовалось большое количество пищи, она могла осуществлять и небольшую охоту на многочисленных стадных копытных (сайгаков, северных оленей, лошадей, бизонов и др.), защищаться от одиночных хищников, осуществлять разделку и употреблять трупры погибших животных, долгое время сохраняющиеся в холодных условиях многолетней мерзлоты, и обладать высокой мобильностью. Именно по-этому известны многочисленные палеолитические «остановки» – кратковременные места пребывания палеолитического человека (например, «Лагерный Сад» у г. Томска), которые связаны с пищевой (но не обязательно охотничьей!) деятельностью. В упрощенном варианте ситуация могла выглядеть следующим образом – нашли труп, остановились на время, съели, пошли дальше. Для горных территорий (например, Алтай-Саянской горной области) экологическая ниша человека была значительно отличной от равнинных территорий и сопоставляется с активным хищником.

В результате изменения климата на рубеже плейстоцена и голоцене исчезла привычная экологическая ниша человека – тундростепь, с ее открытыми ландшафтами, малоснежной, но ветреной зимой, обилием средних и крупных растительноядных животных и пр. Увеличение снегового покрова, залесение и др. факторы (см. раздел 4.5) привели к вымиранию крупных копытных, многие изменили ареал (сайгаки, северные и благородные олени). Кочевой образ жизни палеолитического человека стал затруднительным, привычная стратегия пищевого поиска была нарушена. Для человека, как и остальных представителей мамонтовой фауны, наступил экологический кризис. В результате человеком было выработано два новых основных адаптивных приспособления – земледелие и скотоводство, имеющих одинаковую экологическую направленность – наличие постоянного источника пищи. Земледелие

предпочитительно развивалось в поймах рек и территориях с гумидным климатом, а скотоводство – в засушливых открытых ландшафтах.

4.5 Формирование современной фауны млекопитающих Западно-Сибирской равнины

Одной из самых продолжительных и сложных дискуссий в исследованиях четвертичного периода является обсуждение вопроса о причинах, масштабах и скорости вымирания мамонтовой фауны на границе плейстоцена и голоцене. По мнению автора, речь необходимо вести об экологическом кризисе, который произошел в конце плейстоцена и привел к вымиранию многих доминантных видов мамонтовой фауны. Современная фауна, в окружении которой мы живем, является обедненным по видовому составу вариантом мамонтовой фауны. Самым главным и принципиальным отличием мамонтовой фауны от современной является их экологическая структура (Таблица 24). Эти структурные различия отражают разницу в ландшафтно-климатических условиях обитания этих фаун в конце плейстоцена и голоцене. Позднеплейстоценовая фауна максимально приспособлена к открытым ландшафтам, голоценовая фауна дифференцирована на степные, лесные и тундровые биоценозы.

4.5.1 Палеоэкологические факторы позднего неоплейстоцена

Анализ экологических факторов, определявших условия существования мамонтовой фауны, позволяет прийти к пониманию причин разрушения экологической структуры этого фаунистического комплекса и вымирания отдельных представителей. По мнению большинства исследователей (Громов, 1948; Гатри, 1976; Webb, 1984; Украинцева, 1991; Шило, 2001; Шпанский, 2003б и др.), ведущее значение имели геологические, климатические и биологические факторы, формировавшие палеоэкологическую обстановку.

Геологические факторы. К геологическим факторам среды обитания мамонтовой фауны на территории Западно-Сибирской равнины можно отнести: форму рельефа, тектонические движения, экзогенные процессы (в том числе развитие многолетней мерзлоты), геохимию ландшафтов. Общий план рельефа Западно-Сибирской равнины в течение всего плейстоцена и голоцена сохранялся практически неизменным. Его можно охарактеризовать, как равнинный с общим слабым понижением с юга на север. Степень расчлененности современного рельефа невелика и основные зоны расчленения – это речные долины. Врезание главных рек Иртыш и Обь составляет 40-60 метров. Для реки Обь врезание около 100 м присуще только области Приобского плато. Наиболее интенсивная донная эрозия рек, связанная с общим тектоническим

поднятием южной, центральной и особенно юго-восточной частей Западно-Сибирской равнины, проявилась в позднем неоплейстоцене и продолжается по настоящее время с нарастающей скоростью (Лукина, 1997). Скорость подъема оценивается примерно в 1 мм/год на юго-востоке равнины. Однако в нижнем течении Оби зафиксированы переуглубления до 300 м ниже уровня моря (Генералов и др., 1975).

Колебания уровня Карского моря принципиального значения для млекопитающих не имели, так как не приводили к изоляциям отдельных популяций или формированию мозаичных ареалов, а «поджимали» общий обширный ареал фауны с севера. Максимальное проникновение «тобольской» трансгрессии произошло до широты 62-63° с.ш., а «казанцевской» трансгрессии – до 64° с.ш. по долине р. Обь (Величко и др., 2007). Во время регрессий освобождалась обширная площадь шельфа (до 300-400 км на север от современной береговой линии), которая могла увеличивать кормовую базу млекопитающих, при этом значительно усиливалась внутриконтинентальная аридизация климата. Две точки зрения существуют на геологические процессы и палеогеографическую обстановку максимума последнего оледенения (около 20-18 тыс. радиоуглеродных лет назад). Согласно первой точки зрения, в позднезырянскую fazu ледники покрывали всю северную часть Западно-Сибирской равнины и блокировали речной сток в Карское море (Волков и др., 1978; Архипов и др., 1980; Кривоногов, 1988; Архипов, 1993). Это привело к образованию обширного Мансийского приледникового бассейна, занимавшего большую часть Западно-Сибирской равнины и проникавшего на юг в Павлодарское Прииртышье и Томское Приобье (Архипов, Волкова, 1994, рисунок 28). Другая точка зрения, отражает современные данные по абсолютной геохронологии археологических памятников, местонахождений ископаемых млекопитающих (Петрин, 1986; Шпанский, 2003б; Кузьмин и др., 2004; Астахов и др., 2004; Евсеева, Жилина, 2010) и базируются на лито-фациальном анализе (Кривоногов и др., 1993; Астахов, 1993, 2009а, б). Было выявлено, что отложения, считавшиеся озерными и отражавшие распространение Мансийского бассейна, имеют субаэральный генезис, а распространение ледников было крайне незначительным. Многие датированные в интервале 20-18 тыс. лет назад местонахождения крупных млекопитающих (Луговское, Евалга, Рычково, Причулымский и др.) и археологические памятники (Лагерный Сад, Могочино 1 и др.) расположены в пределах предполагаемого затопления. По мнению В.И. Астахова (2009а), более интенсивное и масштабное оледенение происходило в ермаковское время (около 90-70 тыс. лет назад). Для этого временного интервала палеонтологические данные выглядят самыми бедными.

Наиболее значимыми экзогенными процессами позднего неоплейстоцена являются геологическая деятельность рек, деятельность ветра и морозные явления. В Западной Сибири главные реки текут преимущественно с юга на север, а их притоки с востока на запад. Разветвленная речная сеть осуществляет хорошее дренирование обширной территории, на это

указывают мощные песчаные толщи речного аллювия казанцевского и каргинского времени. По строению отложений, обнажающихся в надпойменных террасах, можно сделать несколько важных выводов. Чередование аллювиальных, озерных (болотных), почвенных, лёссовых отложений говорит о частой смене гидрорежима и фациально-генетических типов осадконакопления и о значительной боковой эрозии рек, приводящей к выклиниванию и частой смене типов осадков. Достаточно высокая скорость течения и объем стока рек в каргинское время приводили к формированию крупных многовидовых местонахождений остатков млекопитающих, значительно реже распространены озерно-болотные (часто переходящие в погребенные почвы) местонахождения (крупным является Сергеево). Для сартанского времени вмещающими отложениями крупных местонахождений являются лёссовидные суглинки и близкие к ним породы, формирующиеся в междуречных пространствах (например, Волчья Грива) и на террасах (например, Красноярская курья). Такие факторы, как деятельность поверхностных и грунтовых вод, в связи с развитием многолетней мерзлоты (фактической инертностью подземных вод) и крайне малым объемом выпадавших осадков, были незначительным рельефообразующим фактором. Деятельность ветра в позднем неоплейстоцене выражалась в формировании денудационных форм рельефа и «плащеобразной» аккумуляции лёссовых отложений и формирования гривного рельефа на юге Западно-Сибирской равнины (Волков, 1994). Анализ песчаных отложений сартанского возраста севернее 60° с.ш. показал «преобладание зерен высокой степени окатанности с матовой поверхностью... свидетельствующие о стабильной активной роли эоловых процессов» в их формировании (Величко и др., 2007, с. 26). Многочисленные котловины развеевания сформированы на юге Западной Сибири (Зыкин и др., 2002). Выпадавшая пыль увеличивала плодородие почв, приводила к их минеральному обогащению, способствовала более быстрому таянию снега. Существование собственно устойчивых ветров приводило к более быстрому иссушению почв в летнее время и более глубокому промерзанию грунтов в зимнее время, усиливая воздействие низких температур. Ветер интенсивно сдувает снег с ровных открытых участков (плакоров), в современных степях на юге Западной Сибири глубина снежного покрова не превышает 10-15 см. Некоторые особенности влияния ветра как абиотического фактора рассмотрены ниже, в климатических факторах.

Проявления многолетней мерзлоты в виде криотурбаций, морозобойных клиньев и пр. отмечены повсеместно в пределах Западно-Сибирской равнины, включая южные районы (рисунок 78). Например, широкое развитие следов многолетней мерзлоты в сартанское и докаргинское время отмечено в разрезе у совхоза Джамбул ($51^{\circ}30'$ с.ш.; местонахождение скелета гигантского оленя) в Павлодарской области (рисунок 22) (Зыкин и др., 2002; Шпанский, 2014а). По оценке А.А. Величко и М.А. Фаустовой (2009), глубина распространения

многолетнемерзлых пород в максимум похолодания позднего неоплейстоцена (18-20 тыс. лет назад) распространялась до 400 м в центральной части Западно-Сибирской равнины и до 200 м – в южных районах. Оценку динамики геохимии ландшафтов сартанского времени дал С.В. Лещинский (2016), по его мнению, на границе каргинского и сартанского времени происходит резкое изменение в содержании некоторых элементов (Ca, Mg, Na), что вызвало «геохимический стресс» для млекопитающих. Но С.В. Лещинский не приводит сравнительный анализ геохимических параметров между позднекаргинско-сартанскими отложениями и более древними. Поэтому выяснение роли этого фактора требует дополнительных исследований.

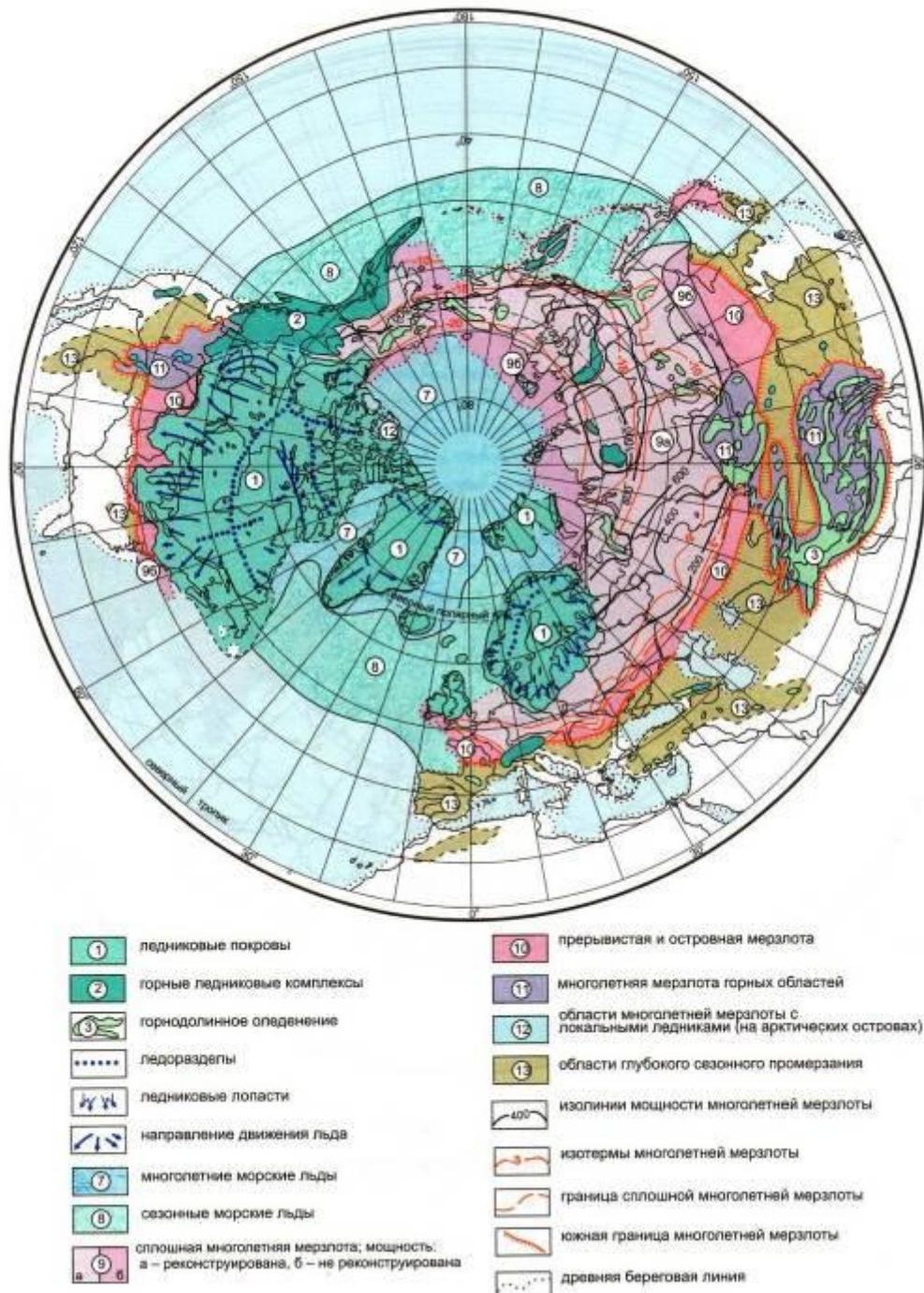


Рисунок 78 – Реконструкция палеогеографической обстановки максимального похолодания позднего неоплейстоцена (20-18 тыс. лет назад) (Величко, Фаустова, 2009)

Климатические факторы. Климат включает ряд факторов обеспечивающих нормальное существование мамонтовой фауны: температурный режим, влагообеспеченность, ветер, снеговой покров, ландшафты, действующих совокупно и взаимосвязанных. По мнению В.И. Астахова (2009, с. 51), «последний ледниковый цикл Сибири демонстрирует прерывистое, но устойчивое, не прерываемое крупными потеплениями, нарастание суровости климата на протяжении 70-100 тыс. лет (в интервале поздней MIS-5 – MIS-2)». Сходное мнение высказано С.А. Лаухиным (2009). Во время зырянского оледенения с его бореально-холодной каргинской эпохой (ранее считавшейся интерглациалом) были широко распространены периглациальные тундровые и лесотундровые ландшафты. В эпоху раннезырянского (ермаковского) оледенения климат менялся от субарктического к умеренному холодному бореальному и вновь к субарктическому. Каргинское время по температурному режиму и структуре растительности значительно отличалось от других межледниковых. Температура июля каргинского времени на территории Западно-Сибирской равнины достигала +15°C и была на 5-6°C ниже современной. Зимние температуры (января) были ниже современных на 3-4°C и достигали -25°C. Все это указывает на климат более холодный, чем в другие межледниковые (Архипов, Волкова, 1994). Для эпохи позднезырянского (сартанского) оледенения характерно господство холодостойкой растительности, указывающее на существование сурового и континентального климата. Климатическая обстановка отличалась от времени самаровского (максимального) оледенения большей сухостью и неоднократным возвратом холода, что обусловило развитие специфических ландшафтов. Среднегодовая температура была ниже современной на 8-10°C. По мнению Н.А. Шило (2001), *температура* для теплокровных млекопитающих «не является решающим элементом» в комплексе климатических факторов. Развитие ледников для Западно-Сибирской равнины было не характерным, но повсеместным было развитие многолетней мерзлоты (Величко, Фаустова, 2009) (рисунок 78).

Влагообеспеченность – сложный для оценки фактор, так как включает в себя не только общее количество осадков (мм/год), но и их качество (в каком виде, жидким или твердом они выпадают) и распределение в течение года. Осадки в жидком виде, при наличии поверхностных водоемов, не являются для млекопитающих прямым лимитирующим фактором, но влияют на состояние почвенно-растительного слоя. Осадки в виде снега и сам снеговой покров (его мощность, календарная продолжительность) являются крайне важным лимитирующим фактором для млекопитающих. Снежный покров ограничивает доступ к корму травоядным, глубокий снег затрудняет передвижение для многих животных. При прямой солнечной инсоляции на достаточно мощном снежном покрове формируется настовая корка, которая ограничивает скорость перемещения копытных животных и может ранить их ноги. Небольших

животных (мелкие псовые, куны, грызуны, зайцеобразные) настовая корка может выдерживать и их скорость передвижения напротив возрастает.

Из низких температур воздуха и низкой влагообеспеченности вытекает еще один климатический фактор – *высокая прозрачность воздуха*. Она обеспечивается сухостью воздуха и большим количеством солнечных дней. Тем самым, обеспечивается «...повышенная активность солнечной радиации с проникающим до поверхности земли ультрафиолетовым спектром, который мог обеспечить скороспелость растений, требуемую продуктивность даже слабо гумусированных почв; ...способствовал быстрому развитию трав и кустарников, укреплению корневой системы. Это ...предохраняло грунты от глубокого оттаивания и заболачивания поверхности в летнее время» (Шило, 2001; с. 309). Этим процессам способствовало развитие Северо-Сибирского антициклона, который обеспечивал малооблачную погоду.

По мнению Р.Д. Гатри (1976), в основе семиаридности (полусухого климата, где выпадают скучные или ограниченные во времени осадки) тундростепи и вообще главным фактором ее существования был *ветер*. Ветер непосредственно иссушает поверхность, покрывает снег пылью, ускоряющей весенне снеготаяние, способствует повышению температуры пожаров, скорости и дальности их распространения, повреждает древесные растения, абрадируя (обтачивая) их кристаллами льда. Холодные ветры делали лето прохладным и сухим, т.е. благоприятным для роста травянистых и неблагоприятным для древесных растений. К тому же ветер сдувал мелких насекомых и облегчал существование животных (для современного северного оленя гнус является одним из основных факторов миграции) (Кузьмина, 1977). Сильные ветра в холодный период, вероятно, способствовали значительному выдуванию снега на открытых возвышенных участках и уплотнение, настообразование его в низинах. Выдувание снега с открытых пространств облегчало поиск корма для травоядных животных.

Сочетание холодного, сухого и ветреного климата с обширными ровными пространствами в Северной Евразии (Восточно-Европейская и Западно-Сибирская равнины, большая часть Восточной Сибири) привело к формированию специфического **ландшафта**, получившего название **тундростепь** (Величко, 1973). Особенностью существования этого ландшафта является сочетание холодных условий с широким развитием многолетней мерзлоты (характерные для тундр) с развитием *перигляциальной растительности* и плотных грунтов (характерные для степей). Особенностью растительности является ее «смешанный», азональный характер. «В ее состав входили представители растений разных зон: *лесные* – сосна, береза, лиственница, ель и др.; *тундровые* – кустарниковые березы, полярные ивы, куропаточья трава (триада), арктические плауны и др.; *степные* и даже *пустынные* виды – эфедра, полыни, злаковые, лебедовые, терескен,

кохия и др.» (Евсеева, Жилина, 2010, с. 33). На развитие ландшафтов с достаточно твердым, механически стойким почвенным покровом и высокой биопродуктивностью, указывает широкое распространение большого количества копытных, в том числе быстробегающих стадных – лошади, бизоны, сайгаки, северные олени.

К **биологическим факторам** можно отнести высокую *биопродуктивность пастбищ*. Она могла обеспечиваться скороспелостью растений, высокой скоростью их роста и быстрой возобновляемостью после стравливания фитофагами. Стимулом для интенсивного роста может являться более высокий уровень солнечной инсоляции. Слабо развитый снежевой покров деградировал под прямыми солнечными лучами даже при отрицательных температурах, что позволяло растениям начинать ранний рост и давать свежую биомассу ранней весной, тем самым быстро восстанавливать пастбища. При продолжительной влажной осени травы желтеют, превращаясь в солому, и теряют свои кормовые качества. Сухая короткая осень, с ранними заморозками, наоборот, приводила к тому, что зеленая фитомасса схватывалась морозом и уходила на зиму в зеленом виде, не теряя своей питательной ценности, и продолжала поддерживать существование многочисленных копытных (Шелудякова, 1961). В.В. Украинцевой (1991), на основании комплексного изучения кормовых масс ископаемых животных, выяснено преобладание травянистых “подснежных” растений, которые в зимний период по своей питательной ценности не уступают сену. Анализ питательной ценности современных луговых трав (злаков, маревых и др.) показывает 50-70 кормовых единиц на 1 ц сухого веса (Величко, Зеликсон, 2001). Оценка урожайности пойменных лугов в долине р. Обь дана Л.И. Номоконовым (1978): наиболее продуктивными являются «болотистые» луга (28-35 ц/га), затем «настоящие» (18-26 ц/га), «торфянистые» (21-22 ц/га), наименее продуктивными являются «остепенные» луга (16 ц/га). Принимая такую продуктивность тундростепного ландшафта за среднюю, А.А. Величко и Э.М. Зеликсон (2001) рассчитывают, что стаду мамонтов, общей численностью около 30 особей разного индивидуального возраста, потребуется около 10 км² площади для обеспечения питания в течение холодного периода года (продолжительностью 7 месяцев). Из-за неоднородности ландшафта, авторы допускают увеличение этой площади до 100 км². Последняя цифра, вероятно, является более объективной в силу большого разнообразия других растительноядных животных, оказывавших определенную конкуренцию мамонтам.

Вторым важнейшим фактором является высокая степень *приспособленности млекопитающих* к обитанию в описанных выше физико-географических условиях. О некоторых экологических адаптациях крупных млекопитающих рассказано в разделе 4.2. Этому соответствует, в первую очередь, очень высокая численность сохранившихся ископаемых остатков, которые говорят о высокой плотности популяций в позднем неоплейстоцене; во-вторых, у подавляющего большинства представителей мамонтовой фауны были очень

обширные ареалы, что указывает на достаточно однородное распределение ландшафтно-климатических факторов среды обитания.

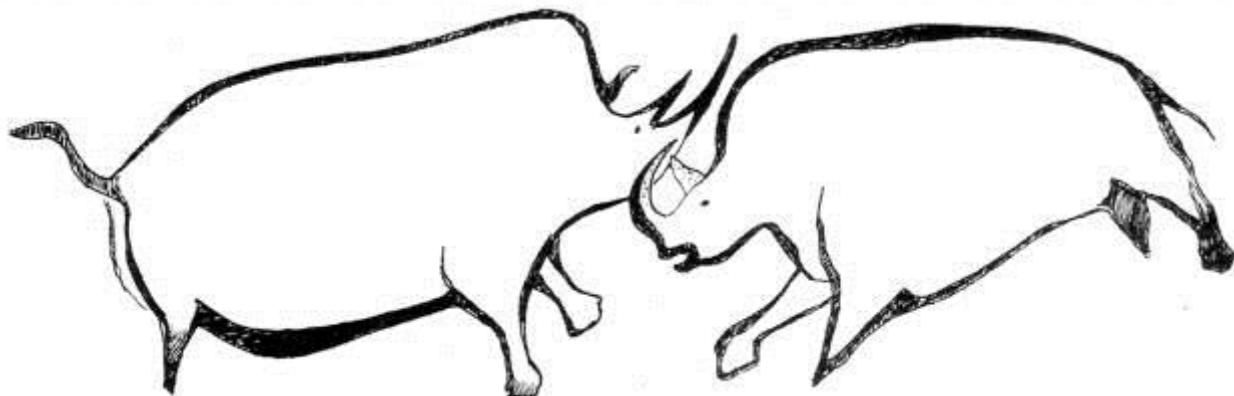


Рисунок 79 – Палеолитическое изображение дерущихся носорогов во французской пещере Шаве
(Машенко и др., 2006)

Среди современных млекопитающих очень развита *конкуренция*, еще один очень важный фактор существования сложных сообществ. Она бывает внутривидовой и межвидовой. Для ископаемых млекопитающих, без прямых наблюдений, дать оценку степени развития и многообразия конкуренции довольно сложно, но некоторые палеонтологические данные все же можно использовать для этих целей. Внутривидовая конкуренция как у хищных, так и растительноядных млекопитающих вызывается борьбой за самку, за пищевые ресурсы и за укрытия. Конкуренция у млекопитающих часто выражается в прямых взаимодействиях и столкновениях, что на ископаемом материале может выражаться в виде прижизненных повреждений на костях. На некоторых черепах носорогов имеются заросшие следы сильных ударов, в основном они располагаются в области глазниц и лба. Можно предположить, что они являются следами столкновений и сильных ударов рогами противоборствующих животных. Наиболее распространеными следами столкновений животных при внутривидовых взаимоотношениях являются сломанные ребра у слонов и носорогов (Рисунки 66, 67; Гаджиев, Гаджиев, 1951). Именно такие сюжеты борющихся мамонтов и носорогов изображены палеолитическим человеком на стенах пещер Ля Мадлен и Шаве во Франции (Рисунки 68, 79). Межвидовая конкуренция вызывается борьбой за ресурсы, реже за укрытия. Уникальный случай совместной трапезы современных волков и бурого медведя наблюдался на Аляске (рисунок 80; Моматюк, Искотт, 2004). Справедливости ради надо заметить, что сначала эти хищники между собой повздорили и волки прогнали медведя от его добычи. Но он вернулся и отстоял свое право на убитого лося. Чаще всего между хищными разных видов – медведем и тигром на Дальнем Востоке, гиеной и львом, гепардом и львом в Африке случаются серьезные стычки иногда со смертельным исходом, но эти хищные не рассматривают друг друга как традиционную добычу и

их стычки носят часто случайный или вынужденный характер (временный недостаток ресурсов или убежищ). Для ископаемых хищных также предполагаются конкурентные столкновения, подобные реконструкции на основе многочисленных совместных находок остатков хищных в пещерных комплексах приводят А. Марчинзак для степного бурого медведя (Рисунок 81), К. Дидрих для львов, гиен и пещерных медведей (Рисунок 82; Diedrich, 2011, 2012).



Рисунок 80 – Уникальный случай совместной трапезы волков и медведя (Моматюк, Исткотт, 2004)



Рисунок 81 – Агрессивное столкновение между степным медведем *Ursus arctos priscus* и кланом пещерных гиен *Crocuta crocuta spelaea*. Хотя такие бои были, вероятно, довольно редкими, большие габариты и мощное тело гарантировали доминирующие позиции во время подобных инцидентов. Нарисовано W. Gornig

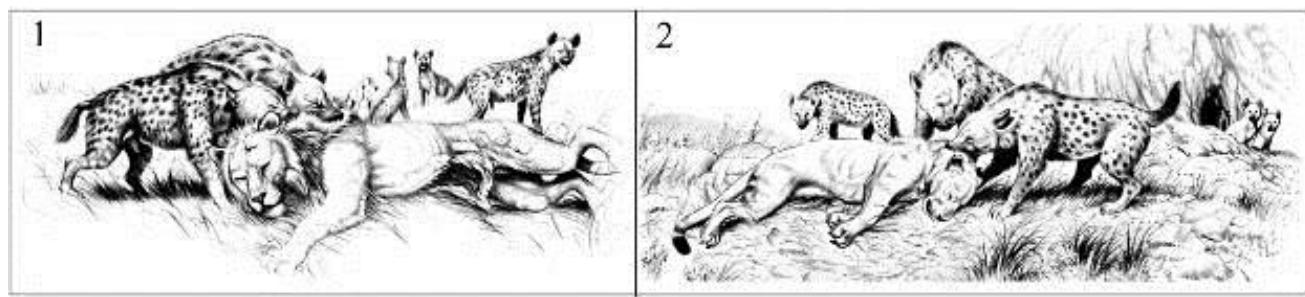


Рисунок 82 – 1. Гиены посмертно разрывают тушу льва под открытым небом мамонтовой степи; 2. Клан гиен убивает львицу и тащит добычу в берлогу для дальнейшего поедания (Иллюстрации Г. “Rinaldino” Тайхманн) (Diedrich, 2011)

Межвидовая конкуренция среди крупных растительноядных млекопитающих, по мнению автора, была не значительной. Об этом свидетельствуют очень длительное сосуществование, многие таксоны имеют совместную историю на протяжении 400 тыс. лет, например *Megaloceros giganteus*, *Cervus elaphus*, *Saiga tatarica*, *Bison priscus* и др. Такое длительное совместное сосуществование подразумевает с одной стороны определенную специализацию растительноядных и дифференциацию взаимоотношений между растениями и млекопитающими потребителями растительной массы, с другой стороны высокую биопродуктивность растительного покрова. Конкуренция являлась необходимым условием устойчивости экосистемы и повышала адаптивную специализацию видов.

Вопросы трофических взаимосвязей рассмотрены нами в разделе 4.1.2.

4.5.2 Краткий обзор некоторых гипотез вымирания представителей мамонтовой фауны

Климатическая причина вымирания доминантных видов. Это многофакторная гипотеза, в основе которой лежит трансформация среды обитания, связанная с глобальными изменениями физико-географических условий, включая температуру, влажность, глубину снегового покрова, направления и силы ветров, смену состава и уменьшение продуктивности растительности, а также изменение ландшафтов. Этой гипотезе придерживается большинство исследователей (Громов, 1948; Гатри, 1976; Величко, 1973; Верещагин, 1979; Верещагин, Барышников, 1985; Webb, 1984; Верховская, 1988; Украинцева, 1991; Шило, 2001 и др.). Один из вариантов климатической гипотезы был предложен И.К. Ломановым (1995). На основании наблюдений за динамикой европейских популяций современных представителей мамонтовой фауны (лось, северный олень), предложена *трофоклиматическая гипотеза*. В этой гипотезе проводится связь колебаний численности копытных с циклическими изменениями климата и состояния кормовой базы. Эти выводы подтверждены наблюдениями за динамикой популяций

современных млекопитающих в Якутии (Сафонов, 2016). Автор также придерживается климатической гипотезы перестройки фауны крупных млекопитающих (Шпанский, 2003б).

Гипотеза о минеральном голодании мамонтов и, как следствие, деградации популяций и последующего вымирания. Гипотеза об угнетенности популяций мамонтов в конце позднего плейстоцена частыми сменами потеплений и похолоданий и обусловленное климатическими причинами минеральное голодание высказана Г. Хайнесом (Haynes, 1989). Позднее Г. Хайнес (Haynes, 1991) подробно рассмотрел вопросы тафономии «мамонтовых кладбищ», включая скопление остатков возле выхода грунтовых вод и грязевых источников минеральных компонентов. На основе анализа некоторых крупных европейских местонахождений (Спаджиста, Миловицы и др.), идею регулярного посещения минеральных солонцов мамонтами высказала О.А. Соффер (1993). Как следствие регулярного посещения, происходила частая их гибель и скопление остатков в этих местах. Достаточно высокая частота встречаемости костей мамонтов с аномальным строением в крупных местонахождениях (Краков Спаджиста, Берелёх и др.) позволила С.В. Лещинскому (2016) предложить гипотезу об их возникновении вследствие дефицита макроэлементов в пище (Ca, Mg, Na). Из-за этого возникало массовое минеральное голодание («геохимический стресс») мамонтов в конце позднего неоплейстоцена (27-12 тыс. лет), которое приводило к массовому образованию остеопороза и других патологических изменений. Эта гипотеза интересна и заслуживает дополнительных более детальных исследований. В конце позднего неоплейстоцена произошло вымирание большого количества крупных млекопитающих, а С.В. Лещинский пытается объяснить вымирание только одного (мамонта), пусть и доминантного вида. В своем исследовании С.В. Лещинским использованы аномалии строения костей разной природы, часто не связанных с особенностями пищевого рациона и проигнорированы данные по патологиям более древних слонов (Шпанский и др., 2008, 2015). Кроме того, не рассмотрено отсутствие подобного влияния на других крупных млекопитающих – шерстистого носорога, гигантского оленя и др. Последнему требовалось, пожалуй, даже большее количество минеральных компонентов, чем мамонтам, в связи с ежегодным ростом огромных рогов (размах до 3,5 м; Шпанский, 2014а). Ссылка С.В. Лещинского (2016, с. 305) на исследования R.A. Moen с соавторами (1999), в котором быстрый рост и гигантские размеры рогов *Megaloceros giganteus* были обусловлены «жестким геохимическим прессингом» вызывает сомнения. Исследования черепов с рогами из местонахождений среднего-позднего неоплейстоцена Западно-Сибирской равнины показали, что в течение всего этого времени рога гигантских оленей были очень крупными (Шпанский, 2011, 2014а). Размах рогов около 2 метров отмечается и для предковой формы – *Megaloceros verticornis* (Dawkins) из раннего неоплейстоцена Европы (Pfeiffer, 2002). Более того, размеры рогов гигантских оленей увеличивались от раннего неоплейстоцена к позднему (Шпанский,

2011). Тем не менее, гигантские олени пережили мамонтов и вымерли только к середине голоцена. С.В. Лещинским также не приведены данные геохимических исследований, подтверждающие резкие изменения содержания элементов в отложениях конца каргинского и сартанского времени, по сравнению с более древними отложениями. В разделе 4.3 автором показаны разнообразные аномалии в строении и патологические изменения на костях разных видов млекопитающих, включая мамонтов и более древних слонов мамонтоидной линии. Эти данные показывают, что возникновение патологических изменений у млекопитающих происходило в течение всего неоплейстоцена и причиной вымирания они не являются. Анализ распределения радиоуглеродных дат с территории бореальной Азии по остаткам мамонтов не выявил устойчивого снижения численности мамонтов в интервале 45-15 тыс. лет и рубежа в 25 тыс. лет (Кузьмин, 2010; Kuzmin, 2010). По данным П.А. Никольского с соавторами в Восточной Арктике изменения численности мамонтов происходили циклически с периодом в 5000 лет, трижды снижаясь до минимума (Nikolskiy et al., 2011; Никольский, Питулько, 2013). Но ими использовано в 3 раза меньшее количество датировок, чем у Я.В. Кузьмина. Основной причиной такой динамики авторы считают «неблагоприятные сочетания параметров среды обитания».

Гипотеза истощения пищевых ресурсов популяцией мамонтов и их спутниками. Она предполагает недостаточную продуктивность травянистых ценозов, чтобы компенсировать фитомассу, потребляемую растительноядными млекопитающими мамонтовой фауны. По мнению В.В. Украинцевой (1991), летний пик продуктивности растений был достаточным для обеспечения растительноядных млекопитающих высококачественным кормом. Подтверждением этому могут быть гипертрофированные «социальные» органы (рога, бивни) мамонтов, шерстистых носорогов, бизонов, гигантских оленей. Только благодаря достаточному количеству пищи и минеральных компонентов бивни самцов мамонтов достигали в длину (по большой кривизне) 350-400 см (Верещагин, Тихонов, 1990). Назальные рога шерстистого носорога достигали длины 1249 мм (у чурапчинского носорога) по большой кривизне (Лазарев, 1977), у носорога из Эгвекинота (Восточная Чукотка) – 915 мм (Переладов, Шпанский, 1997). Размах рогов гигантского оленя из Джамбула (Павлодарская область) составляет 350 см (Шпанский, 2014а). Причем, рога таких масштабов отрастали у самцов ежегодно, а это напрямую указывает на хорошую обеспеченность животных необходимыми ресурсами.

Сторонники антропогенной причины вымирания (Алексеева, 1980; Будыко, 1967; Буровский, Пучков, 2013; Жегалло и др., 2001; Пидопличко, 1969, 1976; Пучков, 1992, 2001; Martin, 1984 и др.) считают, что палеолитический человек был активным охотником. По их мнению, палеолитический человек в первую очередь производил хищнические охоты именно на мамонтов, приведшие к «перепромыслу» этого животного. А именно «толстокожие»

млекопитающие являлись ландшафтообразующей силой плейстоцена, их выбивание привело к ландшафтным изменениям голоцена, широкому развитию лесных массивов и сокращению открытых ландшафтов, пригодных для обитания стадных копытных (Пучков, 1992). Подробнее вопрос взаимоотношений палеолитического человека и представителей мамонтовой фауны в пределах Западно-Сибирской равнины рассмотрен автором в разделе 4.4.

На основе изучения динамики численности мамонтов по радиоуглеродным данным за последние 50000 лет в Арктической Сибири была предложена гипотеза «последней капли» (Nikolskiy et al., 2011; Никольский, Питулько, 2013). Эта гипотеза предполагает первоначально угнетение и сокращение до рефугиумов популяций мамонтов под давлением физико-географических изменений, ведущих к ландшафтно-климатическим преобразованиям окружающей среды. «...в качестве первопричины вымирания рассматривается трофоклиматический стресс, выражавшийся в сокращении числа/площади местообитаний, продуктивности ландшафтов, их видоизменении» (Питулько, 2013, с. 271). Окончательное вымирание разрозненных популяций мамонтов происходит под давлением палеолитического человека.

4.5.3 Динамика фауны крупных млекопитающих в плейстоцене и ее перестройка на границе плейстоцена – голоцена как отражение общего изменения физико-географических условий в пределах Западно-Сибирской равнины

Поздний кайнозой отличается значительной динамикой природных процессов – дифференциацией рельефа в связи с активизацией тектоники; возникновением и исчезновением сухопутных связей между континентами и периодическими изменениями их очертаний за счет трансгрессий и регрессий. Эти процессы вызвали изменения климата и ландшафтов, что в свою очередь привело к формированию широтной климатической и биоценотической зональности, быстрым изменениям в наземных экосистемах. Млекопитающие чутко реагировали на происходившие природные события. Многие группы за последние 3-4 млн. лет испытали адаптивную радиацию, сформировав новые подсемейства с большой родовой и видовой дифференциацией. Во многих филогенетических линиях произошли изменения не только на видовом, но и родовом уровне (мамонтоидные слоны, овцебыки, лоси, верблюды, гиены, лемминги, полевки и др.). При этом необходимо отметить, что сформировавшаяся во второй половине плиоцена экологическая структура фауны млекопитающих, ориентированная на преобладание открытых аридизированных ландшафтов, сохраняла свою преемственность вплоть до конца плейстоцена в виде мамонтовой фауны (Таблица 23) (Шпанский, 2010). Как уже было отмечено выше (подраздел 4.1.1), эта структура во многом аналогична структуре

современной африканской фауны саванн (Верещагин, Барышников, 1983). Она во многом является преемницей гиппарионовой фауны, распространявшейся циркумполярно в Северном Полушарии во второй половине миоцена и начале плиоцена (Шпанский, 2008).

Несмотря на отмечаемую многими исследователями циклическую динамику природной среды в плейстоцене (температурные инверсии, динамика растительных ассоциаций и пр.), структура фауны млекопитающих была неизменной. Тем самым, выполнялся сформулированный А.А. Еленкиным *«принцип подвижного равновесия»*: биотическое сообщество сохраняется как единое целое вопреки регулярным колебаниям среды его существования, но при воздействии необычных факторов структурно изменяется с переносом «точки опоры» на другие компоненты. Если необычные, нерегулярные факторы (для бойты – А.Ш.) оказывают многолетнее воздействие, то сообщество формирует иную структуру» (цит. по Реймерс, 1994, с. 106). Это может объясняться двумя возможными причинами: 1) динамика абиотических факторов природной среды плейстоцена была не столь значительна, а потому и не оказывала должного влияния на экологическую структуру фауны, а интенсивные изменения некоторых факторов среды проявились в конце плейстоцена; 2) доминантные формы в течение плейстоцена сохраняли значительную экологическую пластичность и могли, за счёт значительной толерантности к тем или иным факторам среды, легко приспособливаться к периодически меняющимся условиям обитания (Шпанский, 2010). Попробуем проанализировать обе причины.

В континентальных обстановках динамика абиотических факторов в течение плейстоцена отражается (фиксируется) в первую очередь в фациально-генетических типах отложений и в таксономических соотношениях в растительных ассоциациях спорово-пыльцевых спектров, соответствующих тем или иным климатическим событиям. Особенности осадочных комплексов отражают интенсивность экзогенных процессов и через их преобладание – физико-географическую обстановку, однако установление конкретных параметров географической среды по отложениям затруднительно. Преобладание песчано-гравийных или алеврито-пелитовых отложений в разрезах во внедниковской области отражает объем водного стока, но не показывает преобладающий тип атмосферных осадков и их распределение в течение года. Абсолютные значения температур и их распределение по сезонам по осадочным комплексам также установить достоверно невозможно. Наличие различных криотурбаций будет отражать значительные промерзания грунтов, но собственно климатические параметры не отражает. Лёссы и почвы указывают на аридность (и развитие ветровой эрозии) и гумидность (развитие растительного покрова и хорошую влагообеспеченность) соответственно, но это также не дает четких представлений о климатических параметрах.

Несколько более объективную информацию несут палинологические данные – они отражают два основных параметра тепло-холодно и сухо-влажно. Но насколько динамичными

были эти параметры, как распределялись осадки в течение года, в каком виде они выпадали, могли ли накапливаться большие массы снега (как в настоящее время), какова была продолжительность отдельных сезонов (особенно переходных периодов), на эти вопросы спорово-пыльцевые спектры ответить практически не могут. Достоверно они ответить не могут даже на типологию ландшафтов (например, соотношение площади лесов и степей), так как в подавляющем большинстве случаев спектры получены из разрезов, сформированных в приречных пространствах или озерных котловинах, где происходит максимальное смешивание спор и пыльцы, как по тафономическим, так и по физико-географическим причинам (здесь всегда будет присутствовать древесная или кустарниковая растительность).

Наиболее важными из перечисленных выше параметров являются мощность и продолжительность залегания снегового покрова, а также продолжительность демисезонных периодов. Они во многом определяют образ жизни наземных животных, их поведенческую специализацию – *стратегию пищевого поиска*, необходимость миграций (их дальность и продолжительность), время рождения детенышей, время наиболее интенсивного падежа животных и прочее. Например, поздняя весна может привести к массовому падежу новорожденных детенышей, а длинная и «мокрая» осень к зимней бескорнице и миграциям животных. Увеличение снегового покрова выше 20-25 см приводит к массовой гибели сайгаков, у бизонов, оленей, лошадей, носорогов он также мог вызывать большие затруднения с поиском пищи. Поэтому, в оценке ландшафтно-климатических условий среды обитания ископаемых млекопитающих необходимо руководствоваться комплексным подходом, используя разные частные методы палеоэкологического анализа – данные спорово-пыльцевого, морфофункционального, сравнительно-анатомического и др. методов.

Морфологический анализ доминантных видов в составе плейстоценовых комплексов (слонов, копытных, крупных хищных), показывает высокую степень их специализации к физико-географическим условиям, усиливавшуюся в течение всего плейстоцена. Специализации отражаются на морфологии функционально наиболее важных признаков – характере движения (морфологии конечностей) и характере добывания пищи, особенно ее захвата и начальной обработки (морфологии жевательного аппарата). У мамонтоидных слонов это выражается в постепенном увеличении количества зубных пластин, высоте коронок, увеличении частоты пластин на 10 см (уменьшается длина пластин) и уменьшении толщины эмали.

Таблица 23 – Экологические аналоги в трофической пирамиде между млекопитающими современной африканской саванной фауны и фаунами плейстоцена Западно-Сибирской равнины (Шпанский, 2010 с изменениями и дополнением)

Трофические уровни пищевых пирамид		Фауна современных африканских саванн	Мамонтовая фауна	Прииртышский комплекс	Вяткинский комплекс	Раздольинский комплекс	Подпук-лебяжинский комплекс
Консументы 3-го порядка – потребители падали	пятнистая (<i>Crocuta crocata</i>) и полосатая (<i>Hyaena hyaena</i>) гиены	пещерная гиена (<i>Crocuta crocata spelaea</i>), палеолитический человек (<i>Homo sapiens</i>)	пещерная гиена (<i>Crocuta spelaea</i>)	древняя пещерная гиена (<i>Crocuta crocata praespelaea</i>)	гиена (<i>Hyaena sp.</i>)	гиена (<i>Pachycrocuta sp.</i>)	
Консументы 2-го порядка	крупные хищники	африканский лев (<i>Panthera leo</i>)	пещерный лев (<i>Panthera spelaea</i>)	пещерный лев (<i>Panthera spelaea</i>)		гомотериум (<i>Homotherium aff. ultimus</i>), лев (<i>Panthera fossilis</i>)	гомотериум (<i>Homotherium sp.</i>)
	потребители копытных и грызунов, активные хищники первого порядка	зорилла (<i>Ictonyx striatus Perry</i>), ихневмон (<i>Herpestes ichneumon</i>)		манул (<i>Felis manul</i>)			
		полосатый и чепрачный шакалы (<i>Canis adustus C. mesomelas</i>), африканская циветта (<i>Viverra civetta</i>)	песец (<i>Alopex lagopus</i>), лисица (<i>Vulpes vulpes</i>), корсак (<i>Vulpes corsac</i>), росомаха (<i>Gulo gulo</i>)		росомаха (<i>Gulo cf. schlosseri</i>)		
		гиеновая собака (<i>Lycaon pictus</i>), гепард (<i>Acinonyx jubatus</i>)	волк (<i>Canis lupus</i>), красный волк (<i>Cuon alpinus</i>)	волк (<i>Canis lupus</i>)			<i>Eucyon minor</i>
Консументы 1-го порядка: потребители травянистой растительности	африканский слон (<i>Loxodonta africana</i>)	мамонт (<i>Mammuthus primigenius</i>)	хазарский слон (<i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i>), лесной слон (<i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i>)	трогонтериевый слон (<i>Mammuthus trogontherii</i>), лесной слон (<i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i>), иртышский слон (<i>Phanagoroloxodon irtyshensis</i>)	южный слон (<i>Archidiskodon meridionalis</i>), лесной слон (<i>Elephas (Palaeoloxodon) namadicus</i>)	слон Громова (<i>Archidiskodon meridionalis gromovi</i>)	
	белый носорог (<i>Ceratotherium simum</i>)	шерстистый носорог (<i>Coelodonta antiquitatis</i>)	сибирский эласмотерий (<i>Elasmotherium sibiricum</i>), шерстистый носорог (<i>Coelodonta antiquitatis</i>)	сибирский эласмотерий (<i>Elasmotherium sibiricum</i>), носорог Мерка (<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>)	носорог (<i>Coelodonta cf. tologojensis</i>)	этрусский носорог (<i>Stephanorhinus cf. etruscus</i>), эласмотерий (<i>Elasmotherium sp.</i>)	
	геренук (<i>Litocranius walleri</i>), большой и малый куду (<i>Tragelaphus strepsiceros, T. imberbis</i>)	сибирская косуля (<i>Capreolus capreolus</i>), марал (<i>Cervus elaphus</i>), гигантский олень (<i>Megaloceros giganteus ruffi</i>), широколобый лось (<i>Cervalces latifrons</i>)	марал (<i>Cervus elaphus</i>), гигантский олень (<i>Megaloceros giganteus ruffi</i>), широколобый лось (<i>Cervalces latifrons</i>)	лось (<i>Cervalces latifrons</i>), олень (<i>Cervus elaphus</i>)		олень (<i>Eucladoceros sp.</i>)	

Окончание таблицы 23

Трофические уровни пищевых пирамид	Фауна современных африканских саванн	Мамонтовая фауна	Прииртышский комплекс	Вяткинский комплекс	Раздольинский комплекс	Подпук-лебяжинский комплекс
Консументы 1-го порядка: потребители травянистой растительности	африканский осел (<i>Equus asianus</i>), зебры (<i>E. grevyi</i> , <i>E. burchelli</i>)	лошади (<i>Equus gallicus</i> , <i>E. ovodovi</i> , <i>E. ferus</i> , <i>E. przewalskii</i>)	лошади (<i>Equus ex gr. mosbachensis-germanicus</i> , <i>Equus taubachensis</i>)	лошадь (<i>Equus mosbachensis</i>)	лошади (<i>Equus süssenbornensis</i> , <i>E. sp.</i>)	лошади (<i>Equus livenzovensis</i> , <i>Equus sp.</i>)
	газели Гранта и Томсона (<i>Gazella granti</i> , <i>G. thomsoni</i>)	сайга (<i>Saiga tatarica</i>), дзерен (<i>Procapra gutturosa</i>), газель (<i>Gazella subgutturosa</i>)	сайга (<i>Saiga tatarica</i>)		<i>Capreolus</i> sp.	газели (<i>Gazella (Vetagazella) sinensis</i> , <i>G. cf. subgutturosa</i>)
	голубой гну (<i>Connochaetes taurinus</i>), конгони (<i>Alcelaphus buselaphus</i>), топи (<i>Damaliscus korrigum</i>)					<i>Antilospira cf. gracilis</i>
	африканский буйвол (<i>Syncerus caffer</i> Sparrm.), канна (<i>Taurotragus oryx</i> Pall.)	бизон (<i>Bison priscus</i> Boj.), тур (<i>Bos primigenius</i>), овцебык (<i>Ovis moschatus</i>)	бизон (<i>Bison priscus</i>), тур (<i>Bos primigenius</i>), зоргелия (<i>Soergelia cf. elisabetae</i>)	бизон (<i>Bison cf. schoetensacki</i>), зоргелия (<i>Soergelia cf. elisabetae</i>), овцебык (<i>Praeovibos priscus</i>)	овцебык (<i>Praeovibos sp.</i>), бизон (<i>Bison sp.</i>)	бизон (<i>Bison (Eobison) aff. tamanensis</i>)
	даманы (<i>Procavia capensis</i> Pall., <i>Heterohyrax brucei</i> Gray)	пищухи (<i>Ochotona pusilla</i> , <i>O. alpina</i> Pall.), заяц-беляк (<i>Lepus timidus</i>), грызуны открытых ландшафтов	грызуны (<i>Arvicola</i> , <i>Microtus</i> , <i>Apodemus</i>)	грызуны (<i>Mimomys pusillus</i> , <i>M. intermedius</i> , <i>Lagurus transiens</i> , <i>Microtus</i> , <i>Myospalax</i>)	грызуны (<i>Borsodia prolaguroides</i> , <i>Eolagurus argyropuloi</i> , <i>Prolagurus arankae</i> , <i>P. pannonicus</i> , <i>Allophaiomys plioacaenicus</i> , <i>Stenocranius hintoni</i>)	<i>Beremendia fissidens</i> , <i>Hypolagus</i> sp., <i>Ochotonoides</i> sp., <i>Pygerethmus</i> sp., <i>Plioscirtopoda</i> sp., <i>Mimomys reidi</i> , <i>M. ex gr. plioacaenicus</i> , <i>Cromeromys irtishensis</i> , <i>Borsodia petenyii</i> , <i>Clethrionomys</i> sp.
Не имеют аналогов	плодоядные (приматы), бегемот (<i>Hippopotamus amphibius</i> L.), крупные насекомоядные (пангулины, трубкоязыки), жираф (<i>Giraffa camelopardalis</i>)	северный олень (<i>Rangifer tarandus</i>), лемминги (<i>Dicrostonyx</i> , <i>Lemmus</i>), бобр (<i>Castor fiber</i>), медведи (<i>Ursus arctos</i> , <i>U. savini rossicus</i>), барсук (<i>Meles leucurus</i>)	верблюд Кноблоха (<i>Camelus knoblochi</i>), медведи (<i>Ursus arctos</i> , <i>U. savini rossicus</i>)	верблюд (<i>Paracamelus gigas</i>)	медведь (<i>Ursus</i> sp.), верблюд (<i>Paracamelus</i> sp.)	медведь (<i>Ursus</i> sp.), бобр (<i>Castorhidae</i> gen. <i>indet.</i>), верблюд (<i>Paracamelus gigas</i>)

При этом вымирания происходили в течение всего плейстоцена, но это было либо эволюционное замещение в филогенетических линиях (например, *Archidiskodon-Mammuthus*, *Cervalces-Alces* и др.), либо викарирующее¹⁰ видозамещение в пределах примерно одних и тех же экологических ниш, таксонами с близкой экологической валентностью. Ни на одном из стратиграфических уровней не зафиксировано изменение экологической структуры фауны (Таблица 23), наоборот, подчёркивается их значительная преемственность и пространственная однородность.

Таким образом, можно предположить, что возникновение специализации и как следствие обеднение генофондов (Рековец, 2010) происходило в результате существования относительно однородных физико-географических условий на обширных территориях и общей направленности природных процессов в течение всего плейстоцена с отсутствием резких колебаний параметров основных абиотических факторов. Именно отсутствие резких колебаний факторов среды и их незначительность (в абсолютном выражении) позволяли сохраняться однородной экологической структуре фауны млекопитающих в течение всего плейстоцена.

В отличие от предыдущих достаточно постепенных изменений в составе фауны крупных млекопитающих, которые сохраняли высокую степень преемственности между фаунистическими комплексами разного геологического возраста, в конце позднего неоплейстоцена произошло некомпенсированное вымирание. Оно выражалось в исчезновении значительного количества доминантных видов и не появлении новых, со сходными адаптивными признаками. Вымирание затронуло крупных млекопитающих с высокой степенью адаптации к питанию травянистой растительностью и обитанию в открытых криоаридных пространствах: мамонт, шерстистый носорог, лошади (крупная и мелкая), бизон, гигантский олень, овцебык, а также крупные хищные – пещерный лев, степной медведь и пещерная гиена. Это привело к общему сокращению как таксономического, так и экологического разнообразия (Шпанский, 2010). По сравнению с мамонтовой фауной, голоценовая (современная) фауна выглядит очень обедненной в экологическом отношении. В современной фауне отсутствует значительное количество экологических ниш – специализированные падальщики, очень крупные травоядные (слоны, носороги), крупные стадные копытные (лошади, бизоны), которые были заполнены млекопитающими в позднем неоплейстоцене (Таблица 24). Некоторые экологические ниши выглядят сильно обедненными (всеядные хищники, крупные травоядные).

Анализ самых молодых радиоуглеродных дат по различным видам млекопитающих показал, что вымирание доминантных видов мамонтовой фауны в пределах Западно-Сибирской равнины происходило не одновременно. Наиболее раннее исчезновение характерно для “пещерных”

¹⁰ Под экологическими викариантами подразумеваются виды или экологически однородные группы, которые составляют часть биот, независимо от возможных родственных связей между ними (Дзунино, Дзуллини, 2010, с. 280).

хищников – *Crocuta crocutea spelaea*, *Panthera spelaea*, *Ursus savini rossicus* (рисунок 83). В настоящее время самые молодые даты для этих видов находятся в интервале от 34 тыс. лет и древнее (Шпанский, Святко, 2018). Опубликованная С.К. Васильевым (Васильев и др., 2016) серия радиоуглеродных дат этих хищных с пляжей рек Чумыш и Чик с интервалом от 19,5 до 55,2 тыс. лет не заслуживает доверия, так как выполнена на не достаточно надежно работающей AMS установке. Анализы костей из этих местонахождений, выполненные в Оксфорде дали запредельные значения (Stuart, Lister, 2011, 2014). Самой молодой достоверной находкой *C. crocutea spelaea* является большая берцовая кость (ПМ ТГУ 5/3043) из Красного Яра (Томская обл.), показавшая возраст 43141 ± 2371 лет (UBA-28335). Наиболее поздние находки остатков пещерного льва известны из местонахождения Сергеево на р. Чулым (Томская обл.). В погребенной почве был найден фрагмент дистальной части лапы, по metacarpale IV (ПМ ТГУ 18/208) в 2018 году была получена радиоуглеродная AMS дата 34280 ± 737 лет (UBA-38455) (Шпанский, Святко, 2018). Ранее

Таблица 24 – Экологические аналоги в трофических уровнях между млекопитающими современной и мамонтовой фаунами Западно-Сибирской равнины

Трофические уровни пищевой пирамиды		Современная фауна бореальной области	Мамонтовая фауна
Консументы 3-го порядка – потребители падали			пещерная гиена (<i>Crocutea crocutea spelaea</i>), палеолитический человек (<i>Homo sapiens</i>)
Консументы 2-го порядка	крупные хищники	<u>В значительной мере:</u> бурый медведь (<i>Ursus arctos arctos</i>)	пещерный лев (<i>Panthera spelaea</i>)
	потребители копытных и грызунов, активные хищники первого порядка	кунцы (<i>Mustela, Martes</i>)	степной хорек (<i>Mustela eversmanni</i>), горностай (<i>M. erminea</i>)
		песец (<i>Alopex lagopus</i>), лисица (<i>Vulpes vulpes</i>), корсак (<i>V. corsac</i>), росомаха (<i>Gulo gulo</i>)	песец (<i>Alopex lagopus</i>), лисица (<i>Vulpes vulpes</i>), корсак (<i>V. corsac</i>), росомаха (<i>Gulo gulo</i>)
		волк (<i>Canis lupus</i> L.), рысь (<i>Lynx lynx</i>)	волк (<i>Canis lupus</i>), красный волк (<i>Canis lupus alpinus</i>)
	вседядные хищники	барсук (<i>Meles leucurus</i>)	бурый (<i>Ursus arctos priscus</i>) и степной (<i>U. savini rossicus</i>) медведи, барсук (<i>Meles leucurus</i>)
Консументы 1-го порядка	потребители листвьев и вегетативных побегов кустарников и деревьев	сибирская косуля (<i>Capreolus capreolus</i>), марал (<i>Cervus elaphus</i>), лось (<i>Alces alces</i>), бобр (<i>Castor fiber</i>)	сибирская косуля (<i>Capreolus capreolus</i>), марал (<i>Cervus elaphus</i>), лось (<i>Alces alces</i>), бобр (<i>Castor fiber</i>)
	потребители травянистой растительности		мамонт (<i>Mammuthus primigenius</i>)
			шерстистый носорог (<i>Coelodonta antiquitatis</i>)
			лошади (<i>Equus gallicus</i> , <i>E. ovodovi</i> , <i>E. ferus</i> , <i>E. przewalskii</i>)
		<u>Локально:</u> сайга (<i>Saiga tatarica</i>)	сайга (<i>Saiga tatarica</i>), джейран (<i>Gazella subgutturosa</i>)
		северный олень (<i>Rangifer tarandus</i>), овцебык (<i>Ovis moschatus</i>)	бизон (<i>Bison priscus</i>), тур (<i>Bos primigenius</i>), овцебык (<i>Ovis moschatus</i>), гигантский олень (<i>Megaloceros giganteus</i>), северный олень (<i>Rangifer tarandus</i>)
		пищухи (<i>Ochotona pusilla</i> , <i>O. alpina</i>), лемминги (<i>Dicrostonyx</i> , <i>Lemmus</i>), заяц-беляк (<i>Lepus timidus</i>), грызуны открытых и закрытых ландшафтов	пищухи (<i>Ochotona pusilla</i> , <i>O. alpina</i>), лемминги (<i>Dicrostonyx</i> , <i>Lemmus</i>), заяц-беляк (<i>Lepus timidus</i>), грызуны открытых ландшафтов

из этого слоя был продатирован череп шерстистого носорога – 32100 ± 390 лет (СОАН-5552) (Шпанский, Печерская, 2009). Эта находка пещерного льва на сегодняшний день является самой молодой в равнинной части Западной Сибири. Анализы образцов из других местонахождений дали запредельный возраст для метода (Таблица 25). Существование льва в сартанское время могло продолжаться в бассейне р. Тавда (приток р. Тобол), здесь в местонахождениях Балакина, Гари I и Евалга (радиоуглеродный возраст 15,2-24,3 тыс. лет) найдены его остатки (Сериков, 2007), но прямых радиоуглеродных дат по этому материалу в настоящее время не получено. Сравнение наиболее молодых радиоуглеродных дат по пещерным львам из разных частей его ареала, показывает более раннее его исчезновение на территории Западно-Сибирской равнины и более позднее в Якутии, на Урале и в Европе (Stuart, Lister, 2011).

Таблица 25 – Результаты радиоуглеродного датирования костей *Panthera spelaea* из местонахождений Западно-Сибирской равнины (Шпанский, Святко, 2018)

Местонахождение	Коллекционный номер	Кость	Номер анализа	^{14}C возраст	Калиброванный возраст (2sd)	% коллагена	C:N _{at}
Красный Яр, р. Обь, Томская область	ПМ ТГУ 5/524	Humerus	UBA-28337	>48614		8.9	3.2
	ПМ ТГУ 5/644	Humerus	UBA-30469	Failed			
	ПМ ТГУ 5/3626	Humerus	UBA-30470	>46113		7.8	3.2
	ПМ ТГУ 5/4904	Humerus	UBA-30471	>46113		6.3	3.2
Сергеево, р. Чулым, Томская область	PM TSU 18/208	Metacarpale IV	UBA-38455	34280 ± 737	38406-34724	7.7	3.2
Зырянское, р. Чулым, Томская область	PM TSU 23/32	Humerus	UBA-38456	>44500		6.8	3.2
Усть-Ишим, Омская область	Омский музей	Humerus	UBA-38457	>48660		3.7	3.2
Таборы, Знаменский район, Омская область	Омский музей	Cranium	UBA-38458	>48278		7.2	3.2
Исаковка, р. Иртыш, Горьковский район, Омская область	Омский музей	Scapula	UBA-38459	>48666		8.0	3.2
Омск, р. Иртыш	Омский музей	Pelvis	UBA-38460	46928 ± 4242		7.3	3.2

Значительно позже вымирают некоторые растительноядные млекопитающие. Почти одновременно, около 10-12 тысяч лет назад, в пределах Западно-Сибирской равнины вымерли мамонты, шерстистые носороги, бизоны и широкопалые лошади (рисунок 83). Самая молодая радиоуглеродная дата по остаткам мамонтов получена из обн. 26 на р. Пяк-Яха (правый берег Обской губы) за полярным кругом, она составляет 9530 ± 120 лет (ЛУ-4788) (Астахов и др., 2004). Близкую дату (10000 ± 70 лет, ЛУ-1153) имеет труп “Юрибейского” мамонта (Дуброво, 1982).

Шерстистый носорог просуществовал до конца плейстоцена и самая поздняя дата 10770 ± 250 лет (СОАН-4757) получена из местонахождения Луговское (Орлова и др., 2008). Неожиданный результат дало радиоуглеродное датирование остатков *Elasmotherium sibiricum*

из Кожамжара (Павлодарская область), нескольких местонахождений в Курганской и Тюменской областях, самые молодые даты оказались в интервале 29-45 тыс. лет (Kosintsev et al., 2014; Shpansky et al., 2016а).

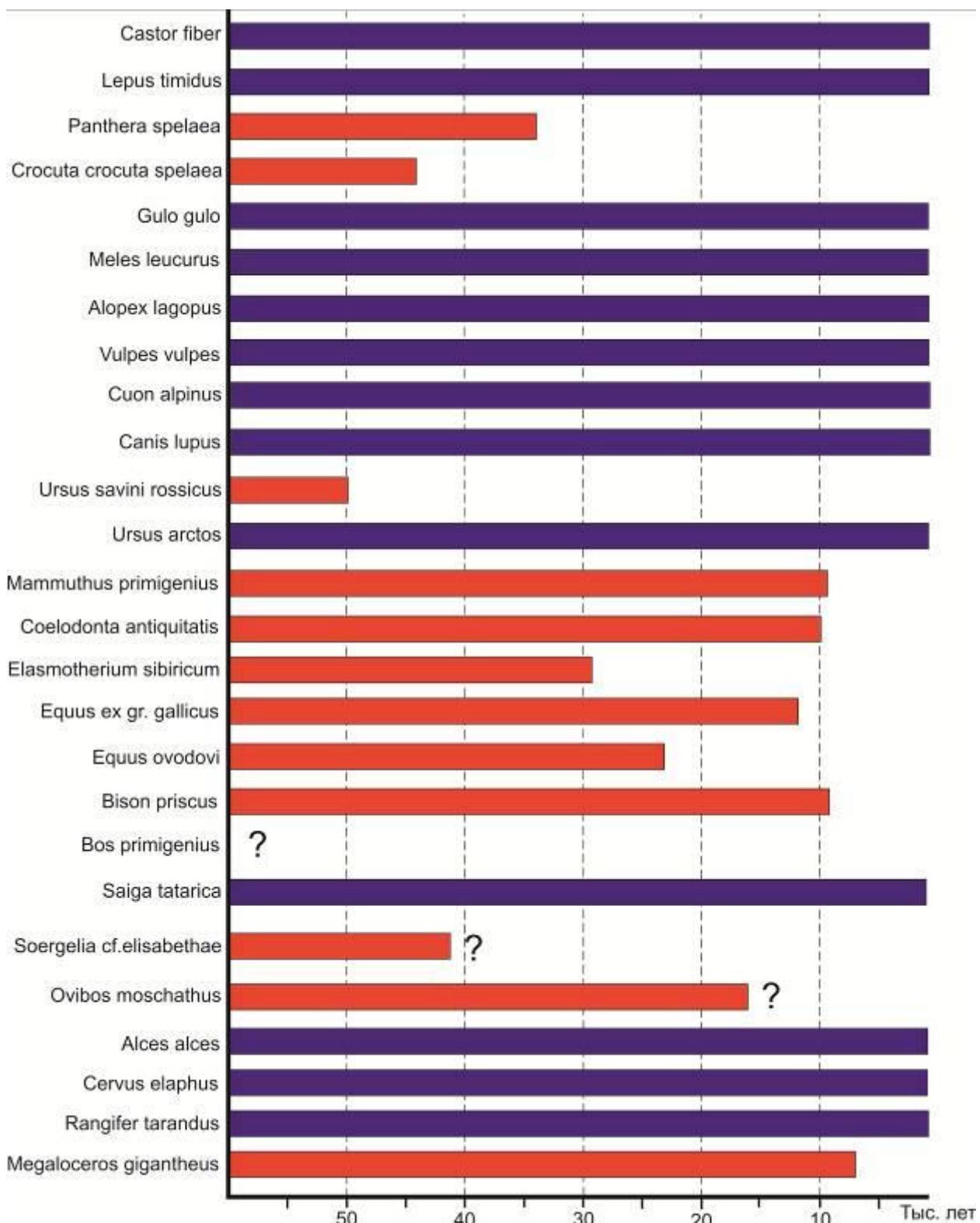


Рисунок 83 – Время вымирания крупных млекопитающих мамонтовой фауны на территории Западно-Сибирской равнины по радиоуглеродным данным

Вымирание еще одного “реликта”, мелкой лошади *Equus ovodovi*, относимой к древнему подроду *Sussemionus* Eisenmann, произошло на границе каргинского термохона и сартанского криохона. Новые датировки из местонахождений Тараданово (28340 ± 800 лет, SPb-1340) и Чик (23200 ± 800 лет, SPb-1343) указывают на достаточно позднее ее исчезновение (Plasteeva et al., 2015).

Время вымирания самых массовых видов мамонтовой фауны – бизона и широкопалой лошади близко ко времени вымирания мамонтов и шерстистых носорогов. По этим видам крайне мало радиоуглеродных дат, но их существование продолжалось до начала голоцене. Последние исследования показали, что самые молодые радиоуглеродные данные получены из Предалтайской равнины и полуострова Ямал. По последним данным самые молодые даты для лошади получены из Абайской котловины (11920 ± 210 лет, СОАН-6613) (Русанов и др., 2010) и с р. Юрибей, местонахождение Меретаяха (11900 ± 130 лет, СОАН-7276) (Косинцев, 2008). Для бизона самые молодые даты получены с р. Коксы (12090 ± 120 лет, СОАН-6615), с р. Алей (12300 ± 450 лет, СОАН-8087), бассейн р. Иртыш (Черноозерье; 10900 ± 70 лет, ГИН-15032) и р. Орда (9320 ± 95 лет, СОАН-4568) (Русанов и др., 2010; Зарецкая и др., 2015; Васильев и др., 2007).

Дольше других видов задержались гигантские олени и, предположительно, овцебыки. Второй половиной сартанского времени датируются единичные находки *Ovibos moschatus* в устье Оби и юго-востоке Западно-Сибирской равнины (Маркова и др., 2013), а его вымирание на Таймыре произошло около 2700-3000 лет (Верещагин, 1971). Голоценовые находки гигантских оленей известны из местонахождений Новосибирской области – Преображенка 6 (7865 ± 40 лет, GrA-56935) и Сопка 2 (7925 ± 40 лет, GrA-56934) (van der Plicht et al., 2015). Несколько голоценовых дат получено также из местонахождений Приангарья от 8890 до 10320 радиоуглеродных лет и Черниговского карьера Кемеровской области (10055 ± 45 лет, OxA-13026). Самыми молодыми находками гигантского оленя, на сегодняшний день, являются неполный скелет из Камышлова (Свердловская область; Шпанский, 2014а), его радиоуглеродный возраст составляет (6816 ± 35 лет, KIA-5669) и череп из местонахождения Редут на реке Миасс (6968 ± 33 лет, KIA-5668) (Stuart et al., 2004). Столь молодые даты указывают на сохранение на юге Сибири рефугиума с благоприятными условиями для обитания *Megaloceros giganteus* (van der Plicht et al., 2015).

Перестройка фауны крупных млекопитающих при переходе от плейстоцена к голоцену выглядит следующим образом. Крупные млекопитающие в конце позднего неоплейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины представлены четырьмя отрядами, а в голоцене только двумя (Таблица 26). Вымерло 14 видов, еще 7 значительно изменили свой ареал, полностью вымерли представители отрядов Proboscidea и Perissodactyla. В отряде хищных,

происходит структурная перестройка, – вымирают крупные хищники, тяготевшие к открытым и полузакрытым ландшафтам, – пещерный лев, малый пещерный (степной) медведь и пещерная гиена. Широко распространяются мелкие хищники семейства куньих (рода *Mustela* и *Martes*), а из кошачьих – рысь. Барсук и росомаха сохраняются в тех же пределах и численности, песец ограничивается северной частью ареала. В целом, в экологической структуре фауны голоцене доминантными становятся лесные виды (Таблица 27), в отличие от плейстоценовой фауны с доминированием видов открытых ландшафтов.

Таблица 26 – Распределение видов крупных млекопитающих по отрядам в позднем неоплейстоцене и голоцене Западно-Сибирской равнины (Шпанский, 2003б с изменениями)

Отряд	Число известных форм	Из них вымерших	Изменили ареал	Распространились в голоцене
Carnivora	16*	3	3	9?
Proboscidea	2	2		—
Perissodactyla	5**	5		—
Artiodactyla	9	4	4	
Итого	32	14	7	9?

*Численность современных видов хищников дана по Н.Г. Шубину (1992)
** Требует уточнения существование в позднем неоплейстоцене носорогов *Elasmotherium sibiricum* и *Stephanorhinus kirchbergensis*

Для центра Русской равнины в позднем плейстоцене М.В. Саблиным (2001), на основе данных палеолитических памятников, также отмечается достаточно ранняя перестройка мамонтовой фауны в средневалдайское (каргинское) время. Так же как и на территории Западно-Сибирской равнины, она выражается в том, что уже в памятниках датированных моложе 40 тыс. лет не встречаются остатки «пещерных» хищников *Ursus spelaeus* и *Crocuta crocuta spelaea*, а остатки *Panthera spelaea* становятся единичными. Среди парнокопытных исчезают *Megaloceros giganteus* и *Bos primigenius*, а многочисленными становятся остатки *Rangifer tarandus* и *Ovibos moschatus*. В это же время, на территории Южного и Среднего Урала в пещерных ассоциациях много остатков *U. spelaeus*, в отдельных пещерах (пещ. Тайн, Игнатьевская и др.) их количество исчисляется тысячами, а геологический возраст остатков от 11840 ± 50 лет (ГИН-8400) до 41000 ± 1800 лет (ГИН-8402) и древнее (Косинцев, Воробьев, 2001). П.А. Косинцевым и А.А. Воробьевым (2001) предложено объяснение неравномерного распределения медведей. По их мнению, *U. spelaeus* (и *U. savini rossicus* в Сибири) тяготел к «плакорным, зональным ландшафтам», а *U. arctos* к азональным ландшафтам закрытого типа и поэтому остатки бурого медведя многочисленны в аллювиальных местонахождениях и на палеолитических стоянках Русской равнины, расположенных по берегам рек, а остатки пещерного медведя редки. Это предположение не подтверждается данными по крупным многовидовым аллювиальным местонахождениям Западно-Сибирской равнины (Таблица 18). В этих местонахождениях (древнее 40 тыс. лет) остатки степного медведя по численности не

уступают бурому медведю (Шпанский, Черноус, 2012б), а в местонахождениях моложе 40 тыс. лет они не встречаются. Высокая численность пещерной гиены сохраняется во второй половине позднего неоплейстоцена в пределах Северо-Западного и Центрального Алтая (Агаджанян, Шуньков, 2018).

Таблица 27 – Ландшафтно-биотические группы крупных млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины в голоцене

Обитатели открытых ландшафтов (степей, лугов и полупустынь)	Обитатели смешанных и таежных лесов	Обитатели тундры
<i>Vulpes corsac</i> <i>Marmota baibac</i> <i>Saiga tatarica</i>	<i>Ursus arctos</i> * <i>Vulpes vulpes</i> * <i>Canis lupus</i> <i>Mel es leucurus</i> <i>Gulo gulo</i> Мелкие куницы родов <i>Mustela</i> и <i>Martes</i> <i>Lynx lynx</i> * <i>Lepus timidus</i> <i>Castor fiber</i> <i>Alces alces</i> <i>Cervus elaphus</i> <i>Capreolus capreolus</i>	<i>Alopex lagopus</i> <i>Ursus maritimus</i> <i>Ovibos moschatus</i> ** <i>Rangifer tarandus</i>
*Виды, присутствующие и в открытых биотопах		
**Лесной подвид северного оленя сезонно проникает глубоко в лесную зону		

Такие различия в пространственно-временном распределении «пещерных» хищных могут указывать на ухудшение условий существования для них на равнинных территориях в конце позднего неоплейстоцена. Можно предположить, что это связано с нарастающей континентальностью и аридизацией климата на обширных равнинах, ксерофитизацией растительности, сокращением кормовой базы (стадных копытных). Еще одним вероятным фактором, ограничивавшим их распространение является сложность с поиском укрытий для зимовок (у медведей) и рытье нор (у гиен) на равнинах. Расчлененный рельеф Урала и Алтае-Саянской горной области такие убежища предоставлял в изобилии, что и отразилось на более длительном сохранении здесь популяций этих хищных, не смотря на конкурентные отношения с палеолитическим человеком.

Перестройка фауны млекопитающих в конце позднего неоплейстоцена, сопровождавшаяся некомпенсированным вымиранием доминантных видов, произошла из-за достаточно быстрых (по геологическим масштабам времени) изменений физико-географических условий среды обитания. Для мамонтовой фауны Западной Сибири перестройка заключалась в преобразовании единого для всей территории тундростепного териокомплекса («гиперзонального перигляциального комплекса» по Э.А. Вангенгейм, 1977, с. 145) позднего неоплейстоцена в ряд узкозональных с широтным распространением голоценовых комплексов – степной, лесостепной, таежный и тундровый. Основной причиной этого изменения было, по-видимому, потепление климата, увеличение количества зимних

осадков, поднятие уровня грунтовых вод, оттаивание верхней части многолетней мерзлоты и, как следствие, заболачивание обширных территорий и общая перестройка структуры природных зон и ландшафтов, восстановление лесной зоны. По мнению автора, главными изменениями были продолжительность и качество демисезонных периодов. Соотношение температур теплого и холодного времени в году можно анализировать по продолжительности и по абсолютным значениям. В настоящее время южнее 60° с.ш. в Западной Сибири среднегодовые температуры выше нуля, продолжительность теплого периода составляет 6,5-7 месяцев, среднемесячная температура июля составляет +18-22°C, а января около -16-22°C. Главной отличительной особенностью распределения современных температур является очень длинные демисезонные периоды (весна и особенно осень) с общей продолжительностью до 3,5 месяцев, в течение которых суточные температуры находятся близко к нулю и часто за сутки температура становится то положительной (днем), то отрицательной (ночью). На графике это хорошо отражено в виде горизонтальной «полочки» (рисунок 84, кривая С). Вторым важным параметром современного климата является высокое количество выпадающих осадков, особенно в виде снега (до 30-60 см), в юго-восточных областях равнины они достигают 450-600 мм в год (Кемеровская и Томская области), на юго-западе 200-300 мм (Курганская, Петропавловская, Кустанайская области). Севернее 60° с.ш. среднемесячные температуры января находятся в интервале от -21°C на юге до -28°C на севере, для июля среднемесячные от +18°C до +4°C, а сумма годовых осадков от 400 до 600 мм (Мячкова, 1983; Величко и др., 2007).

Данные изучения естественных обнажений и буровых колонок, вскрывающих разрезы голоценовых торфяников, показали, что «...наиболее ранние фазы торфообразования восходят к интервалу 10-11 тыс. лет некалиброванной радиоуглеродной шкалы (12-11,5 тыс. лет в пересчете на календарное время)» (Величко и др., 2007, с. 20; Kremenetski et al., 2003). Переход от подстилающих песков и супесей к торфяникам плавный без признаков перерыва или несогласия – происходит постепенное насыщение слоя растительными остатками и сокращение объема минеральных компонентов (Величко и др., 2007; Вотах, Климанов, 1994). Такой плавный переход возможен в рамках единой фациально-генетической сукцессии, когда происходит заболачивание озера или отшнуровавшейся речной старицы (например, в Сергеево), поэтому не может быть рассмотрено как общее правило.

Во время зырянского оледенения с его бореально-холодной каргинской эпохой были широко распространены перигляциальные тундровые и лесотундровые ландшафты. Предполагаемые, по данным спорово-пыльцевого метода, температуры самого теплого (июля) и самого холодного (января) месяцев и вытекающая из них среднегодовая температура для позднего неоплейстоцена не отражают более полного распределения температур в течение года.

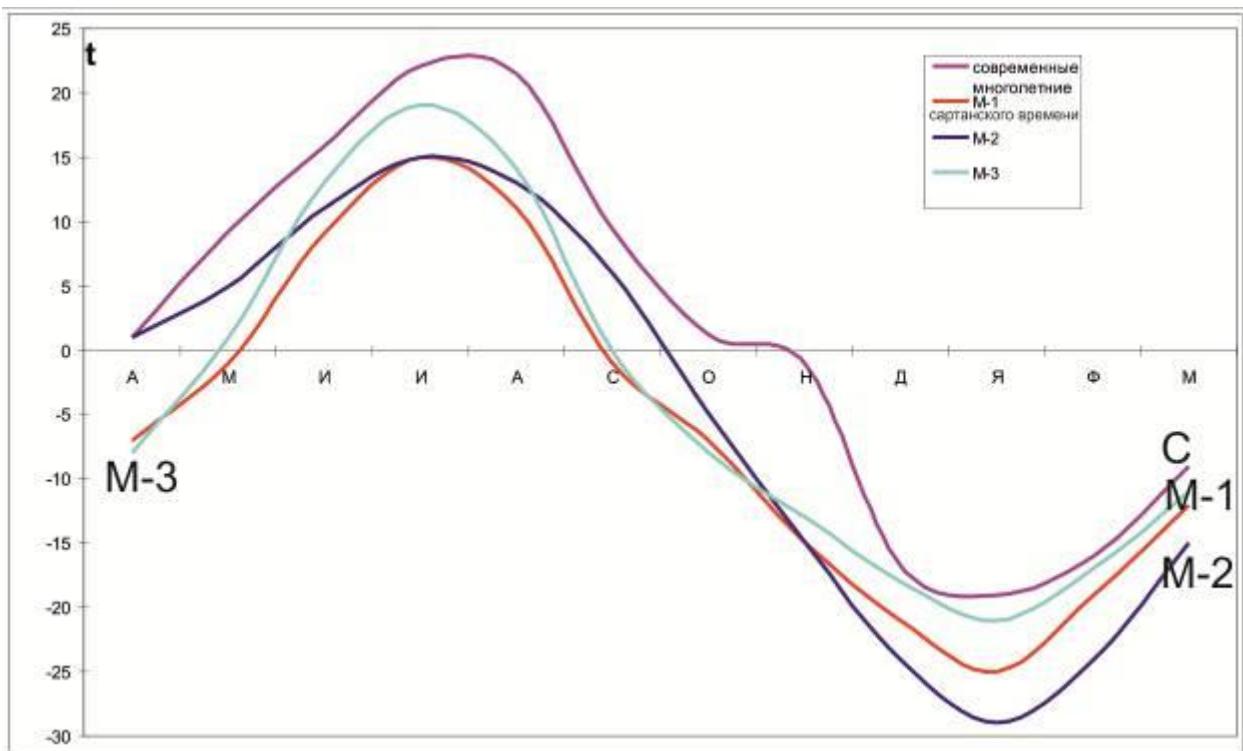


Рисунок 84 – Распределение среднемесячных температур на юго-востоке Западно-Сибирской равнины: С – современные многолетние в Томском Приобье; модели возможного распределения среднемесячных температур в холодную эпоху позднего неоплейстоцена: М-1: теплый сезон (T) короткий и холодный, холодный сезон (X) длинный и холоднее современного ($T < X$, среднегодовая $t = -6^{\circ}\text{C}$)
 М-2: теплый сезон (T) длинный, но абсолютные значения не высоки, холодный сезон (X) с такой же продолжительностью, но экстремально холодный ($T < X$, среднегодовая $t = -5^{\circ}\text{C}$)
 М-3: теплый сезон (T) короткий, но с высокими абсолютными значениями, холодный сезон (X) длинный, но абсолютные значения не высоки ($T < X$, $t = -4^{\circ}\text{C}$)
 С – современное распределение температур: теплый сезон длинный и имеет высокие абсолютные значения, холодный сезон примерно равен теплому сезону по продолжительности и абсолютным значениям. Совокупная продолжительность демисезонных периодов 2-3 месяца (осень длиннее весны), с колебаниями температур относительно 0°C ($T \geq X$, $t + 1.5^{\circ}\text{C}$). По оси X обозначены месяцы, начиная с апреля и по март

Низкая среднегодовая температура может быть получена тремя способами (рисунок 84): 1) если абсолютные значения отрицательных температур и продолжительность холодного периода превышают положительные температуры и их длительность (Модель 1); 2) при одинаковой длительности теплого и холодного сезонов, абсолютные значения отрицательных температур должны быть больше (Модель 2); 3) при близких максимальных абсолютных значениях положительных и отрицательных температур, продолжительность холодного сезона была больше (Модель 3). Данные палинологов указывают, что для каргинского времени наиболее вероятным был первый вариант температурных соотношений. Модель 1 распределения среднемесячных температур предполагает короткое и относительно прохладное лето и длинную и достаточно холодную зиму (снижение температуры до $-60\text{-}70^{\circ}\text{C}$ не обязательно). При этом

летние температуры вполне достаточны (особенно при слабой облачности) для вегетации травянистых растений. А увеличение продолжительности холодного периода происходит за счет крайнего сокращения демисезонных периодов, т.е. переход между зимой и летом и наоборот происходил очень быстро за 2-3 недели. И общая продолжительность этих периодов не превышала 1-1,5 месяцев. Весенние положительные среднесуточные температуры могли наступать достаточно поздно, но тонкий снежный покров рано таял на открытых пространствах и склонах южной экспозиции. Пыль на снегу еще больше ускоряла таяние снега, которое происходило, вероятно, до того как земля существенно оттаивала, следовательно, почти не происходило поглощения зимней влаги. Отсутствие глубокого протаивания, предполагает прохладное ветреное лето, с температурами, в среднем более низкими, чем современные. Осень, вероятно, наступала примерно в то же время, что и сейчас (или, возможно, даже позднее из-за меньшего снежного покрова и, следовательно, большего поглощения тепла). Рассчитанная автором по методике В.А. Климанова (2006) продолжительность безморозного периода южнее 60° с.ш. в конце позднего неоплейстоцена составляла 93-100 дней. Благодаря зимним ветрам почти не было случаев температурных инверсий, поэтому зимние температуры могли быть даже выше нынешних. Однако из-за маломощности снежного покрова, поверхность почвы не была изолирована от холодного воздуха и имела большую зимнюю потерю тепла, что приводило к большему воздействию мороза, чем наблюдается ныне – днища долин, где инверсии создают исключительно низкие температуры, в наши дни обычно защищены изолирующими покровом глубокого снега. Можно предположить, что именно короткие и относительно сухие демисезонные периоды являлись одним из наиболее благоприятных факторов процветания мамонтовой фауны. Сухая осень и быстро наступающие морозы (на примере Восточной Якутии) способствуют благоприятной зимовке копытных животных, так как травы в этих случаях захватываются морозом в зеленом состоянии и, оставаясь в таком состоянии всю зиму, не теряют своей питательной ценности (Шелудякова, 1961). В случае продолжительной осени (с дождями и резкими температурными перепадами) травы желтеют и теряют свои кормовые качества, превращаясь в солому.

В случае моделей 2 и 3 из-за относительно высоких или продолжительных летних температур должно было происходить значительное протаивание многолетней мерзлоты, а это приводило бы к значительному увлажнению поверхности почвы и формированию заболоченных или переувлажненных участков. Такие участки значительно ограничивали бы распространение многочисленных копытных, широко распространенных в позднем неоплейстоцене.

Для конца плейстоцена А.А. Величко с соавторами (2007) отмечают значительное усиление аридизации в пределах Западно-Сибирской равнины с развитием «криоаридных

условий» и формирования «ландшафтов холодной пустыни» севернее 60° с.ш. Южнее, в пределах Обь-Иртышского междуречья, была развита область аккумуляции лёссов (Зыкин и др., 1998). Палеоботанические данные также указывают на иссушение климата, крайнее сокращение лесных сообществ и широкое расселение эфедры (Волкова, Кулькова, 1999). Этим данным соответствует резкое сокращение числа стадных копытных – лошадей и особенно бизонов (в многовидовых местонахождениях) с совокупного количества 60-65% остатков в каргинское время до 19% в сартанское время (Рисунок 52). Такой динамике условий среды способствовало увеличение площади суши за счет освобождения шельфа Карского моря на 300-400 км и «...экспансия морских льдов на севере Атлантики, резко сокращавшая поступление атмосферных осадков. Выхолаживанию и иссушению также способствовало длительное существование в течение года морских льдов в Северном Ледовитом океане и возрастание мощности Восточно-Сибирского антициклона» (Величко и др., 2007, с. 26-27).

На границе плейстоцена и голоцене (позднего дриаса и предбorealа) происходит резкая ландшафтно-климатическая перестройка. Причиной таких изменений являются цепь взаимосвязанных событий – быстрая деградация морских льдов Северной Атлантики привела к проникновению влажных воздушных масс в глубь Евразийского континента включая Западно-Сибирскую равнину и, как следствие, росту количества осадков. Эти изменения привели к быстрой смене ландшафтной обстановки Западно-Сибирской равнины – от экстремального «криоаридного опустынивания» к обширному заболачиванию (Величко и др., 2007). Этому процессу способствовали: слабо дренированная равнинная территория, низкая испаряемость в условиях сохранявшихся низких среднегодовых температур и высокостоящий водоупор в виде многолетней мерзлоты.

Интересные реконструкции климатических параметров голоцена получены с помощью информационно-статистического анализа палинологических данных и радиоуглеродного датирования по торфянику в устье р. Томь. Для пред boreального периода получены достаточно низкие температурные параметры: средняя температура июля около +15,5°C, средняя температура января -22,5°C, среднегодовая температура -4°C (Вотах, Климанов, 1994). Эти температурные параметры очень близки, рассчитанным для конца позднего неоплейстоцена (Величко, Фаустова, 2009). Но такие низкие температуры в начале голоцена сопровождались большим количеством годовых осадков – 450 мм (в настоящее время для этой территории сумма годовых осадков составляет 500-550 мм). Такое сочетание климатических параметров подразумевает протяженный и многоснежный зимний период.

Основным лимитирующим фактором для большинства крупных млекопитающих мамонтовой фауны, по мнению автора, являлся снеговой покров. Именно увеличение его мощности и календарной продолжительности существования покрова, на фоне изменения

общей влагообеспеченности, в конце позднего неоплейстоцена привело к вымиранию отдельных таксонов и изменениям в структуре фауны. Снег сильно ограничивает передвижение травоядных копытных и доступность пищи. Для крупных хищных снег значительно ограничивал скоростные возможности в преследовании добычи (лев, гиена и в меньшей степени волк) или поиск растительной пищи медведям. Детальные наблюдения за особенностями влияния снежного покрова на современных млекопитающих проведены А.Н. Формозовым (1990). По его данным, по мере того как снег становится глубже, а верхний слой его уплотняется от ветров и оттепелей, мелкие и среднего размера животные получают ряд преимуществ по сравнению с крупными, особенно копытными, острые копыта которых легко пробивают корку. Зайцы, лисы, волки, росомахи, не говоря уже о более мелких хищниках и грызунах, бегают по насту не только не проваливаясь, но даже не оставляя следов когтей. Копытные проламывают наст и ранят себе ноги. Они избегают делать большие переходы, как при чрезмерно глубоком, так и, при снеге, покрытом настом или ледяной коркой. Таким образом, высота снежного покрова в известных сочетаниях с рыхлостью или его плотностью играет большую роль в условиях передвижения животных в зимнее время.

Большой интерес представляет анализ показателя трудности перемещения по снегу. Для современных млекопитающих он введен Г.Ф. Бромлеем (1959). Он рассчитывается как отношение весовой нагрузки на след к высоте животного в груди (Таблица 28) (Шпанский, 2003б). Весовую нагрузку на след рассчитывают как отношение веса тела (в граммах) к сумме площадей всех стоп (в см^2) (Формозов, 1946; Насимович, 1955; Кузьмина, 1977).

Показатель трудности передвижения по снегу для всех вымерших млекопитающих превышает 10 г/см^3 , что, вероятно, может подтверждать лимитирующую функцию снега. Это особенно хорошо видно в графическом распределении полученных данных (Рисунок 85). Самый высокий показатель оказался у шерстистого носорога. У носорога Мерка, за счет большей площади стоп и большей длины свободной конечности, показатель трудности перемещения по снегу значительно ниже, но всё равно, превышает критический уровень. Исключением в этом списке является мамонт, его показатель колеблется в пределах $4,7\text{-}6,2 \text{ г/см}^3$ (из-за сложности в оценке прижизненного веса животных реальные цифры могут быть несколько выше), а у мамонта около $2,7\text{-}3,1 \text{ г/см}^3$. Но это не значит, что снег не являлся лимитирующим фактором для мамонта. Не затрудняя передвижение, он в значительной мере ограничивал поиск пищи. Мамонтам, несомненно, приходилось пользоваться на зимнем пастбище хоботом, чтобы отрывать траву и отправлять ее в рот (Машенко, 1998). Сильнее развитые и более длинные отростки конца хобота, чем у современных слонов обладали большой способностью к захвату, собиранию мелких растений – травы, листьев. Наличие в кормовой массе желудка шадринского мамонта мелких растений: мхов, бруслики, разнотравья,

– подтверждает еще раз травоядность этих зверей и то, что они паслись на лугах и преимущественно по долинам рек (Верещагин, Тихонов, 1990). Таким образом, если мамонтам приходилось отыскивать пищу кончиком хобота, маловероятно, чтобы они могли переносить глубокий снежный покров. В таблице 28 приведены также данные по некоторым современным млекопитающим, у которых показатель превышает 10 г/см^3 , и все они живут за пределами Западно-Сибирской равнины. Зависимость, большинства крупных млекопитающих, от высоты снежного покрова показывает относительную (или ограниченную) эврибионтность (приспособленность к разнообразным условиям обитания) представителей мамонтовой фауны.

Таблица 28 – Весовая нагрузка на след и показатель трудности перемещения по снегу для некоторых крупных млекопитающих (Шпанский, 2003б с исправлениями и добавлениями)

Виды	Весовая нагрузка на след, г/см^2	Высота в груди, см	Трудность перемещения по снегу, г/см^3
Магаданский мамонтенок (0,5 лет, \varnothing ступни – 15 см)	141,5	52	2,7
Ямальский мамонтенок (3-4 месяца, \varnothing ступни – 12x11 см пер., 10x8 см зад.)	119,5	38	3,1
Хатангский мамонт (55-60 лет, \varnothing ступни – 45 см)	663,2	140	4,7
Ленский мамонт (65-70 лет, \varnothing ступни – 46x50 см)	691,1	115	6,0
Березовский мамонт (\varnothing ступни – 42; 48 см)	782,9	140	5,6
Мамонт (для крупных остатков из Красного Яра, Томской обл.)	929	148	6,2
Бизон, самец (Красный Яр; \varnothing ступни – 18 см)	1474,4	75	19,7
Бизон, самка (Красный Яр; \varnothing ступни – 15,4 см)	1091,7	70	15,6
Зубр	1000-1300	70	14,3-18,6
Лось (Дальний Восток)	485	100	4,9
Пятнистый олень	989	56	17,6
Благородный олень (изюбр)	675	78	8,6
Кабан	414	41	10,1
Косуля	390	44	8,9
Горал	365	36	10,1
Кабарга	109	27	4,0
Лошадь (по остаткам из местонахождений Томского Приобья, \varnothing ступни – 11,3-13,2 см)	913,7-1257,5	80	11,4-15,7
Носорог Мерка (Горжов, Польша; \varnothing ступни передней – 32x20 см, задней – 23x15 см)	1842,8 (при весе 3 т)	80	23,0
Чурапчинский носорог (старая самка, \varnothing ступни передней – 19x15 см, задней – 13,4x10 см)	2023,8 (при весе 1,7 т)	62	32,6
Колымский носорог (взрослая самка, S всех стоп = 830 см^2)	1807 (при весе 1,5 т)	~55	32,9
Шерстистый носорог (для наиболее крупных остатков из Красного Яра, Томской обл.)	1994,34	60	33,24
Гигантский олень (Джамбул, Павлодарская обл.)	1250	87	14,4
Волк	89-114	40-45	2,2-2,5
Песец	40-60		
Росомаха	19,5-34,5	~10	2-3,5
Тигр амурский	552,0	40	13,8
Лев	396,3	38	10,4
Северный олень	140-180	60	2,3-3
Сайга	600-800	30-35	20,0-22,9

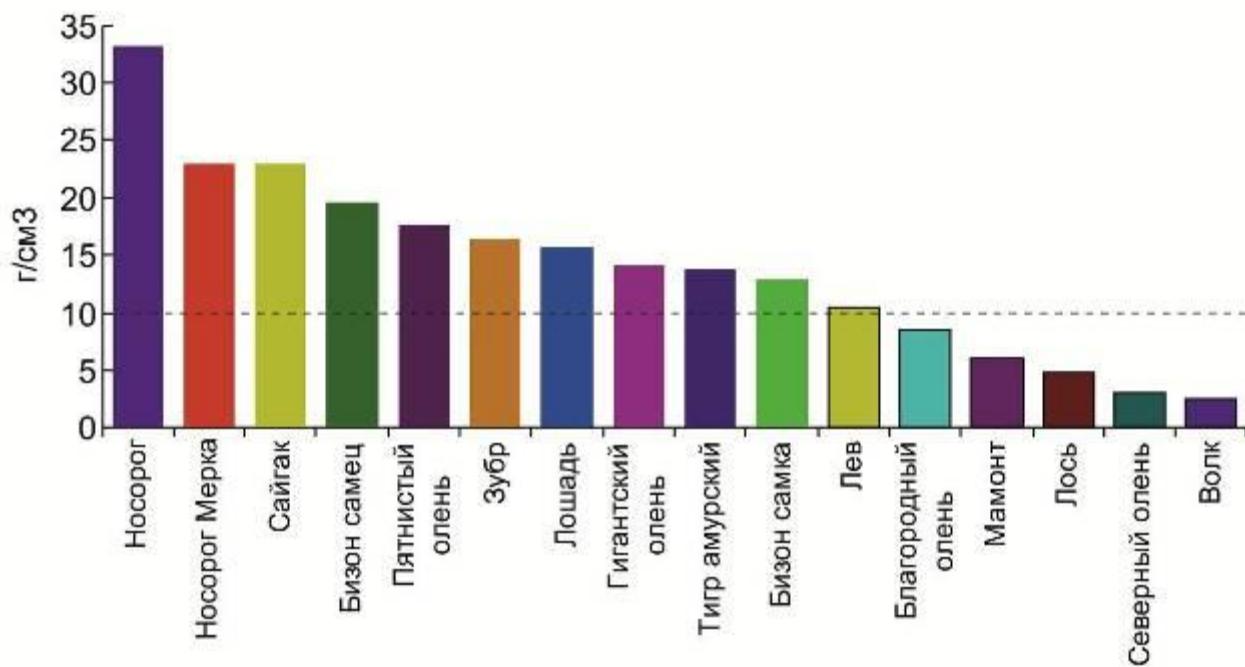


Рисунок 85 – Показатель трудности перемещения по снегу для некоторых крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена (Шпанский, 2003б с добавлением)

Подводя итог анализу условий существования мамонтовой фауны и вероятным причинам ее структурного разрушения в конце плеистоцена можно отметить несколько важных моментов: 1) изменения природной среды в конце позднего неоплейстоцена носили глобальный характер и включали ландшафтно-климатические изменения среды обитания фауны; 2) различные абиотические факторы окружающей среды оказывали неодинаковое по интенсивности воздействие на разные виды млекопитающих. Интенсивность действия абиотических факторов на крупных млекопитающих мамонтовой фауны во вторую половину позднего неоплейстоцена и голоцен показана в таблице 29; 3) скорость происходивших процессов ландшафтно-климатических изменений превышала возможности адаптивных изменений крупных млекопитающих; 4) в пределах Западно-Сибирской равнины вымирание происходило дифференцировано во времени и пространстве и затронуло специализированные формы, приспособленные к обитанию в открытых ландшафтах, в условиях малоснежья. Вымирание этих форм соответствует действию «закона относительной независимости адаптации», сформулированного Н.Ф. Реймерсом (1994, с. 71): «высокая адаптированность к одному из экологических факторов не дает такой же степени приспособления к другим условиям жизни (наоборот, она может ограничивать эти возможности в силу физиологоморфологических особенностей организмов)».

Таблица 29 – Воздействие абиотических факторов на крупных млекопитающих в позднем неоплейстоцене и голоцене (Шпанский, 2003б с изменениями)

Фактор	Интенсивность проявления		
	Каргинский интерстадиал	Сартанский криохрон	Голоцен
Влагообе спеченно сть	Умеренная, увеличивается биопродуктивность растительности	Незначительная (аридность), затруднение с водопоем в холодное время года	Значительная, легкий доступ к воде, но затруднительное передвижение из-за заболачивания больших территорий
Осадки	Увеличиваются не значительно; увеличение, предположительно, приходилось на летний сезон	Небольшое количество (около 200 мм/год), преимущественно в твердом виде	Увеличиваются в 2-3 раза, достигая 400-600 мм/год (на юго-западе 200-300 мм); осенью ухудшают качество кормов, зимой затрудняют передвижение и поиск пищи, приводят к заболачиванию и развитию древесной растительности
Температура	Среднегодовая ниже современной на 4-5°C, но годовые интервалы меньше за счет низких летних температур	Среднегодовая ниже современной на 8-10°C; годовая амплитуда меньше современной; межсезонные переходы короткие (до 1,5 месяцев), весеннее повышение и осенне снижение температур происходило быстро	Интервал годовых колебаний до 65-75°C; среднегодовая на большей территории выше или близка нулю; длинные межсезонные интервалы (до 3,5 месяцев), когда температура часто переходит через 0°C
Ветер	Вероятно, ограничивал распространение лесной растительности	Вероятно, более постоянный и сильный (часто более 10 м/с), способствовал поиску пищи, выдувая снег, летом сдувал насекомых	Большого значения не имеет, интенсивность и постоянство меньше неоплейстоценового
Грунты	Плотные, незначительным протаиванием в теплые сезоны	Более плотные, с обширным развитием многолетней мерзлоты	Мягкие, часто переувлажненные, заболоченные
Ландшафты	Открытые, достаточно однородные, с пойменными древесно-кустарниковыми зарослями	Открытые и однородные (в северной части развита «криоаридная пустыня»), способствовали свободной миграции больших групп животных	На значительной территории закрытые, часто заболоченные, что ограничивает миграции больших групп животных
Растительность	Лесостепная ксерофитная	Ксерофитная, с ухудшением кормовых свойств в конце криохрона	Зонально распределенная: степная, лесостепная, лесная и тундровая

5 Палеозоогеографические особенности распространения четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины

5.1 Палеозоогеографическое районирование Западно-Сибирской равнины в четвертичном периоде по данным исследования млекопитающих

Вопросы происхождения современной фауны тундры, с точки зрения исторической зоогеографии впервые проанализированы М.А. Мензбиrom (1934). Также вопросам происхождения и истории териофауны сибирской Арктики посвящено исследование И.Е. Кузьминой (1977). Широкий палеозоогеографический анализ териофауны территории бывшего Советского Союза, для четвертичного периода, был впервые выполнен Э.А. Вангенгейм (1977, 1982). Для анализа провинциальных отличий фаун ему был использован родовой уровень таксонов, что соответствует большому пространственному охвату проведенных исследований. Для территории Казахстана зоогеографический анализ таксономического разнообразия проведен Б.С. Кожамкуловой (1977). Анализ пространственной структуры мамонтовой фауны Северной Евразии был выполнен А.К. Агаджаняном (2001), но основное внимание уделено комплексам из пещер Северо-Западного и Центрального Алтая. Позднее региональные вопросы зоогеографии юга Сибири для позднего неоплейстоцена были проанализированы Д.Г. Маликовым (2015). При сравнительном анализе видовых составов фаун отдельных регионов юга Сибири, им было выяснено наибольшее видовое разнообразие в пределах Хакасии. Зональное распределение млекопитающих сартанского времени (поздний валдай) на Урале изучено Н.Г. Смирновым (2001), а позднее и каргинского времени (Смирнов и др., 2014). Им предложено название «гиперборейный комплекс» вместо мамонтового, а перигляциальную зону («гиперзону») он обозначает гиперборейной. В пределах зоны Н.Г. Смирновым выделено три подзоны – северная, типичная и южная. Анализ распространения и структуры мамонтовой фауны севера Западно-Сибирской равнины проведен А.В. Бородиным и П.А. Косинцевым (2001).

В схеме палеозоогеографического районирования плейстоцена Евразии территория Западно-Сибирской равнины имеет статус провинции, входящей в состав Европейско-Сибирской подобласти. На юге она граничит с Центрально-Азиатской подобластью. По традиционной схеме биохорологического районирования, в пределах провинции могут быть выделены округа или районы (Янин, 2009). На имеющихся, в настоящее время, материалах по ископаемым млекопитающим достоверное выделение в пределах Западно-Сибирской провинции более дробных биохорий возможно только начиная со среднего неоплейстоцена. Особенностью пространственного распределения млекопитающих в пределах Европейско-

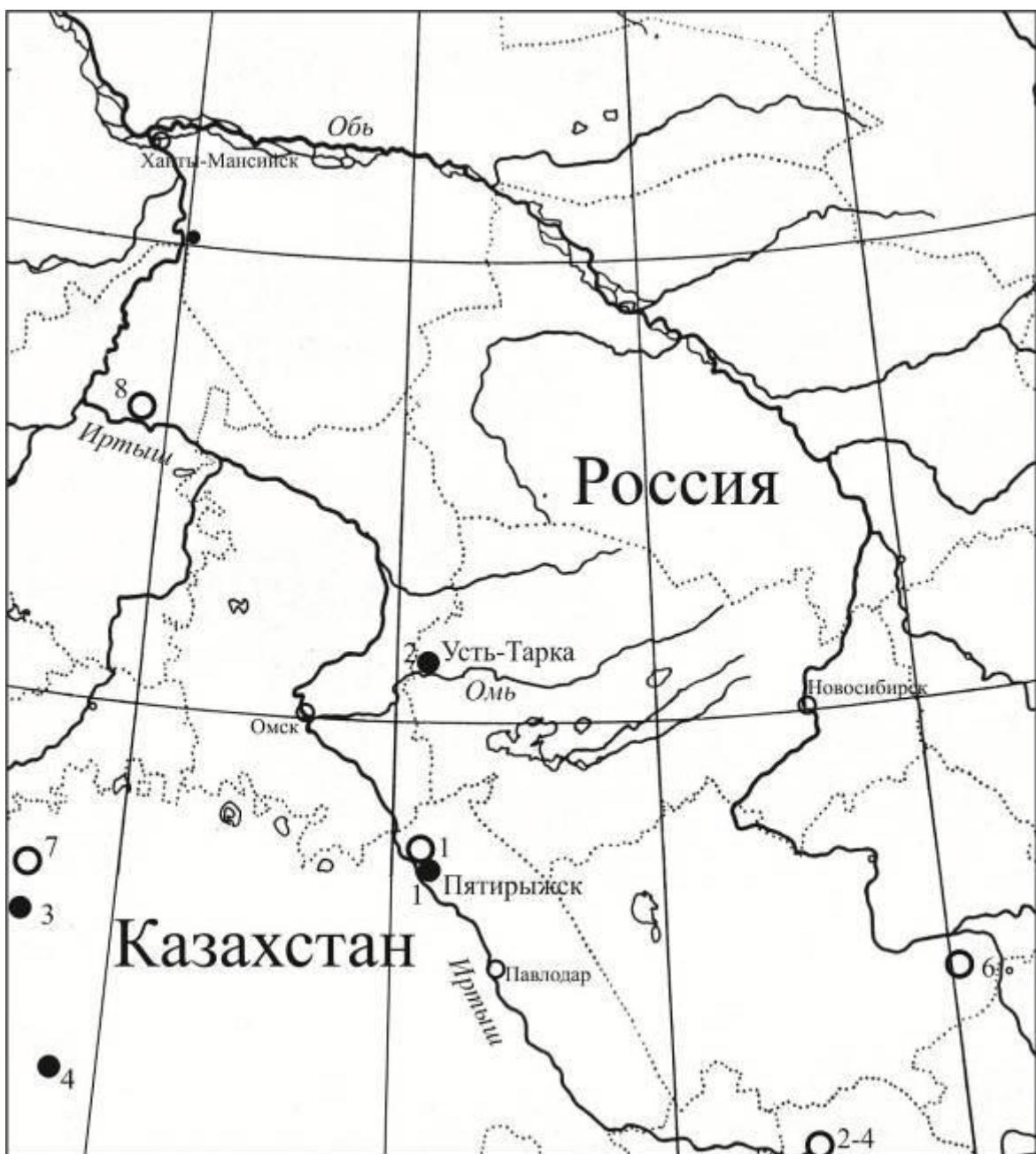
Сибирской палеозоогеографической подобласти в среднем-позднем неоплейстоцене является достаточно четкая выраженность широтной зональности в распределении ареалов млекопитающих. Максимальная близость видового состава млекопитающих разных провинций в пределах подобласти отмечается в позднем неоплейстоцене, во время наибольшего распространения перигляциальных ландшафтов и обитавшей в ее пределах мамонтовой фауны. На основе «смешанного» видового состава фаунистического комплекса и специфических ландшафтно-климатических условий его обитания было предложено выделение «перигляциальной зоны» (Вангенгейм, Равский, 1965) или «гиперзоны» (Величко, 1973), позднее названной «криогиперзона» (Величко, Зеликсон, 2001), чтобы подчеркнуть масштабы распространения многолетней мерзлоты. Территория перигляциальной зоны практически совпадает с Европейско-Сибирской палеозоогеографической подобластью, поэтому этот термин в территориально-географическом отношении является ее аналогом. Но термин «перигляциальная зона» не имеет традиционного в зоогеографии включения в название географической привязки, а смысловое содержание термина включает не только определенный видовой состав фауны, но в первую очередь ландшафтно-климатические данные: «...сезонную или вечную мерзлоту, растительность тундрового типа, интенсивное механическое выветривание, энергичные склоновые процессы, интенсивную ветровую деятельность, специфические деформации первоначальной текстуры пород» (Вангенгейм, 1977; с. 135), можно добавить еще – преимущественно ровные ландшафты открытого типа. В горных районах (Алтай, Саяны, Кавказ и др.) существовали мультиландшафтные или мозаичные смешанные фауны с очень богатым видовым составом (Агаджанян, 2001; Маликов, 2015). Таким образом, термин «перигляциальная зона» может быть использован в палеобиогеографии для обозначения, существовавшего в позднем (вероятно, начиная со среднего) неоплейстоцене, специфического биома суши зонального типа (Абдурахманов и др., 2007; Петров, 2006) или ландшафтно-географической зоны (Машкин, 2006). Для времени последнего оледенения в пределах перигляциальной зоны Э.А. Вангенгейм (1977) выделяет северную, переходную и южную подзоны. Автором для анализа пространственного распределения видов млекопитающих и районирования Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции использован термин широтный район, являющийся частью провинции, располагающийся в однородных ландшафтно-климатических условиях и характеризующийся на всем своем протяжении общностью видового и экологического состава млекопитающих.

5.2 Ареалы наиболее часто встречающихся видов крупных млекопитающих неоплейстоцена

В настоящем разделе проведен краткий палеозоогеографический анализ некоторых видов крупных млекопитающих, которые были распространены на территории Западно-Сибирской равнины до позднего неоплейстоцена. В анализ включены *Mammuthus trogontherii trogontherii*, *M. trogontherii chosaricus*, *Cervalces latifrons*, *Praeovibos priscus*, *Elasmotherium sibiricum*. Рассмотрение *M. trogontherii trogontherii* и *M. trogontherii chosaricus* сделано раздельно, несмотря на их подвидовой статус, так как они характеризуют разные фаунистические комплексы и достаточно хорошо представлены в ископаемом состоянии. В связи с тем, что автором в своей научной деятельности было уделено большое внимание исследованию *Stephanorhinus kirchbergensis*, его зоогеография рассмотрена наиболее подробного и в пределах всего Евразийского ареала. Для многих видов – *Elephas (Palaeoloxodon) namadicus*, *E. (Palaeoloxodon) antiquus*, *Gazella subgutturosa*, *Soergelia*, *Gulo cf. schlosseri*, *Panthera fossilis*, *Felis manul* и др. – известны единичные находки с юга Западно-Сибирской равнины, поэтому их палеозоогеографический анализ в настоящее время провести затруднительно. Анализ зоогеографического распространения доминантных видов мамонтовой фауны в пределах Палеарктики был выполнен Р.-Д. Кальке (Kahlke, 1999), им были построены карты ареалов почти всех крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена Северной Евразии. Позднее им был уточнен ареал *Saiga tatarica*, *Coelodonta antiquitatis*, *Mammuthus primigenius*, *Ovibos moschatus*, *Rangifer tarandus*, *Alopex lagopus* (Kahlke, 2014). Остатки представителей мамонтовой фауны в пределах Западно-Сибирской равнины встречаются очень широко и анализ этой фауны представлен автором в разделе 5.3.

***Mammuthus trogontherii trogontherii*.** В пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции трогонтериевый (или степной) слон был распространен широкой полосой от Северного Казахстана до нижнего течения р. Иртыш. В пределах Средней Азии и Центрального Казахстана находки трогонтериевого слона редки. Распределение местонахождений в некоторой степени отражает более высокую численность слона в южной части Западной Сибири, от 53° до 55° с.ш. (рисунок 86). В этих пределах отмечены находки скелетов трогонтериевого слона.

***Mammuthus trogontherii chosaricus*.** Хазарский слон в пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции был распространен примерно также как и его предшественник – трогонтериевый слон (рисунок 87). Эта преемственность ареолов хорошо отражает очень близкую экологическую специализацию слонов и сохранение благоприятных условий обитания.

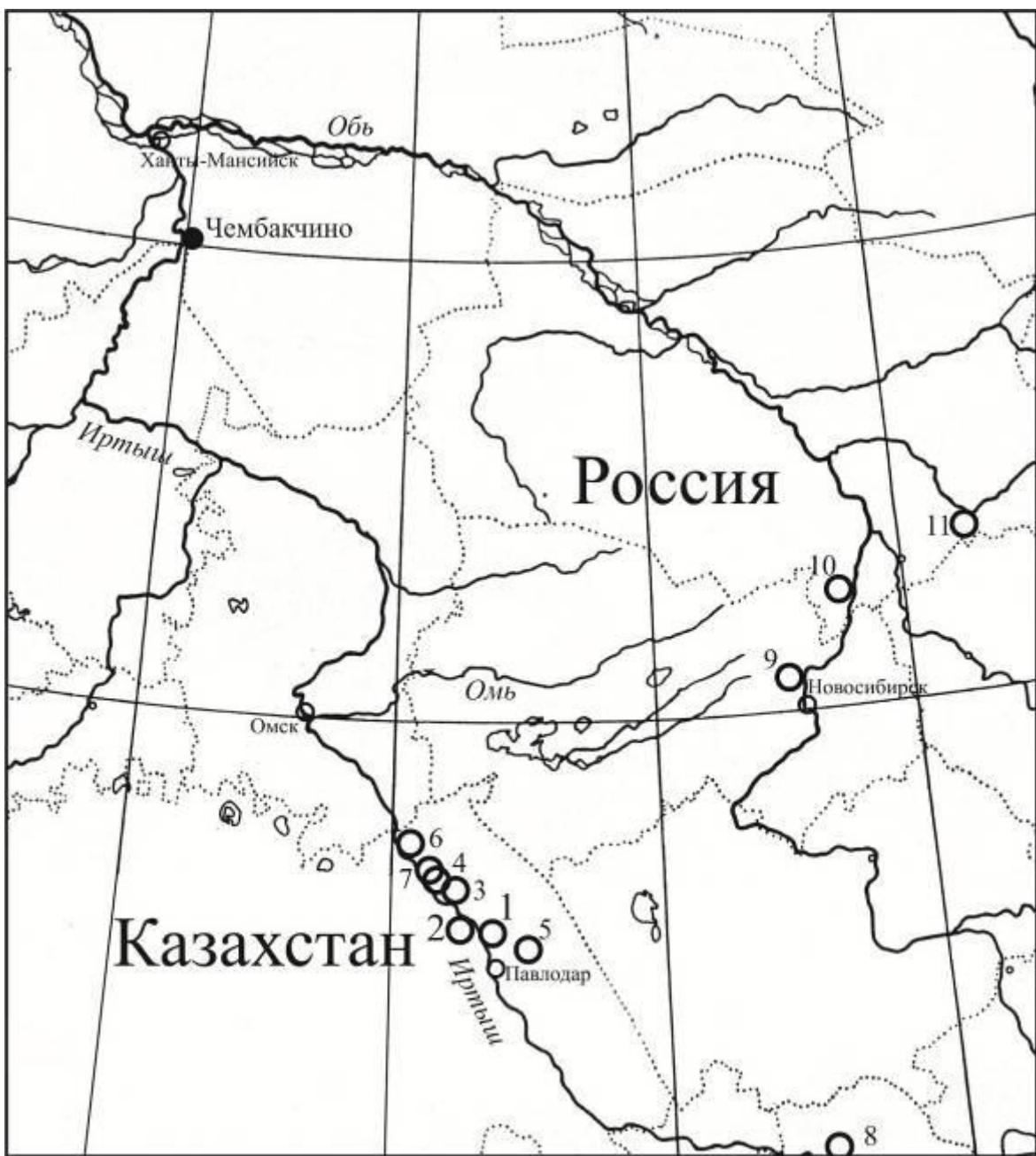


● местонахождения скелетов ○ находки зубов и отдельных костей

Рисунок 86 – Карта местонахождений скелетов и отдельных костей *Mammuthus trogontherii trogontherii* на территории Западно-Сибирской равнины (Шпанский и др., 2015 с добавлением).

Скелеты: 1 – Пятиризжск (Павлодарская обл.); 2 – Усть-Тарка (Омская обл.); 3 - фрагмент скелета в 75 км юго-западнее с. Тургай (определения П.Ф. Савинова) (Жылкибаев, 1975); 4 – фрагмент скелета западнее ж.-д. ст. Челкар около ст. Каир Актюбинской обл. (Жылкибаев, 1969). Отдельные кости и зубы: 1 – Железинка 1 (Жылкибаев, 1975); 2 – г. Усть-Каменогорск (Некоршев, 1958); 3 – с. Сугатовка Шемонаихинский район Восточно-Казахстанская обл.

(Бажанов, 1949); череп на р. Иртыш у устья р. Аблакетки; 4 – П. Глубокое Восточно-Казахстанская обл. в нижней части лёссовой толщи (глубина 14 м) кости; 5 – с. Абалак (Мартынов, 1957); 6 – плато верхнего Приобья (Рясина, 1962); 7 – Аул Жусалы, р. Ашилы правый приток р. Ишим; 8 – Скородум (Мотузко, 1970б)



● местонахождение скелетов ○ находки зубов и отдельных костей

Рисунок 87 – Карта местонахождений остатков *Mammuthus trogontherii chosaricus* на территории Западно-Сибирской равнины. 1 – Григорьевка (Павлодарская обл.); 2 – Жаскайрат; 3 – Качиры; 4 – 6 км юго-восточнее с. Бобровое правый берег Иртыша; 5 – Маралды; 6 – Урлютюб; 7 – Железинка (Павлодарская обл.); 8 – Усть-Каменогорск; 9 – Красный Яр (Новосибирская обл., слой 6); 10 – Уртам; 11 – Асино (Томская обл.). Отдельно обозначена находка скелета в Чембакчино

Остатки хазарского слона встречаются чаще, чем трогонтериевого. Они распределены широкой полосой от Северного Казахстана до нижнего течения р. Иртыш. Высокая частота встречаемости остатков слона в Павлодарском Прииртышье, отражает более высокую степень изученности. В краеведческих музеях всех областных центров Северного Казахстана, Омска и

Кургана присутствуют остатки хазарского слона. В целом, высокая встречаемость остатков хазарского слона, косвенно отражает его высокую численность на данной территории.

Cervalces latifrons. По старым представлениям широколобый лось существовал в пределах северной Евразии в раннем – начале среднего неоплейстоцена (Вангегейм, 1977; Кожамкулова, 1981). П.А. Никольский (2010) предложил для раннего неоплейстоцена распространение *Cervalces (Latifrons) alaskensis*, а для начала среднего неоплейстоцена *Cervalces (Latifrons) latifrons*. Материал из Западной Сибири для этих возрастных интервалов, до проведения необходимой ревизии, рассматривается автором, как принадлежащий *C. (Latifrons) latifrons*. Расселение широколобого лося происходило из Европы в восточном направлении (Никольский, 2010).

В раннем неоплейстоцене широколобый лось был распространен широкой полосой от Северного Казахстана (примерно, от 54°с.ш.) и до нижнего течения Иртыша (примерно, до 59° с.ш.). Южная граница его распространения обозначена местонахождениями Жана-Аул, Черноярка (Павлодарское Прииртышье), г. Зыряновск (Восточно-Казахстанская обл.), Петропавловск р. Ишим (Северо-Казахстанская обл.), (Громов, 1948; Кожамкулова, 1969). Севернее расположены местонахождения у г. Тобольск (Pavlov, 1906; Введенский, 1933), в устье р. Ишим (Громов, 1931), на р. Омь (Вангенгейм, Зажигин, 1965) и между Абалаком и Чёрной (Мотузко, 1975). Самыми северными находками являются местонахождения у п. Скородум, с. Карташово и «...фрагмент нижней челюсти» на бечевнике у Субботино в нижнем течении р. Иртыш» (Омская обл.) (Бородин, Косинцев, 2001; с. 245; Вангенгейм, Флеров, 1965; Мотузко, 1970б, 1975; Кожамкулова, 1981).

Для среднего неоплейстоцена известны местонахождения из «диагональных» песков тобольского горизонта у п. Уртам и п. Кривошеино (Томская обл.) (Мотузко, 1970а; Шпанский, 2005а), и Бахтинский яр, левобережье р. Енисей (Зубаков, 1972). Можно отметить, что распределение находок широколобого лося очень близко к географии большинства видов раннего – начала среднего неоплейстоцена и приурочено к южной половине Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции.

Praeovibos priscus. Находки праовибоса на территории Западно-Сибирской равнины встречаются крайне редко. Его появление связано с Восточной Сибирью (Шер, 1971), а экология животного оценивается как обитателя степных, но не арктических ландшафтов. Эта особенность наложила свой отпечаток на пространственное распространение праовибосов. В настоящее время, в пределах Западно-Сибирской равнины, находки распределены от 55° до 59° с.ш. Максимальное проникновение праовибоса на Запад зафиксировано находками в Центральной Европе (Мосбах, Франкенхаузен, Триммингам; Кожамкулова, 1981). Одной из самых ранних находок остатков *Praeovibos* sp. на территории Западно-Сибирской равнины

является неполный череп, найденный Р.А. Зиновой (1972, 1973) в галечниковых отложениях выше устья р. Ишим и относимый ею к позднему эоплейстоцену. Еще более ранней находкой может являться фрагмент верхней челюсти *Ovibovini* gen. indet., найденный в Бачатском карьере в отложениях моховской свиты Кузбасса (Форонова, 2001), сопоставляемой с первой половиной эоплейстоцена. В раннем неоплейстоцене праовибос *P. priscus* распространяется шире. Южная часть ареала обозначена находкой у с. Красноярка на р. Иртыш (Вангенгейм, Зажигин, 1965; Зинова, 1973). Северная часть ареала доходила до низовьев Иртыша, на бечевниках у Горнофилено найдены «две мозговые коробки» (Бородин, Косинцев, 2001, с. 245; Бобковская, 2002).

***Stephanorhinus kirchbergensis*.** Предложенный ниже анализ пространственно-временного распространения носорога Мерка более подробно приведен автором в специальной работе (Шпанский, 2017). Наиболее древними на сегодняшний день являются местонахождения в Средней Азии: Кошкурган в бассейне р. Сырдарьи и у Капчагайского водохранилища (рисунок 88, фиг. 1). Фауна Кошкургана и Капчагая (Южный Казахстан), включающая остатки носорога Мерка, имеет сходство с тираспольской фауной Восточной Европы. По присутствию многочисленных остатков *Paracamelus gigas* и скорлупы яиц страуса *Strutio* sp. можно предполагать, что формирование местонахождения произошло в начале раннего неоплейстоцена. По мнению Б.С. Кожамкуловой (2000), для Южного Казахстана в это время был характерен слабовозвышенный лесостепной ландшафт с участками сухих степей, где обитали гигантский верблюд, осёл и страус.

Эти наиболее древние находки остатков *S. kirchbergensis* в Казахстане, позволяют предположить Среднеазиатское происхождение этого животного. В Европе, что в Восточной, что в Западной, местонахождений носорога Мерка древнее второй половины раннего неоплейстоцена (миндель-II; MIS 15) не известно¹¹. Миграция носорога Мерка на север могла быть вызвана усиливающейся аридизацией климата в Средней Азии и достаточно интенсивными процессами горообразования и расчленения рельефа в пределах Тянь-Шаня и Памира (Синицын, 1962; Trifonov et al., 2012), этими же процессами можно объяснить смещение на север к началу среднего неоплейстоцена южной границы ареала носорога Мерка.

Для второй половины раннего неоплейстоцена на севере Казахстана установлено новое местонахождение *S. kirchbergensis* у с. Дальнее (Акмолинская обл.). В отложениях верхнежуншиликской подсвиты (MIS 15) в Тургайском прогибе найдена нижняя челюсть. Во второй половине раннего неоплейстоцена носорог Мерка очень быстро расширяет свой ареал, на западе проникая в Центральную Европу до Хейдельберга и Мосбаха II (Германия, ~600 и

¹¹ По мнению некоторых исследователей (Guerin, 1980; Sardella et al., 1998) возраст самых ранних находок в Западной Европе составляет 900-930 тыс. лет; большинство считает, что *S. kirchbergensis* в Европе появился не раньше 600-620 тыс. лет (Fortelius et al., 1993; Kahlke, 2001; van der Made, 2010).

~560-580 тыс. лет соответственно) и обитая в северо-западном Причерноморье – в Молдавии (Колкотова балка, у г. Тирасполь) и Украине (Беляевка, у г. Одесса). В Азии носорог Мерка доходит на восток до Чжоукоудяня 1 (Восточный Китай, ~500 тыс. лет; Tong, Wu, 2010) (рисунок 88, фиг. 1). Европейский и Восточно-Китайский центры крайне удалены как друг от друга, так и от предполагаемого центра распространения, и в меридиональном простирации представляют практически крайние части ареала. Местонахождение Дальнее, в настоящее время, является хорошим связующим звеном между западной и восточной частями ареала *S. kirchbergensis* во второй половине раннего неоплейстоцена.

Всплеск численности местонахождений (более половины) остатков носорога Мерка в Евразии, датированных началом среднего неоплейстоцена указывает на распространение наиболее благоприятных для него условий. Расселение второй волны носорога Мерка происходило в самом начале среднего неоплейстоцена, по геологическим меркам времени практически одновременно, из трех районов (рисунок 88, фиг. 2), названных автором условно: 1) Германский или Центрально-Европейский, 2) Западно-Сибирский и 3) Восточно-Китайский (Шпанский, 2017). Из Германского центра распространение происходило радиально в пределах Западной и Центральной Европы, включая Британские острова (особенно много находок в графстве Эссекс, не менее 5 местонахождений), Францию, Польшу, Украину и др. Проникновение *S. kirchbergensis* на юго-восток Великобритании могло произойти несколько раньше, в самом конце раннего неоплейстоцена, в конце миндельского (Эльстер 2, MIS 12) оледенения, сопровождавшегося значительным понижением уровня мирового океана (до 70 м ниже современного). Местонахождения в Великобритании являются самыми западными в ареале носорога Мерка. На Апеннинский полуостров носорог Мерка проникает во второй половине среднего неоплейстоцена, в Италии E. Billia (Billia, 2005; Persico et al., 2015) отмечает 11 местонахождений – 4 на северо-востоке и 7 в центральной части, возраст этих местонахождений определен как конец среднего – начало позднего неоплейстоцена.

Вторым центром распространения, вероятно, являлся юг Западной Сибири. По мнению автора, отсюда распространение носорога Мерка произошло по трем направлениям: на запад, восток и север. Миграция носорога Мерка на запад происходила через Южный Урал (Sataev, 2008) и Нижнее Поволжье, где местонахождения довольно многочисленны (Черный Яр и др.; Громова, 1935; Беляева, 1940). Отсюда далее по долине р. Волги он значительно продвинулся на север Русской равнины. Нахodka у г. Рыбинска (правый берег р. Шексна; Беляева, 1939) является самым северным местонахождением ($58^{\circ}05'$ с.ш., $38^{\circ}50'$ в.д.) среднего неоплейстоцена для Европейской части ареала. Одновременно из Прикаспийской низменности вдоль западного побережья Каспийского моря носороги могли проникнуть на Кавказ (в Азербайджан). Миграция на Кавказ могла осуществляться одновременно несколькими видами

стефаноринусных носорогов – *S. etruscus brachiycephalus*, *S. kirchbergensis*, известных из местонахождений Закавказья и Северного Кавказа близкого геологического возраста (Авакян, 1959; Барышников, 1987). По мнению Г.Ф. Барышникова (1987), носорог Мерка в Азербайджане задержался до начала позднего неоплейстоцена, его остатки отмечаются в мустерьских отложениях пещеры Азы. Вторым направлением распространения носорога Мерка из «Западно-Сибирского центра» было продвижение в долину р. Иртыш и на юго-восток Западно-Сибирской равнины в целом. Здесь в Обь-Иртышском междуречье, Кузбассе и Верхнем Приобье известно несколько местонахождений начала среднего неоплейстоцена (тобольский горизонт, MIS 11-9; Shpansky, Billia, 2012). По долине р. Обь *S. kirchbergensis* проник довольно далеко на север, до Киндала ($59^{\circ}08'$ с.ш., $80^{\circ}35'$ в.д.), что является самой северной точкой ареала в Западной Сибири (Шпанский, 2016). Распространение на восток в Забайкалье и северо-восток в Якутию является третьим направлением расселения носорога Мерка из Западной Сибири. Нахodka зуба на юге Красноярского края (Качулька; $53^{\circ}47'$ с.ш., $92^{\circ}53'$ в.д.) является первой для этого региона и служит важным связующим звеном в пространственном распространении этих носорогов между находками в Западной и Восточной Сибири (Шпанский, 2016). Но не исключено, что восточная линия могла распространиться и из Китая на север в Забайкалье (Иркутск) и на северо-восток в Якутию (р. Вилюй; $63^{\circ}40'$ с.ш., $121^{\circ}03'$ в.д.; Дуброво, 1957) и далее, вплоть до берегов Восточно-Сибирского моря. Местонахождения на реках Чондон ($\sim 70^{\circ}30'$ с.ш., $138^{\circ}10'$ в.д.; Kirillova et al., 2016) и Яна в Якутии (Мусс Хая; $70^{\circ}43'$ с.ш., $135^{\circ}25'$ в.д.; Шпанский, Боескоров, 2018) являются на сегодняшний день самыми северными из известных и выходят за Полярный круг. Они же являются самыми восточными точками ареала (рисунок 88, фиг. 2). Эти находки остатков носорога Мерка говорят о весьма широком распространении в тобольское время теплых и влажных условий, позволивших проникнуть далеко на север (вплоть до $70\text{--}71^{\circ}$ с.ш.) кустарниковой растительности по долинам рек.

Для начала среднего неоплейстоцена (тобольское время) южная граница ареала носорога Мерка в Западной Сибири смещается на север Казахстана (географически в южную часть Западно-Сибирской равнины). Причем большая часть известных местонахождений приурочена к юго-восточной части Западной Сибири, включая и более северные местонахождения Красный Яр, Асино, Киндал в Томском Приобье (Shpansky, Billia, 2012; Шпанский, 2016). На западе Казахстана и Западной Сибири находок носорога Мерка пока не известно, самой западной находкой в этом регионе является местонахождение Кирилловка ($67^{\circ}42'$ в.д.) в бассейне реки Ишим. В среднем и нижнем течении р. Волги остатки *S. kirchbergensis* достаточно многочисленны. Подобный разрыв в ареале может быть связан либо с ландшафтно-климатическими условиями территории – на западе Казахстана происходила интенсивная

аридизация климата и развивались открытые ландшафты с постепенным опустыниванием, что для обитателя пойменных зарослей было неблагоприятно. К началу максимального оледенения носорог Мерка в пределах Восточной Сибири вымирает. В бассейне р. Волги (Саратовская область) носорог Мерка, вероятно, обитал еще во второй половине среднего неоплейстоцена (Billia, 2008). На Южном Урале (Башкирия) также для второй половины среднего неоплейстоцена отмечены находки зубов в пещере Верхняя (Sataev, 2008) и на р. Уфе (П.А. Косинцев, устное сообщение).

Третьим вероятным центром распространения носорога Мерка в начале среднего неоплейстоцена являлась восточная часть Китая и Корея (рисунок 88, фиг. 2). Здесь расположены самые южные местонахождения носорога (Чжоукоудянь 20, Турубонг и др.) в интервале от 36°30' до 40° с.ш. и до 127°31' в.д. (Billia, 2011). Эта часть ареала могла иметь значительную степень изоляции от остального евроазиатского распространения *S. kirchbergensis*.

Таким образом, своих максимальных размеров ареал носорога Мерка достигал в начале среднего неоплейстоцена (около 400-300 тыс. лет назад). В Западной Сибири ареал проходил довольно широкой полосой между 49° и 59° с.ш., в пределах Южного Урала и Прикаспийской низменности он сужался. В горной части Урала остатки носорога Мерка пока не обнаружены. В Восточной Европе ареал опять расширяется, как на север до 58° с.ш., так и на юг до 46° с.ш., проникая на Кавказ (~39°30' с.ш.). В Центральной и Западной Европе ареал носорога Мерка сужается и смещается на юг, находясь между 52°50' с.ш. (в Великобритании, Польше и Германии) и 42° с.ш. (в Италии). В целом, в пределах Евразийского ареала *S. kirchbergensis*, наибольшая плотность находок приходится на Центральную Европу и Поволжье, в азиатской части ареала местонахождения рассеяны не равномерно и в целом их частота значительно меньше. Такая неравномерность, вероятно, связана с большей аридностью климата во внеледниковой зоне бореальной Азии и локальным распространением благоприятных ландшафтов для лесного носорога, каковым являлся носорог Мерка.

Заключительный этап существования носорога Мерка приходится на поздний неоплейстоцен. Во время максимального оледенения (250-130 тыс. лет) *S. kirchbergensis* исчезает на большей части своего ареала, продолжая существовать в Центральной и Южной Европе (Германия, Хорватия и Италия) (Kahlke, 1975; Billia, 2011; Made, 2010). Причиной, такого значительного сокращения ареала, явилась сильнейшая аридизация климата во второй половине среднего неоплейстоцена и крайнее сокращение или даже исчезновение древесной растительности и лесных ландшафтных систем.

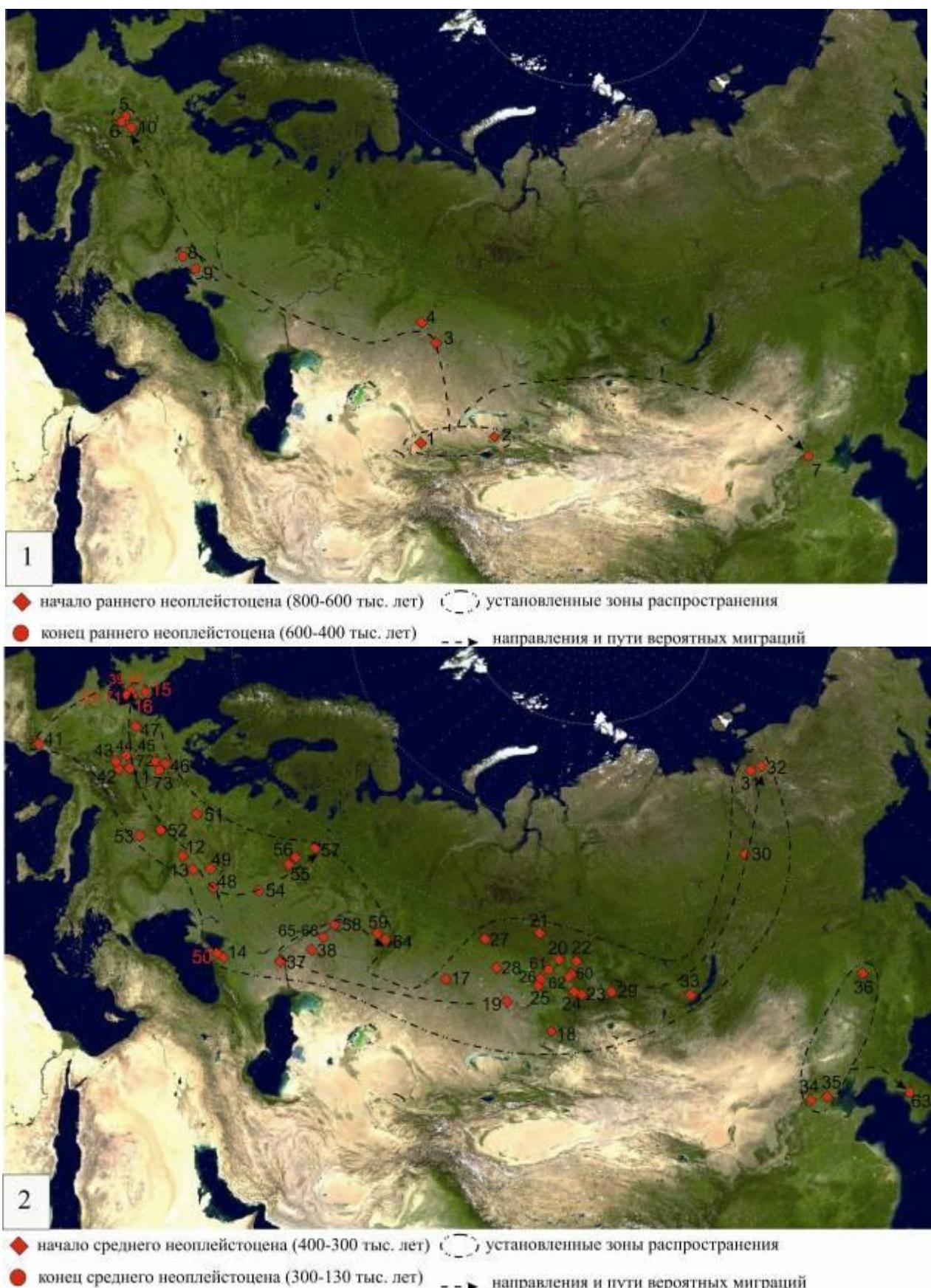


Рисунок 88 – Географическое положение местонахождений *Stephanorhinus kirchbergensis*: 1) ранний неоплейстоцен; 2) средний неоплейстоцен. Номера местонахождений соответствуют списку, приведенному автором (Шпанский, 2017)

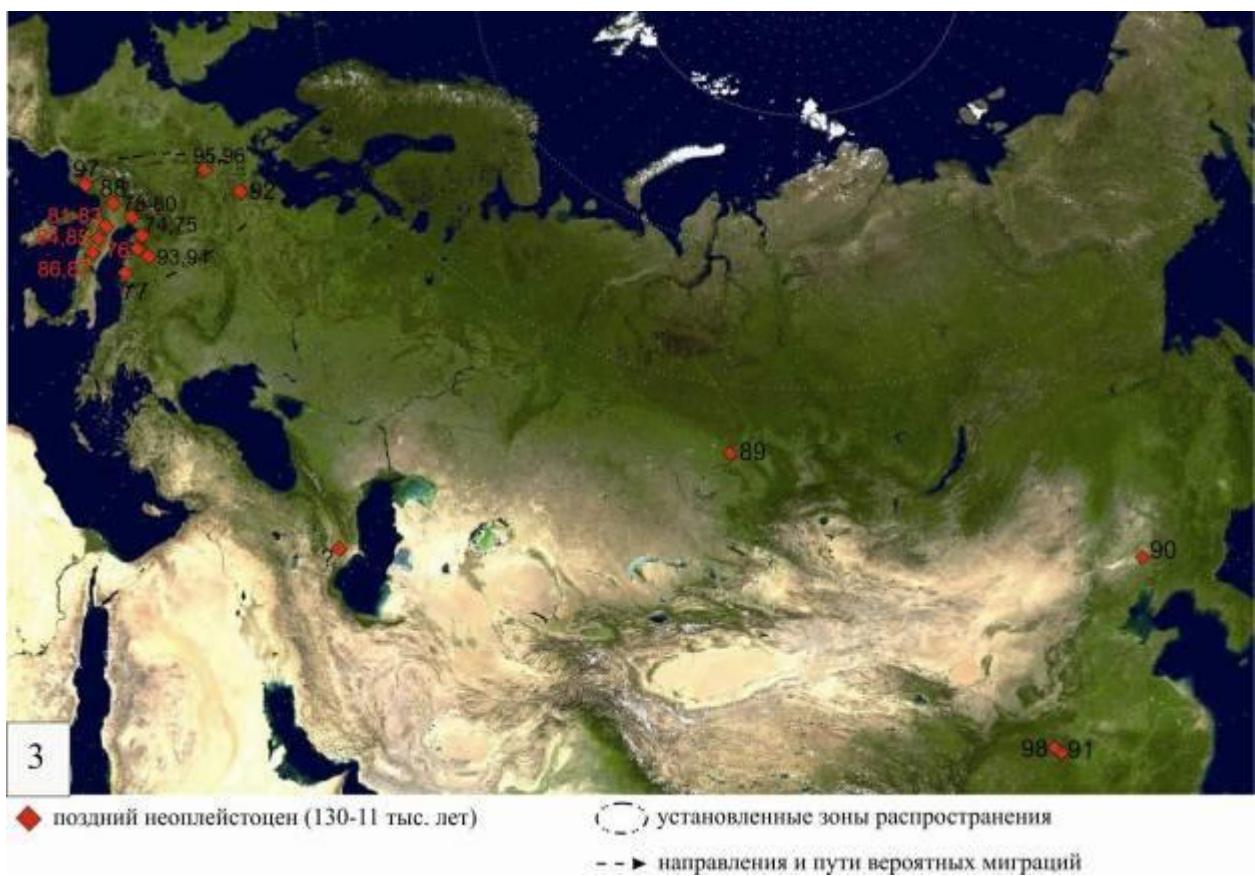


Рисунок 88 – Географическое положение местонахождений *Stephanorhinus kirchbergensis*: 3) поздний неоплейстоцен. Номера местонахождений соответствуют списку, приведенному автором (Шпанский, 2017)

В начале позднего неоплейстоцена носорог Мерка сохраняется в четырех¹², крайне удалённых друг от друга рефугиумах: Центрально-Европейском, Китайском и две единичные находки в Малютино (Курская обл.; Алексеева, 1990) и Красный Яр (Новосибирская обл.) (рисунок 88, фиг. 3). В Центральной Европе, в Германии (Тюрингия) и Хорватии (Kahlke, 1977; Lacombat, 2009 и др.), а также в Италии (Billia, 2005) известно несколько местонахождений, чей геологический возраст определен в интервале 120-104 тыс. лет. В Тюрингии его остатки достаточно многочисленны, материалы из Таубаха принадлежат не менее 76 особям, включая детенышей и подростков (Kahlke, 1977), а в Центральной Италии E. Billia (2005) отмечает семь местонахождений. Самым северным проникновением *S. kirchbergensis* для Западной и Центральной Европы в начале позднего неоплейстоцена стало распространение его в долине р. Варта (Warta), бассейн р. Одра (Gorzow Wielkopolski, Poland; 52°50' с.ш.).

В «Китайском» рефугиуме (местонахождение Ксяйгушан, провинция Ляонин) носорог Мерка сохранялся в начале позднего неоплейстоцена и даже проник по долине Янцзы далеко на

¹² Возможно, пятым рефугиумом является Южный Карабах (Азербайджан, Кавказ), здесь из мустьеерских слоев в пещ. Азых определены остатки носорога Мерка (Барышников, 1987), но описание этих остатков до сих пор не опубликовано.

юг, поднявшись на значительные высоты хребта Дабашань. Местонахождение Шенонджи «пещера Носорога» (провинция Хубэй) ($31^{\circ}40'20''$ с.ш. $110^{\circ}25'12''$ в.д.) находится на высоте более 2000 м (Tong, Wu, 2010). Это местонахождение является самым южным и самым высотным из известных на сегодняшний день.

Самой поздней находкой остатков *S. kirchbergensis* в Китае является Migong Cave ($\sim 32^{\circ}$ N, $\sim 110^{\circ}$ E) в бассейне р. Янцзы на юго-востоке Центрального Китая (Pang et al., 2017). Эта пещера находится в непосредственной близости от Rhino Cave, на высоте более 1000 м, остатки носорога Мерка также сопровождаются фауной Ailuropoda-Stegodon. Радиоуглеродное датирование остатков из этой пещеры показало очень молодой возраст остатков 13150 ± 190 BP, что соответствует самому концу плейстоцена (MIS 2).

Окончательное вымирание *S. kirchbergensis* в Европе произошло к началу последнего оледенения, в связи с усилившейся аридизацией климата и исчезновением благоприятных биотопов. А в Китае вымирание носорога Мерка может быть связано с интенсивностью расчленения рельефа и изменениями ландшафтов и биотопов, а также деятельностью палеолитического человека, которая значительно усилилась в позднем неоплейстоцене.

***Elasmotherium sibiricum*.** Эласмотерии на территории Западно-Сибирской равнины существовали с палеоплейстоцена до позднего неоплейстоцена (Шпанский и др., 2017). Его ранние остатки (из Подпуска и Моисеевки 1) не имеют видового определения, что затрудняет зоogeографический анализ. В Китае и Восточном Причерноморье в палеоплейстоцене существуют *Elasmotherium peii* и *E. chaprovicum*. Местонахождения юго-востока Западно-Сибирской равнины находятся между этими частями ареала, что имеет большое значение.

Максимального распространения эласмотерий (*Elasmotherium sibiricum*) достигает в раннем (по мнению Б.С. Кожамкуловой, 1981) и начале среднего неоплейстоцена (по мнению автора). Из 66 местонахождений разного геологического возраста, которые приводит Б.С. Кожамкулова (1981, с. 51-53), 20 местонахождений расположено в пределах Западно-Сибирской равнины. В последнее время к ним добавилось еще несколько новых находок с территории ЗСР (Kosintsev, 2014; Шпанский и др., 2017). Самую северную находку эласмотерия в отложениях раннего неоплейстоцена упоминает А.Н. Мотузко (1970б) из Скородума (Омская обл., 59° с.ш.). Вероятно, самой северной находкой эласмотерия из предгорий Урала, является череп из окрестностей г. Ирбита (Свердловская обл.), он найден в 1913 г. (Косинцев и др., 1994). Высокая численность эласмотериев сохранялась до Центрального Казахстана, отдельные находки отмечены еще южнее, в окрестностях Ташкента и Алматы (Kozhamkulova, 1981). Самой восточной находкой эласмотерия являются окрестности г. Чита (Громова, 1965). Но эта находка вызывает сомнения, так как, в пределах Восточной Сибири, других находок не

известно. Очень многочисленными остатки эласмотерия являются на Южном Урале, а со среднего неоплейстоцена в Поволжье и Восточном Причерноморье.

При достаточно широком географическом распространении эласмотериев в раннем неоплейстоцене в пределах Западной Сибири, Казахстана и Урала, его остатки не найдены в местонахождениях тираспольской фауны Восточной Европы (Алексеева, 1977а). В фаунах эоплейстоцена и среднего неоплейстоцена остатки эласмотериев известны. Л.И. Алексеева (1977а, с. 39) объясняет эту особенность «значительной залесенностью юго-западных районов» Восточной Европы. Не исключена и другая причина, в раннем неоплейстоцене, в пределах Средней Азии формируется новая форма – *Elasmotherium sibiricum*, которая приходит на смену предшествовавшей, *E. caucasicum*, распространенной в Восточной Европе в эоплейстоцене. Можно предположить, что более древняя форма к началу неоплейстоцена уже вымирает, а новая еще не успела вселиться.

Неясным остается пространственно-временное сосуществование в среднем неоплейстоцене *S. kirchbergensis* с сибирским эласмотерием *Elasmotherium sibiricum*. По отдельности эти носороги встречаются в сопровождении одних и тех же видов прииртышского фаунистического комплекса, например, в Григорьевке (Павлодарское Прииртышье) и в Зырянском (Восточно-Казахстанская область). Совместное нахождение эласмотерия и носорога Мерка впервые обнаружено в местонахождении у п. Кирилловка (Северо-Казахстанская обл.) на юге Западной Сибири. Здесь зуб *S. kirchbergensis* впервые обнаружен в одном слое со скелетом *Elasmotherium sibiricum* (Шпанский и др., 2017). Ранее, для местонахождения Кошкурган Б.С. Кожамкулова (2000) отмечала совместное нахождение остатков этих носорогов, но одновозрастность остатков из-за их разной сохранности вызывает сомнение.

Проведенное радиоуглеродное датирование некоторых костей эласмотериев, показало, что этот носорог продолжал существовать в позднем неоплейстоцене (Kosintsev, 2014; Shpansky et al., 2016а). География его распространения в это время была ограничена юго-востоком и юго-западом Западно-Сибирской равнины.

5.3 Пространственная структура фаун в пределах Западно-Сибирской равнины

В течение позднего плиоцена–палеоплейстоцена–эоплейстоцена обширная тургайская флористическая область трансформируется и сливается с бореальной евразиатской областью. В результате Западно-Сибирская равнина почти полностью входит в состав этой области и только полуострова Ямал и Гыдан входят в состав арктической флористической области (рисунок 89). Зоogeографическое районирование суши в плиоцене не совпадает с флористическим

районированием, по млекопитающим и моллюскам выделяется единая Палеарктическая зоогеографическая область (Невесская и др., 1986).

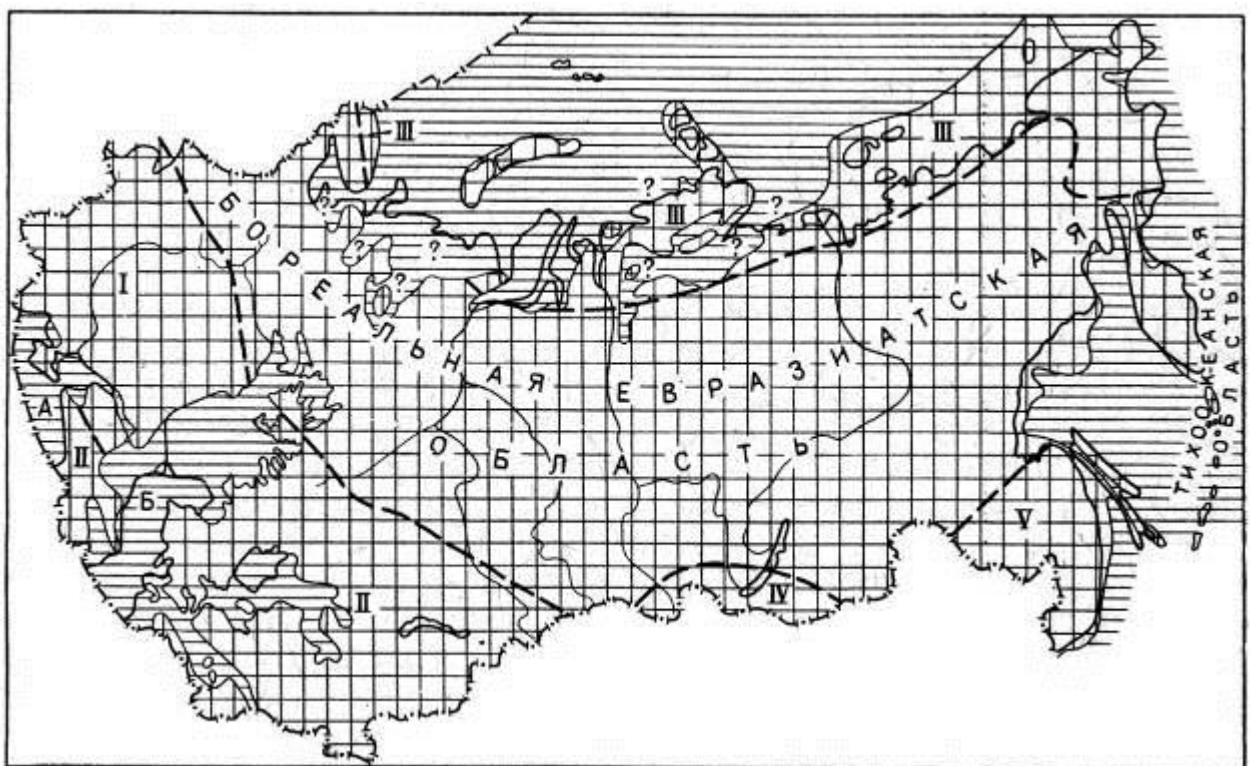


Рисунок 89 – Флористическое районирование территории бывшего СССР в позднем плиоцене – эоплейстоцене. Флористические области: I – Европейская; II – Средиземноморская; III – Арктическая; IV – Центральноазиатская; V – Восточноазиатская. Подпровинции Восточнопаратетической провинции Парагатетической биogeографической подобласти: А – Понтическая; Б - Каспийская (Невесская и др., 1986)

До позднего неоплейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины местонахождения крупных млекопитающих не известны севернее 61° с.ш. Севернее этой широты долгое время располагалась широкая полоса сплошных лесов, которые в течение палеоплейстоцена, эоплейстоцена и раннего неоплейстоцена менялись от смешанных лесов к светлохвойной, а затем темнохвойной тайге (Архипов, Волкова, 1994). Лесные массивы ограничивали распространение на север многих видов крупных млекопитающих, привязанных к открытым ландшафтам.

Для палеоплейстоцена (гелазия) сделать реконструкцию палеозоогеографического распространения, как отдельных таксонов, так и подпукс-лябяжинской фауны в целом, не представляется возможным из-за очень ограниченного количества местонахождений данного возраста. Известные местонахождения палеоплейстоцена расположены на юге Западно-Сибирской равнины и Кузбассе, в пределах $51-53^{\circ}$ с.ш. Видовые составы местонахождений (Таблица 9) отражают широкое развитие степных и лесостепных ландшафтов. Присутствие в

фауне слона Громова (*A. meridionalis gromovi*), лошади стеннового типа (*E. livenzovensis*), газелей и страуса предполагает широкое развитие «аридностепных пространств с безснежными зимами» (Кожамкулова, 1969; с. 121). Более северные пространства занимала зона темнохвойной тайги с редкой примесью широколиственных пород (Вангенгейм, 1977). Несмотря на скучность фактического материала для начала плейстоцена, Э.А. Вангенгейм (1982) предполагает существование в пределах Палеоарктической области устойчивых подобластей (Центрально-Азиатской, Европейско-Сибирской, Средиземноморской), охватывающих территорию бывшего СССР, сохраняющиеся до настоящего времени. Западно-Сибирская равнина в это время входила в Северо-Азиатскую провинцию Европейско-Сибирской подобласти. В составе фауны присутствуют как западные формы (*Equus livenzovensis*, *Mimomys pliocaenicus*, *M. praechungaricus*), так и центрально-азиатские (эласмотерий, антилоспира, газели, верблюд и, возможно, *Archidiskodon*¹³). В видовом составе фауны млекопитающих «около 2/3 систематического состава» являлись обитателями открытых и полуоткрытых ландшафтов (Гайдученко, 2003). По спорово-пыльцевым спектрам преобладающими ландшафтами были степи (до 94% пыльцы трав в спектрах) с березовыми колками и небольшими сосновыми борами по долинам рек (Зинова, 1982). В лесных массивах присутствовали лещина, ольха, граб и вяз. В приречных лесах жили бобры, олени, лоси, носороги (стефаноринусы). В условиях, чередующихся лугово-степных и лесных пространств, хорошо себя чувствовали слоны, носороги (эласмотерии), бизоны; в степных условиях обитали пищухи, тушканчики, лошади, газели, верблюды, страусы. Хищники подпружинско-лебяжинской фауны представлены формами средних и крупных размеров (эоцион, гиена, гомотериум, медведь), их распространение, вероятно, было интразональным.

В муккурской фауне, из местонахождения Исаковка 4, преобладают представители степных биотопов (Тесаков и др., 2016), что согласуется с данными В.С. Волковой (2008) о существовании на юге Западной Сибири в конце гелазия аридных, а позже семиаридных ландшафтов. Из-за единичных находок остатков млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины провести зоogeографический анализ с выделением биохорий провинциального значения затруднительно. С определенной уверенностью можно предполагать, что в пределах ЗСР существовало два района широтного простирания – южный с преобладанием открытых ландшафтов и северный с преобладанием лесных и лесо-тундровых ландшафтов.

Для эоплейстоцена многовидовых местонахождений крупных млекопитающих до настоящего времени не выявлено. В Кузбассе известны единичные находки крупных кошек,

¹³ Найдена *Archidiskodon* sp. в местонахождении Удунга (Забайкалье), имеющее позднерусцинский возраст (MN 16), по мнению Н.П. Калмыкова и Е.Н. Машенко (2009) позволяет предполагать более раннюю миграцию мамонтоидных слонов в Центральную Азию и последующее их распространение в другие районы Евразии.

слонов, лошадей. По мнению А.А. Круковера, «состав фауны из южных местонахождений свидетельствует о развитии степных ландшафтов при несколько большей, чем в центральных, влажности, приведшей к более широкому распространению островных лесов, на что указывает присутствие *Palaeoloxodon* и обилие *Clethrionomys*» (Волкова и др., 2002, с. 108). В местонахождениях нижнего течения Иртыша в составе «скородумовской фауны» совместно с представителями раздольинского комплекса присутствуют лемминги (*Lemmus* и *Dicrostonyx*), что позволяет предполагать распространение на севере в позднем эоплейстоцене тундро-степных ландшафтов (Смирнов и др., 1986).

Представители **вяткинского фаунистического комплекса** известны по разрозненным и малочисленным находкам в пределах южной половины региона. Э.А. Вангенгейм отмечает находки *Cervalces latifrons*, *Praeovibos* sp. и корнезубой полевки в устье р. Ишим у с. Красноярка и на р. Иртыш у с. Карташово (Вангенгейм, Зажигин, 1965; Вангенгейм, Флеров, 1965). Более широкий видовой состав млекопитающих раннего неоплейстоцена для севера Казахстана (=юга Западно-Сибирской равнины) приводит Б.С. Кожамкулова (Кожамкулова, 1969, 1981, 2000; Кожамкулова, Коченов, 1989). Она включает в него дополнительно *Soergelia* sp., *Bison schoetensacki*, *Palaeoloxodon namadicus*. Достаточно широкое распространение имели степные слоны *Mammuthus trogontherii trogontherii* (Шпанский и др., 2008, 2015). Автором совместно с П.А. Тлеубердиной описана находка одного из самых ранних *Stephanorhinus kirchbergensis* (Shpansky, Tleuberdina, рукопись). Ограниченнное количество местонахождений в значительной степени затрудняет анализ пространственного распределения млекопитающих раннего неоплейстоцена на территории Западно-Сибирской равнины. В настоящее время почти все местонахождения расположены в южной половине равнины. Это может быть связано с развитием широтного лесного пояса севернее 59° с.ш., что могло с одной стороны, ограничивать распространение фауны на север (представленной преимущественно видами открытых биотопов), а с другой стороны – в лесной зоне сохранение остатков животных в ископаемом состоянии происходит крайне редко (Очев и др., 1994). Поэтому дать оценку о широтной дифференциации вяткинской фауны затруднительно. На имеющемся материале по крупным млекопитающим можно предположить существование двух районов. Южный район охватывал северную половину современного Казахстана, на этой территории были развиты полупустыни, аридные степи, пойменные и приозерные кустарниковые и лесные заросли. Севернее 54° с.ш. известны единичные находки широколобого лося, овцебыка, бизона, лошади, степного (трогонтериевого) слона, крупных кошек. В местонахождении Скородум (~ 59° с.ш.) А.Н. Мотузко (1970б) отмечает находку эласмотерия. При этом, степень различий видового состава между южным и средним широтными районами минимальна и выражается в ограниченном распространении, в пределах южного района, некоторых видов – гиена, носорог Мерка, верблюд,

лесной слон и др. (рисунок 90). Не исключено, что ограниченность распространения этих видов связана с недостаточной степенью изученности (отсутствием местонахождений) данного временного интервала в более северных широтах.

Виды	Южный широтный район	Средний (переходный) широтный район	Северный широтный район
<i>Crocuta crocuta praspelaea</i>	_____		
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	_____		
<i>Paracamelus gigas</i>	_____		
<i>Equus hydruntinus</i>	_____		
<i>Palaeoloxodon ex gr. namadicus</i>	_____		
<i>Gazella subgutturosa</i>	_____		
<i>Panthera fossilis</i>	_____		
<i>Homotherium aff. ultimus</i>	_____		
<i>Praeovibos priscus</i>	_____		
<i>Soergelia sp.</i>	_____		
<i>Cervalces latifrons</i>	_____		
<i>Bison schoetensacki</i>	_____		
<i>Equus mosbachensis</i>	_____		
<i>Elasmotherium sibiricum</i>	_____		
<i>Mammuthus trogontherii trogontherii</i>	_____		

Рисунок 90 – Зоогеографическое распределение видов млекопитающих вяткинского фаунистического комплекса в пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции

Прииртышский – хазарский фаунистические комплексы среднего неоплейстоцена.

В фаунах среднего неоплейстоцена присутствует большое количество видов, которые продолжают своё существование и в позднем неоплейстоцене, а некоторые существуют до настоящего времени – сайга, благородный олень, бобр, бурый медведь, волк и многие виды мелких млекопитающих. В местонахождениях, расположенных севернее широты Омска, отмечено совместное нахождение остатков видов из разных современных ландшафтно-экологических условий (тундр и степей), чьи ареалы в настоящее время разобщены. Эти фауны получили название «смешанная фауна» (Тугаринов, 1929; Вангенгейм, 1977). Анализ различных точек зрения на причины формирования смешанных тафоценозов проведен Э.А. Вангенгейм (1977, с. 129-132). Концепция формирования «смешанных фаун»,

сформулированная А.Я. Тугариновым (1929), заключается в том, что ландшафтно-климатические условия, существовавшие в среднем-позднем неоплейстоцене, в достаточной мере удовлетворяли экологическим потребностям, как южных (степных), так и арктических видов. «Такими условиями должны были быть: открытый ландшафт при значительной ксеротермичности климата, достаточно холодного, с малым количеством зимних осадков... Известная комбинация климатических факторов и прежде всего высока континентальность при низких температурах могут обусловить создание ландшафта, который можно назвать тундростепным» (Тугаринов, 1929, с. 669). В «смешанных фаунах» среднего течения рек Обь и Иртыш, составляющих средний (переходный) широтный район Западно-Сибирской зоогеографической провинции, доминируют интерзональные виды, тяготеющие к открытым ландшафтам, тундровые формы крупных млекопитающих занимают подчиненное положение (рисунок 91). Среди мелких млекопитающих в местонахождениях нижнего течения р. Иртыш А.А. Круковер отмечает высокую численность тундровых форм (около 50% и более) (Круковер, Кривоногов, 1995; Волкова и др., 2002). Такое пространственное распределение видов млекопитающих отражает широкое распространение, для большей части территории Западно-Сибирской равнины (и других территорий Европейско-Сибирской подобласти), перигляциальных ландшафтов, специфических для среднего-позднего неоплейстоцена. Под перигляциальным ландшафтом понимают открытые тундро-степные ландшафты, обеспечивающие высокую биопродуктивность экосистем, с климатом холоднее современного и распределением влагообеспеченности в сторону жидких осадков и практически безснежных ветреных зим (Величко, 1973; Вангенгейм, 1977).

Выявленное пространственное распределение видов для среднего неоплейстоцена показывает более высокое таксономическое разнообразие в южном широтном районе и его значительное сокращение в переходном районе. При этом часть видов (гиена, бобр, сайга) известных только из южных местонахождений, в позднем неоплейстоцене проникают значительно севернее. Вероятно, это связано с недостаточной изученностью региона и крайне редкой встречаемостью указанных видов.

Западно-Сибирская равнина географически охватывает среднюю часть обширного ареала **мамонтовой фауны** и выделяется в Западно-Сибирскую палеозоогеографическую провинцию. При этом южная граница ареалов многих видов проходит значительно южнее границ собственно Западно-Сибирской равнины, охватывая пределы Казахстана (Кожамкулова, 1969, 1977). Самые южные местонахождения большинства видов крупных млекопитающих мамонтовой фауны расположены севернее 48-50° с.ш. Вероятно, эту широту можно рассматривать как южную границу распространения мамонтовой фауны для Западно-

Сибирской равнины и Казахстана. Южнее известны местонахождения сайги, архара, единичные находки бизона, благородного оленя, мамонта (Кожамкулова, 1969).

Виды	Южный широтный район	Средний (переходный) широтный район	Северный широтный район
<i>Crocuta crocuta spelaea</i>			
<i>Bos primigenius</i>			
<i>Camelus knoblochi</i>			
<i>Castor fiber</i>			
<i>Saiga tatarica</i>			
<i>Cervus elaphus</i>		—	
<i>Elasmotherium sibiricum</i>		—	
<i>Megaloceros giganteus</i>		—	
<i>Cervalces latifrons</i>		—	
<i>Panthera spelaea</i>		—	
<i>Ursus savini rossicus</i>		—	
<i>Ursus arctos</i>		—	
<i>Canis lupus</i>		—	
<i>Bison priscus</i>		—	
<i>Equus ex gr. mosbachensis-germanicus</i>		—	
<i>Coelodonta antiquitatis</i>		—	
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>		—	
<i>Mammuthus trogontherii chosaricus</i>		—	

Рисунок 91 – Зоогеографическое распределение видов млекопитающих прииртышского/хазарского фаунистических комплексов в пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции

Распространение видов мамонтовой фауны в пределах территории Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции было не однородным. Пространственное распределение находок остатков разных видов позволяет в пределах Западно-Сибирской палеозоо-географической провинции выделить три широтных района («подзоны» по Э.А. Вангенгейм, 1977; с. 138) – южный, средний (или переходный) и северный (Рисунок 92). Наибольшее видовое разнообразие достигало в южном и среднем палеозоогеографических районах.

Виды	Южный широтный район	Средний (переходный) широтный район	Северный широтный район
<i>Gazella subgutturosa</i>	—	—	—
<i>Ovis ammon</i>	—	—	—
<i>Bos primigenius</i>	—	—	—
<i>Camelus knoblochi</i>	—	—	—
<i>Felis (Lynx) lynx</i>	—	—	—
<i>Equus ovodovi</i>	—	—	—
<i>Marmota baibacina</i>	—	—	—
<i>Vulpes vulpes</i>	—	—	—
<i>Castor fiber</i>	—	—	—
<i>Crocuta crocuta spelaea</i>	—	—	—
<i>Meles leucurus</i>	—	—	—
<i>Ursus savini rossicus</i>	—	—	—
<i>Cervus elaphus</i>	—	—	—
<i>Megaloceros giganteus</i>	—	—	—
<i>Panthera spelaea</i>	—	—	—
<i>Alces alces</i>	—	—	—
<i>Gulo gulo</i>	—	—	—
<i>Ursus arctos</i>	—	—	—
<i>Bison priscus</i>	—	—	—
<i>Lepus timidus</i>	—	—	—
<i>Canis lupus</i>	—	—	—
<i>Equus ex gr. gallicus</i>	—	—	—
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	—	—	—
<i>Saiga tatarica</i>	—	—	—
<i>Mammuthus primigenius</i>	—	—	—
<i>Rangifer tarandus</i>	—	—	—
<i>Ovibos moschatus</i>	—	—	—
<i>Alopex lagopus</i>	—	—	—
<i>Ursus maritimus</i>	—	—	—

Рисунок 92 – Зоогеографическое распределение видов млекопитающих мамонтового фаунистического комплекса в пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции (Шпанский, 2003б с изменениями)

Средний район протягивался примерно от 54° до 58° с.ш. Южнее этого района отсутствовали бореальные виды – *Ovibos moschatus*, *Rangifer tarandus*, *Alopex lagopus*. Севернее этого района неизвестны или единичны остатки более южных видов – *Crocute crocute spelaea*, *Panthera spelaea*, *Ursus savini rossicus*, *Meles leucurus*, *Castor fiber*, *Megaloceros giganteus*, *Cervus elaphus*, *Bos primigenius*. Э.А. Вангенгейм (1977) в «переходной подзоне» отмечает северную границу ареала *Lagurus lagurus* и южную границу *Lemmus* и *Dicrostonyx*. Здесь же северную границу сурка отмечает Н.Г. Смирнов с соавторами (2014). Этую зону можно в некотором смысле назвать экотоном, вероятно, в ней наиболее благоприятно сочетались ландшафтно-климатические условия тундростепей с максимальным биоразнообразием и биопродуктивностью.

Среди бореальных видов наиболее глубокое проникновение на юг было у северного оленя и песца. Остатки *Rangifer tarandus* известны из местонахождений на р. Чумыш (Алтайский край) (Васильев и др., 2014), на р. Ишим в 8 км севернее г. Петропавловска (Кожамкулова, 1969). А.К. Агаджанян (2001) отмечает единичные находки северного оленя и песца в пещерах Окладникова и Денисовой. Южное распространение овцебыка для конца каргинского времени отмечено единичными находками по югу Томской области (56°40' с.ш.) в Чернильщиково (29603±603 лет; UBA-38454) (Шпанский, 2000б), в Сергеево (32,1-34,3 тыс. лет) и в Красном Яру (Shpansky et al., 2016b).

Наиболее северной находкой остатков пещерной гиены и бобра является местонахождение Красный Яр (Томская обл., 57°08' с.ш.) на р. Обь (Shpansky, 2006; Shpansky et al., 2016b). Для пещерного льва северная граница распространения достигает 61° с.ш., самым северным местонахождением является г. Ханты-Мансийск, несколько южнее в местонахождениях Гари I и Евалга (59°26' с.ш.) Ю.Б. Сериковым также найдены кости *Panthera spelaea* (Таблица 18) (Сериков, 2007; Chlachula, Serikov, 2011).

Достаточно широкое распространение с юга на север в Западной Сибири имели *Ursus arctos*, *U. savini rossicus*, *Megaloceros giganteus giganteus* от 50° до 60-61° с.ш. Бурый медведь, имея склонность к поеданию падали, вероятно, мог проникать достаточно далеко на север, где поддерживал своё существование за счет многочисленных трупов животных.

Распространение *Alces alces* и *Gulo gulo* было более узким за счет их меньшего проникновения на юг (до, примерно, 53° с.ш.). Северная граница распространения росомахи известна немного дальше, чем у выше перечисленных видов, но только на восточном склоне Северного Урала. Морфологические особенности жевательного аппарата лосей позднего неоплейстоцена (см. раздел 4.2) позволяли им расширять свой рацион питания за счет травянистой растительности и тем самым иметь более широкое распространение. Тем не менее, по данным П.А. Косинцева северная граница распространения *A. alces* не выходила за пределы

61° с.ш. (Бородин, Косинцев, 2001). Южная граница его распространения находилась в пределах Северного Казахстана (Кожамкулова, 1981).

По А.К. Марковой (Маркова и др., 2013) северная граница распространения бизонов во второй половине каргинского интерстадиала и в сартанский криохрон проходила на уровне 57.1°–57.4° с.ш. Но находки остатков бизона в местонахождении Луговское (Машенко и др., 2006) для сартанского времени отодвигают эту границу как минимум до 61° с.ш. Еще более северными находками бизонов, датированных концом каргинского времени (23970 ± 200 лет, Ki-15490; 31200 ± 200 лет, Ki-15488; 31570 ± 200 лет, Ki-15489) является местонахождение Хэхэданаяха ($68^{\circ}38'$ с.ш.; рисунок 19) на полуострове Ямал (Косинцев, 2008) и севернее – на Среднем Ямале (Васильчук и др., 2000; Косинцев, 2009). Эти датированные находки отодвигают границу распространения бизонов в конце каргинского времени за Полярный круг до $70^{\circ}10'$ с.ш. Самые северные находки для некоторых видов мамонтовой фауны приводит П.А. Косинцев (2009). Для мамонта им отмечена находка на о. Шокальского ($73^{\circ}00'$ с.ш., $74^{\circ}40'$ в.д.), для лошади ($70^{\circ}50'$ с.ш.), для шерстистого носорога ($69^{\circ}59'$ с.ш.), для овцебыка известна находка на Гыданском полуострове ($72^{\circ}11'$ с.ш.) (Косинцев, 2009).

Значительная часть видов имела очень широкое распространение – от побережья Карского моря на севере и до Центрального Казахстана (и даже южнее), значительно выходя за южные пределы Западно-Сибирской равнины. К таким интразональным видам относятся: мамонт, шерстистый носорог, крупная лошадь, бизон, сайга, волк и, вероятно, заяц. Тем не менее, необходимо отметить, что видовое разнообразие крупных млекопитающих в северном районе значительно уступает южным районам. Для фауны мелких млекопитающих, в северном районе, также отмечен бедный видовой состав (Смирнов и др., 1986). Севернее 61° с.ш. грызуны «представлены только родами *Lepus*, *Lemmus*, *Dicrostonyx* и *Microtus* (*M. gregalis*, *M. middendorffii*). ... С севера на юг наблюдается уменьшение доли леммингов и увеличение доли серых полевок» (Бородин, Косинцев, 2001; с. 249). На этой основе П.А. Косинцев (2009; с. 292) предлагает выделить «...западно-сибирский вариант арктического мамонтового комплекса» для позднего неоплейстоцена севера Западной Сибири, по аналогии с предложенным Н.Г. Смирновым (2001) «арктическим комплексом» для северной части Урала.

Для Западно-Сибирской равнины А.К. Агаджаняном (2001) отмечена пространственная однородность фауны и резкие перестройки при смене климатических условий при переходе от казанцевского межледникового к зырянскому похолоданию, в отличие от более сглаженных изменений в пределах горного обрамления. «Сложная структура тундровой, лесной, лесостепной и степной зон сменялась более однородной структурой гиперзоны. ... представлявшей холодные тундростепи с рефугиальными пятнами лесов» (Агаджанян, 2001; с. 238). В пределах горного обрамления с юго-востока Западной-Сибирской равнины,

представленные Алтаем (Центральный, Северо-Западный) и Хакасией (Чулымо-Енисейское междуречье и Минусинские впадины), существовали сложно структурированные мозаичные ландшафты, в пределах которых отмечено значительно более высокое видовое разнообразие млекопитающих (Агаджанян, 2001; Маликов, 2015). Этими авторами отмечается широкое распространение нивальных, полупустынных элементов и форм широколиственных и таежных лесов, отсутствующих или редких на территории Западно-Сибирской равнины. На основании видовых составов остатков млекопитающих с палеолитических стоянок Горного Алтая и многовидовых местонахождений юго-востока Западно-Сибирской равнины А.К. Агаджанян провел сравнительно-количественный анализ встречаемости по отдельным видам крупных млекопитающих (Агаджанян, Шуньков, 2018). Его анализ подтвердил более высокое видовое разнообразие крупных млекопитающих на территории Горного Алтая. Значительная часть видов – *Crocuta crocutea spelaea*, *Canis lupus*, *Cyon alpinus*, *Equus hydruntinus*, *Capreolus pygargus* и др. имеют очень высокую численность остатков на палеолитических памятниках. Другая часть видов – *Panthera spelaea*, *Alopex lagopus*, *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Bison priscus*, *Equus gallicus*, на палеолитических памятниках отмечена в виде единичных находок, а на территории ЗСР встречается часто, составляя проценты и десятки процентов от общей численности. В список массовых видов Горного Алтая попала и *Saiga tatarica* (средняя численность остатков 1,16%), а для местонахождений Западно-Сибирской равнины А.К. Агаджанян отмечает ее редкую встречаемость (сотые доли процентов). Данные автора (Таблица 18) показывают, что сайга в позднем неоплейстоцене в пределах Западно-Сибирской равнины была распространена повсеместно, а численность её остатков в естественных местонахождениях (чаще всего аллювиальных) достигает нескольких десятых долей процентов (до 0,6%). Разница в численности остатков происходит из-за тафономических особенностей палеолитических памятников в Горном Алтае и местонахождений Западно-Сибирской равнины и экологических особенностей *Saiga tatarica*. Сайга является стадным массовым видом, обитающим на открытых междуречных пространствах, и к речным артериям выходит крайне редко, а поэтому и захоронения ее в аллювиальных отложениях на территории Западно-Сибирской равнины тоже редки. На палеолитических стоянках остатки сайги представляют собой достаточно доступную охотничью добычу, что и обуславливает их более высокую численность, но не отражает природное распределение этого вида. Можно предположить, что отмеченное А.К. Агаджаняном и М.В. Шуньковым (2018) распределение численности остатков млекопитающих, определяется выборочностью, связанной с охотничьей деятельностью палеолитического человека и крупных хищных.

Анализ видового разнообразия мелких млекопитающих юга Западно-Сибирской равнины также демонстрирует меньшее видовое разнообразие грызунов на равнине по сравнению с

горными районами Алтая (Дупал, 1998). Это соотношение можно объяснить тафономическими особенностями формирования местонахождений. На равнинах они образуются за счет аллювиальных скоплений и гибели в кротовинах. В этих захоронениях сохраняются остатки видов, обитающие в достаточно однообразных ландшафтах условиях. Накопление остатков грызунов в пещерах часто происходит как за счет естественной гибели, обитающих здесь животных, так и за счет приноса добычи хищными птицами. Последние, имеют очень широкий территориальный охват для своей охоты, а поэтому видовое разнообразие остатков грызунов в пещерах будет больше. Материалы по позднему неоплейстоцену Кузнецкой котловины, показывают высокое сходство видового состава фауны с таковой Западно-Сибирской равнины (Агаджанян, 2001; Форонова, 2001).

Западным обрамлением Западно-Сибирской провинции является территория Урала. Анализ фауны млекопитающих позднего неоплейстоцена Урала выполнен П.А. Косинцевым (Kosintsev, 2007), им установлено 34 вида крупных млекопитающих из 39 местонахождений. Географическое распределение остатков этих видов млекопитающих (Смирнов и др., 2014) аналогично, приведенному автором, для Западно-Сибирской равнины. Общий видовой состав млекопитающих Урала более разнообразен, чем на территории Западно-Сибирской равнины и приближается к видовому составу фауны с территории Горного Алтая. Распределение численности остатков также имеет сходство с Алтаем и резко отличается от соотношения численности на территории Западно-Сибирской равнины. Наиболее многочисленными, для большинства местонахождений, являются остатки *Lepus tanaiticus* (=*L. timidus*), *Alopex lagopus*, *Canis lupus*, *Rangifer tarandus*, для некоторых местонахождений высока численность *Ursus spelaeus*, *Mustela erminea*, *M. nivalis*. Часть видов встречается регулярно, но в небольших количествах – *Panthera spelaea*, *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Cervus elaphus*. Из стадных копытных наиболее регулярно встречаются остатки *Saiga tatarica* и *Bison priscus*. Численность остатков бизонов в крупных многовидовых местонахождениях Урала редко исчисляется первыми сотнями экземпляров. На территории ЗСР в некоторых местонахождениях количество костей бизонов превышает 1-2 тысячи экземпляров. Остатки лошадей в местонахождениях Урала по численности сопоставимы с бизонами, но они встречаются менее регулярно. Единичные остатки отмечены для *Gulo gulo*, *Meles leucurus*, *Alces alces* и *Megaloceros giganteus* и др. Можно отметить очень ограниченное распространение *Crocuta crocuta spelaea*, ее малочисленные остатки известны только из местонахождений Южного и Среднего Урала. А по геологическому возрасту они древнее 35 тыс. лет. Большой и малый пещерные медведи на территории Урала вымерли 25-30 тыс. лет назад (Смирнов и др., 2014). Такое раннее вымирание гиены и медведей отмечено автором и для территории Западно-Сибирской равнины (см. подраздел 4.5.3).

Таким образом, для длительного интервала времени (от палеоплейстоцена до раннего неоплейстоцена) распространение крупных млекопитающих в пределах Западно-сибирской равнины известно в ее южной половине, до 59-60° с.ш. Здесь были развиты преимущественно открытые ландшафты степей и лесостепей. Севернее распространялись сначала «березовые леса с примесью хвойных пород и мезофильным разнотравьем», а в раннем неоплейстоцене «южно-таежная лесная растительность» (Архипов, Волкова, 1994, с. 13, 15).

Формирование «смешанной фауны» произошло в начале среднего неоплейстоцена, а в позднем неоплейстоцене в пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции хорошо прослеживаются три широтных района и широкое распространение арктической группировки видов на юг. Эта динамика отражает нарастающую аридизацию климата и расширение открытых ландшафтов.

Сравнительный анализ видовых составов фаун позднего неоплейстоцена Западно-Сибирской равнины и ее горного обрамления, показал наибольшее видовое разнообразие в пределах Горного Алтая и Хакасии (Агаджанян, 2001; Маликов, 2015). Такое высокое разнообразие может отражать высокое разнообразие ландшафтно-климатических условий этого региона и является следствием его расположения в зоне контакта трех палеозоогеографических провинций – Западно-Сибирской, Алтай-Саянской и Средне-Сибирской. Видовой состав фауны в пределах Урала меньше, чем в Хакасии и Алтае, но больше, чем на территории Западно-Сибирской равнины. Значительные отличия имеют и соотношения численности остатков крупных млекопитающих в пределах равнины и ее горного обрамления. При этом широтное распространение видов в пределах Урала очень близко к их широтному распространению в пределах Западно-Сибирской равнины.

5.4 Миграции млекопитающих и вопросы формирования западно-сибирских комплексов

Вопрос миграционной способности плейстоценовых млекопитающих распадается на две составляющие – миграционная активность краткосрочная (суточная, сезонная) и миграции, приводящие к расселению животных. Некоторые сравнительно-экологические данные по краткосрочным миграциям можно получить для млекопитающих позднего неоплейстоцена, проведя аналогии с современными животными с близкой экологией и для видов продолжающих существовать до настоящего времени. Для более древних млекопитающих эти реконструкции носят гипотетический характер. Восстановление путей миграций, приводящих к расселению животных, можно провести за счет сравнительного анализа видовых составов фаун из разных регионов и биостратиграфических данных о времени появления того или иного таксона.

Краткосрочные миграции.

Сведения о миграциях мамонтов носят косвенный характер. По аналогии с африканскими слонами мамонты, могли совершать дальние кочевки, как вдоль русел рек, так и от речных пойм в междуречья. При этом, в конце зимы они уходили в междуречные пространства (там происходило более раннее просыхание), спасаясь на более ветреных участках от жалящих насекомых, а осенью, наоборот – в поймы рек, где было больше возможности укрыться от ветра и найти снег (вместо воды), скапливающийся в западинах, оврагах и зарослях кустарника. Протяженность кочевок, по мнению Е.Н. Мащенко, могла составлять до 450-600 км, при суточных переходах не более 10-15 км (Мащенко и др., 2006). Вероятны более короткие перемещения, так как большую часть времени мамонты тратили на питание, да и молочные мамонтията вряд ли способны были преодолевать большие расстояния. На это указывают и многочисленные остатки эмбрионов и молочных мамонтият в пределах всей территории Западно-Сибирской равнины (Шпанский, Печерская, 2007а). Достаточно однородное распространение остатков детенышней первой возрастной группы (от 0 до 6 месяцев) указывает на одновременное рождение детенышней в пределах всего ареала обитания.

Шерстистые носороги больших групп не образовывали, вероятнее всего жили парами, а в качестве укрытий могли использовать пойменные заросли. Можно предположить, что для них были характерны суточные миграции. Найдки остатков молочных детенышней носорогов, как на юге, так и на севере говорят об отсутствии дальних сезонных миграций этих животных (Shpansky, 2014). Ограниченнные миграционные способности имели овцебыки, лоси, гигантские и благородные олени. Сходное с носорогом поведение могло быть у медведей (степного и бурого), пещерной гиены, росомахи. Для этих хищных можно предположить «оседлый» образ жизни и определенная привязанность к биотопам.

Часть копытных отличались большой подвижностью и могли совершать сезонные миграции значительной продолжительности и протяженности, что свойственно современным видам парно- и непарнокопытных (Верещагин, Барышников, 1980) и некоторым хищным млекопитающим (например, песцам), населяющим равнинные территории. Сайгаки, например, в Казахстане кочуют от зоны пустынь, где они проводят зиму, до южной границы разнотравных степей, дважды в течение года, совершая передвижение на расстояния в несколько сотен километров по прямой. Северные олени на севере России и в Канаде также два раза в год совершают миграции с севера на юг и обратно, протяженностью до 200-750 километров. Миграции бывают тем интенсивнее и протяженнее, чем выше численность животных, так как пастбища быстрее выбиваются большими стадами, около них концентрируется больше хищников, вынуждающих преследуемых животных искать более спокойные места. Несомненно, в плейстоцене количество стадных животных было очень велико и подвижность

их соответственно была высокой. Тем не менее, о времени и продолжительности миграций, а значит и расстояниях, которые преодолевали животные в плеистоцене говорить затруднительно.

Вопросы расселения отдельных групп млекопитающих и формирования западносибирских фаун.

Вопросам формирования четвертичных териофаун посвящено большое количество исследований отечественных и зарубежных ученых С.А. Мензбир (1934), В.Г. Гептнер (1945), В.И. Громов (1948), К.К. Флеров (1955), Н.К. Верещагин (1956, 1963; Верещагин и др., 1985), В. Kurten (1960, 1968), В.И. Громова (1965), Э.А. Вангенгейм (1977), Б.С. Кожамкулова (1977), И.Е. Кузьмина (1977), А.К. Агаджанян (2001), И.А. Вислобокова (2006, 2008), Kahlke et al. (2011) и др. Процесс формирования териофауны любой территории «складывается из эволюции самих организмов, их экологических группировок, фаунистических комплексов» и изменений ареалов отдельных таксонов (Верещагин, 1963, с. 1686). Западно-Сибирская палеозоогеографическая провинция находится в центре Европейско-Сибирской подобласти, а поэтому испытывает влияние со стороны Центрально-Азиатской подобласти, а также со стороны Европы и Восточной Сибири. Ниже автором кратко рассмотрены возможные пути расселения отдельных таксонов, которые формировали фаунистические комплексы на территории Западно-Сибирской провинции.

Происхождение мамонтоидных слонов *Archidiskodon* – *Mammuthus* связано с Африкой, но вопрос пути миграции на Евразиатский континент остается дискуссионным. Самая ранняя форма *A. rumanus*, известна из отложений раннего виллафранка Европы (около 3 млн. лет) и логично считать, что расселение мамонтоидных слонов происходило через Средиземноморье (Lister et al., 2005). Но недавнее описание зуба *Archidiskodon* sp., из отложений позднего плиоцена Западного Забайкалья в составе удунгинского фаунистического комплекса (MN 15-16а; около 3,3-3,5 млн. лет) (Калмыков, Мащенко, 2009), дало возможность предположить другой вариант расселения этой группы слонов. Возраст этой находки «позволяет предполагать, что расселение мамонтоидных слонов из Африки могло происходить одновременно в Азию и Европу. Возможно, что миграция слонов в Азию происходила даже раньше, чем в Европу. Данные об этом слоне указывают на то, что эволюция этого рода (*Archidiskodon* – А.Ш.) могла происходить в Азии, как и эволюция более поздних уровней: *M. trogontherii* и *M. primigenius*» (Калмыков, Мащенко, 2009; с. 178). В Западную Сибирь мамонтоидные слоны проникли в палеоплейстоцене и остатки *Archidiskodon meridionalis gromovi* известны из отложений иртышской свиты в составе подпук-лебяжинской фауны. Переходные формы от *A. meridionalis* к *M. trogontherii* на юге Западной Сибири (Предалтайская равнина, Кузбасс, Павлодарское и Омское Прииртышье) появляются в конце эоплейстоцена – самом начале

раннего неоплейстоцена. Азиатское происхождение рода *Mammuthus* предполагает и Л.И. Алексеева (1977б). Группа лесных слонов (род *Elephas*, подрод *Palaeoloxodon*) проникла на юг Западно-Сибирской равнины из Центральной Азии (Машенко, Калмыков, 2009), во второй половине эоплейстоцена (Вангенгейм, 1977).

Проникновение в Западную Сибирь двурогих носорогов рода *Stephanorhinus* произошло из Центральной Азии (подробно вопрос зоогеографии *S. kirchbergensis* разобран автором выше). Происхождение рода *Coelodonta* связано с югом Китая, там установлены его наиболее древние представители (Deng et al., 2011). В эоплейстоцене *C. tologoiensis* распространяется в Восточную Сибирь и для самого начала раннего неоплейстоцена отмечен в Кузбассе (Форонова, 2001). С начала среднего неоплейстоцена уже *C. antiquitatis* расселяется по всей Северной Евразии. Происхождение рода *Elasmotherium* также связано с Центральной Азией и близкородственным родом *Sinotherium* из позднего миоцена Китая (Antoine, 2003; Deng et al., 2013). С палеоплейстоцена ранние представители рода *Elasmotherium* (*E. chaproovicum*, *E. peii* и *E. sp.*) распространены в Китае, на юго-востоке Западной Сибири (таксономический статус остатков требует уточнения) и в северо-восточном Причерноморье.

Раннее развитие лошадей рода *Equus* хорошо прослежено на юге Западной Европы, где выделен ряд форм образующих стеновую линию. В пределах Северного Казахстана также известны ранние (позднеплиоценовые) находки *Equus stenonis* (Кожамкулова, 1981). Установленные в Восточном Причерноморье крупная *Equus livenzovensis* и мелкая *Equus* sp. отличаются от стеновых лошадей (Байгушева, 1977). В Западной Сибири в синхронных отложениях Подпуска также установлены две формы лошадей – крупная и мелкая. Крупная форма сопоставлена с *E. livenzovensis* (Vislobokova, 1996). В этой связи, вопрос о месте происхождения этой лошади и направлении ее миграции остается открытым. С неоплейстоцена развитие лошадей кабаллоидной линии Восточной Европы и Западной Сибири происходит вполне синхронно и обе провинции заселялись одинаковыми формами (Форонова, 1990).

Происхождение верблюдов родов *Paracamelus* и *Camelus* Я.И. Хавесон (1954, 1961) связывает с Центральной Азией. В пределы юга Западной Сибири представители *Paracamelus* распространяются в позднем плиоцене (Кожамкулова, 1981), а *Camelus knoblochi* появляется со среднего неоплейстоцена (Шпанский и др., 2007). На север их распространение было ограничено примерно 55° с.ш.

Полорогие, в пределах Западной Сибири, представлены несколькими группами – быками, газелями, овцебыками. Наиболее ранние находки мелких *Bison* (подрод *Eobison*) известны из Восточного Причерноморья и Павлодарского Прииртышья. Более ранняя форма *Leptobos* также известна из позднего плиоцена Европы и Казахстана (ранняя стадия илийского комплекса, поздний плиоцен; Кожамкулова, 1981), что отражает очень быстрое их распространение из

цетра происхождения. Тип *Bos primigenius* и сайга *Saiga tatarica* на юге Западной Сибири появляются одновременно, в начале среднего неоплейстоцена (Шпанский, 2009). Первый, вероятно, мигрировал из Восточной Европы, где был широко распространен (Кожамкулова, 1981). Сайга имеет центрально-азиатское происхождение (Ratajczak et al., 2016). Газели родов *Gazella* и *Antilospira* на юг Западной Сибири проникают из Средней Азии, но исходное их происхождение связывают с Центральной Азией и Китаем. Наиболее вероятное происхождение овцебыков связывают с Восточной Сибирью (Шер, 1971). Ранние *Ovibovini* появляются на юго-востоке Западной Сибири в первой половине эоплейстоцена (Форонова, 2001), а во второй половине эоплейстоцена в Омском Прииртышье отмечается находка *Praeovibos* sp. С раннего неоплейстоцена на юге Западной Сибири и в Казахстане (вяткинская и кошкурганская фауны) встречается *Soergelia*. Ее более ранние остатки из отложений олёрской свиты отмечены в Восточной Сибири (Шер, 1971). По мнению А.В. Шера (Sher, 1995), *Praeovibos* и *Soergelia* не были северобореальными формами и их географическое распространение приурочено к открытым ландшафтам юга Сибири. Вселение на территорию Западно-Сибирской равнины высокоспециализированного арктического *Ovibos* произошло в позднем неоплейстоцене.

Сложнорогие олени *Eucladoceros* впервые появляются в составе скорцельского комплекса (Vislobokova, 2008), поэтому его проникновение на юго-восток Западной Сибири, вероятно, произошло в начале палеоплейстоцена из Европы. Наиболее древние остатки гигантского оленя *Megaloceros giganteus* отмечены в Европе, в составе таманской фауны (поздний эоплейстоцен), на территории Западно-Сибирской равнины они вселяются только в начале среднего неоплейстоцена и сразу становятся массовыми. Наиболее древние широколобые лоси *Cervalces* в пределах Западной Сибири известны с конца палеоплейстоцена в Павлодарском Прииртышье и Кузбассе (Vislobokova, 1996; Форонова, 2001). П.А. Никольский (1996) отмечает находку промежуточной формы между *Libralces* и *Cervalces latifrons* в Восточной Сибири. Со второй половины среднего неоплейстоцена в Западной Сибири распространяется настоящий лось *Alces alces* (Девяшин и др., 2013). Благородный олень *Cervus elaphus* появляется в Павлодарском Прииртышье в конце раннего – начале среднего неоплейстоцена, одновременно с его расселением в пределах Евразии. Появление косули *Capreolus* sp. в пределах юго-востока Западно-Сибирской равнины отмечено в позднем палеоплейстоцене (Vislobokova, 1996). Близкие по возрасту остатки косули известны из Куруксая (Таджикистан) (Шарапов, 1986). Наиболее ранние остатки косули описаны из позднего плиоцена Забайкалья (Vislobokova et al., 1995).

Самые ранние находки саблезубых кошек рода *Homotherium* происходят из местонахождений раннего плиоцена (MN 15, около 3,5-3,7 млн. лет) Восточной Европы (Сотникова, Форонова, 2009). В позднем плиоцене – палеоплейстоцене они расселяются по всей Евразии, проникают в Африку и Северную Америку. При этом не исключено, что на юг

Западной Сибири гомотерий попадает из Средней Азии. Более ранние находки *H. homotherium*, *H. darvasicum*, *H. cf. crenatidens* известны из Куруксая (Таджикистан). Крупные кошачьи рода *Panthera* известны на юго-востоке Западной Сибири со второй половины эоплейстоцена (Sotnikova, Foronova, 2014). Манул (*Felis manul*) в своем распространении не выходил за пределы Южной Сибири (Алтай, Хакасия, Забайкалье) (Оводов, Мартынов, 2008; Kozyrev et al., 2014). При этом, на территории Западной Сибири он появляется с начала среднего неоплейстоцена (Григорьевка, Павлодарская обл.). Полученные данные позволяют автору рассматривать происхождение этого таксона как среднеазиатское.

Все ранние находки представителей рода *Canis* на территории Евразии известны из Европы. В позднем эоплейстоцене – раннем неоплейстоцене в Европе появляется волкоподобная собака (*Canis mosbachensis*) близкая к *C. lupus* (Сотникова, 1989), а в пределы Западно-Сибирской равнины собственно волки попадают только в начале среднего неоплейстоцена. Определенный М.В. Сотниковой *Eucyon minor* из Подпуска был распространен также и в Китае, в Европе его остатки не известны, поэтому его расселение из Центральной Азии не вызывает сомнений (Sotnikova, Rook, 2010). Псовые рода *Vulpes* (*V. praecorsac*) известны из позднего плиоцена Средней Азии (Куруксай), но в целом древние представители рода известны с территории всей Евразии. Наиболее ранние находки песцов *Alopex lagopus* (средний неоплейстоцен) отмечены И.Е. Кузьминой (1977) в Европе и в долине Ангары. Проникновение его на территорию Западно-Сибирской равнины произошло не раньше позднего неоплейстоцена из Восточной Сибири.

Крупные куны родов *Gulo* и *Meles* в фаунах Западной Сибири появляются только с неоплейстоценом и имеют азиатское происхождение (Сотникова, 1982), возможно «берингийское» для *Gulo* (Сотникова, 1978). При этом Б. Куртен (1978) отмечает вероятное неарктическое происхождение *Gulo*, где она появляется в раннем ирвингтоне (=ранний эоплейстоцен), в Палеарктике на северо-востоке России (бассейн р. Колыма) примитивная форма росомахи (*G. cf. schlosseri*) появляется в позднем эоплейстоцене (Сотникова, 1978).

Ранние находки медведей в Западной Сибири не имеют точного таксономического определения. Но можно предположить, что проникновение на эту территорию произошло из Европы, где уже был распространен *Ursus etruscus*. Эта форма считается предковой для бурого и пещерных медведей (Сотникова, 1989).

Род *Pachycrocuta* попадает на юг Западно-Сибирской равнины при его широком расселении по территории Евразии в начале палеоплейстоцена. Более ранние находки пахикрокуты известны из местонахождений юга Европы, куда она попала из Африки (Сотникова, 1989). Пещерные гиены рода *Crocuta* на юго-востоке Западно-Сибирской равнины появляются в раннем неоплейстоцене и представлены крупной формой *C. crocuta praespelaea*.

Наиболее вероятной представляется связь пещерных гиен с Европой, где ранние представители рода *Crocuta* известны из палеоплейстоцена (Ливенцовский карьер; Алексеева, 1977а). Другое мнение высказывает Э.А. Вангенгейм (1978), вслед за Б. Куртеном (Kurten, 1968), она проводит связь *C. crocuta* с виллафранкской *C. sivalensis* из Индии и миграцию *Crocuta* на север Азии и в Европу.

Таблица 30 – Распределение родов четвертичных млекопитающих по вероятному происхождению и миграции на территорию Западно-Сибирской равнины

Рода	Восточно-Европейская	Западно-Сибирская	Центрально-Азиатская	Восточно-Сибирская
Палеоплейстоцен+эоплейстоцен				
<i>Archidiskodon</i>	?	+		+
<i>Elasmotherium</i>		+	+	
<i>Stephanorhinus</i>		+	+	
<i>Equus (livenzovensis)</i>	+?	+		
<i>Paracamelus</i>		+	+	
<i>Antilospira</i>		+	+	
<i>Gazella</i>		+	+	
<i>Praeovibos</i>		+		+
<i>Bison</i>		+	+	
<i>Eucladoceros</i>	+	+		
<i>Rangifer</i>		+		+
<i>Cervalces (Libralces)</i>		+	+	
<i>Capreolus (capreolus)</i>		+	+?	
<i>Homotherium</i>	+	+		
<i>Panthera</i>		+	+	
<i>Pachycrocuta</i>	+	+		
<i>Eucyon (minor)</i>		+	+	
<i>Ursus</i>	+	+		
Неоплейстоцен				
<i>Mammuthus</i>		+	+	
<i>Elephas (Palaeoloxodon)</i>		+	+	
<i>Coelodonta</i>		+	+	
<i>Soergelia</i>		+		+
<i>Ovibos</i>		+		+
<i>Bos</i>	+	+		
<i>Saiga</i>		+	+	
<i>Ovis</i>		+	+	+?
<i>Megaloceros</i>	+	+		
<i>Cervalces (Latifrons)</i>	+	+		
<i>Alces</i>		+		+
<i>Cervus</i>		+	+?	
<i>Camelus</i>		+	+	
<i>Alopex</i>		+		+
<i>Vulpes</i>		+	+?	
<i>Canis</i>	+	+		
<i>Felis (manul)</i>		+	+	
<i>Crocuta</i>	+	+		
<i>Gulo</i>		+		+
<i>Meles (leucurus)</i>		+	+	

Таким образом, формирование фаун крупных млекопитающих конца плиоцена – начала плейстоцена Западной Сибири происходило преимущественно за счет азиатских форм (более 55% родов) (Таблица 30; рисунок 93). Из европейской части Палеарктики сюда внедряются

крупные формы лошади, оленей, хищников. Дискуссионным остается распространение древних мамонтоидных слонов рода *Archidiskodon*. От Причерноморской провинции (Восточно-Европейской по Вангенгейм и Певзнеру, 1991), выделенной В.В. Титовым (2008) на основе изучения хапровского фаунистического комплекса, фауна Западно-Сибирской зоогеографической провинции в палеоплейстоцене отличается отсутствием жираф, свиней, мастодонтов, гиппарионов и некоторых других представителей, характерных для Средиземноморской подобласти. В Забайкалье для этого времени Н.П. Калмыков (2003) отмечает присутствие *Hipparrison tchicoicum*, *Orchonoceras gromovi* неизвестных в Западной Сибири. Составы хапровского, подпук-лебяжинского и бурал-обинского комплексов отражают более гумидную, саванноподобную обстановку в Восточном Причерноморье и Забайкалье и более аридную с развитием степных ландшафтов на юге Западной Сибири.

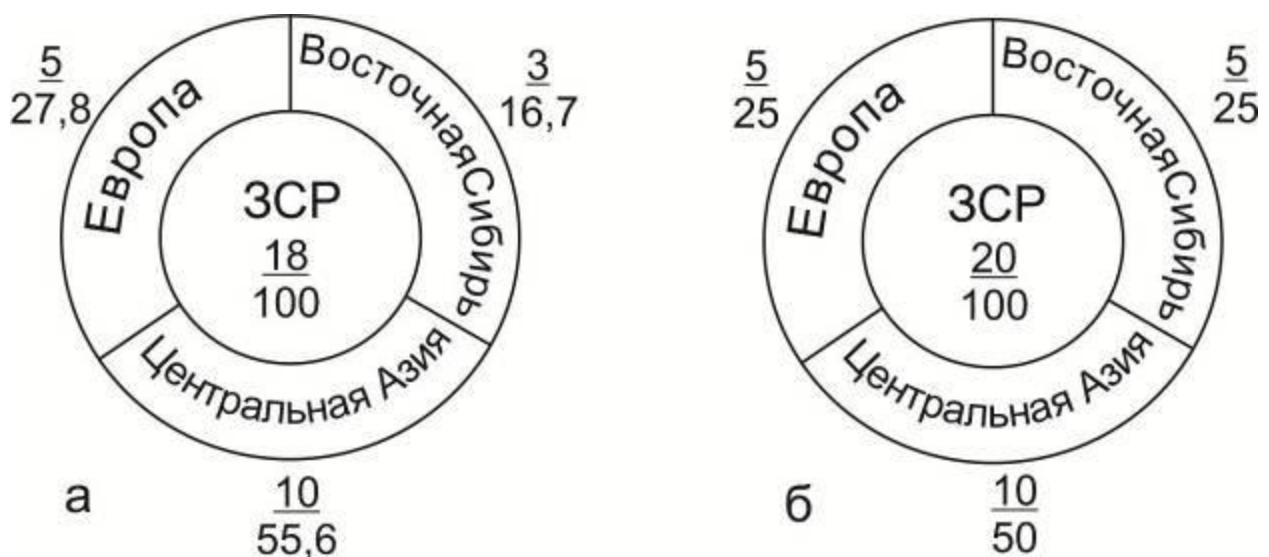


Рисунок 93 – Зоогеографические связи Западно-Сибирской равнины (провинции) с сопредельными регионами: а – палеоплейстоцен и эоплейстоцен; б – неоплейстоцен. В числителе количество родов (в знаменателе % от общего количества родов) распространившихся в ЗСР из соответствующего региона

В неоплейстоцене «расширение ареалов центральноазиатских видов к северу и западу делает менее резкими палеозоогеографические различия Европейско-Сибирской и Центрально-Азиатской палеозоогеографических подобластей, а также провинций Европейско-Сибирской подобласти» (Вангенгейм, 1977, с. 136). В формировании фауны неоплейстоцена Западно-Сибирской провинции ведущую роль также играют азиатские формы – *Bison* (подрод *Bison*), *Bos*, *Saiga*, *Camelus*, *Coelodonta*, *Elephas* (*Palaeoloxodon*), *Mammuthus* и др. с участием таксонов, мигрировавших из Восточной Сибири (*Ovibos*, *Soergelia*, возможно, *Rangifer*). При этом, сохраняются некоторые различия с территорией Забайкалья, там очень редки остатки мамонтов, гигантского и северного оленей, отсутствуют овцебык, песец, лемминги. Напротив, на этой территории есть ряд

отличительных элементов фауны – *Poephagus baikalensis*, *Spirocerus kiakhtensis*, *Procapra gutturosa* и др., очень многочислен шерстистый носорог (Вангенгейм, 1977; Калмыков, 2003).

Ранний неоплейстоцен характеризуется широким расселением степного слона (*M. trogontherii*), кабаллоидных лошадей (подрод *Equus*), двурогих носорогов – Мерка и толойского (*S. kirchbergensis*, *C. tologoiensis*), сибирского эласмотерия (*E. sibiricus*), крупных бизонов (подрод *Bison*), зоргелии. Эласмотерий проникает на север до 60° с.ш. (Скородум; Мотузко, 1970б). Позднее (с начала среднего неоплейстоцена) к ним добавились *Saiga*, *Bos*, *Megaloceros*, *Alces*, *Camelus*, *Ursus*, *Gulo* и др. Эти группы сформировали ядро неоплейстоценовой фауны крупных млекопитающих, специализированной к условиям открытых, холодных, аридных ландшафтов, просуществовавшей до конца плейстоцена. Носорог Мерка в тобольское время максимально расширяет свой ареал, проникая в Западной Сибири до 59° с.ш. (Киндал; Шпанский, 2016), а в Якутии почти до 71° (Мус Хая; Шпанский, Боецков, 2018). Формированию «смешанной фауны», с взаимным проникновением ареалов степных (с юга) и тундровых (с севера) форм, могла способствовать обширная трансгрессия Карского моря, произошедшая в тобольское время, с проникновением морских вод в пределы равнины по долинам Иртыша и Тобола до 53° с.ш., по Обь-Енисейскому междуречью до 57° с.ш. (Величко и др., 2007, рисунок 1). Столь глубокое проникновение морских вод вызывает сомнение, в связи с тем, что из тобольских аллювиальных отложений севернее этих широт известны остатки крупных млекопитающих, например скелет *M. trogontherii chosaricus* из Чембакчино (р. Иртыш, ~60° с.ш.) (Косинцев и др., 2004), или нижняя челюсть *S. kirchbergensis* из Киндала (р. Обь, ~59° с.ш.) (Шпанский, 2016). Тем не менее, трансгрессии могли вызывать широтное сжатие ареалов распространения млекопитающих и вызывать их миграции с севера в более южные районы. Еще одним важным фактором формирования «смешанной фауны» являлось исчезновение значительных лесных массивов, как зональной формации¹⁴ (Вангенгейм, 1977, 1978). Участки кустарниковых зарослей и лесных «островов» могли сохраняться в пределах речных пойм и понижений рельефа. Северные тундры смыкались со степями и полупустынями юга и формировалась перигляциальные ландшафты. Тем самым, исчез очень важный экологический барьер для многих животных, как юга, так и севера. Основным экологическим требованием, которых было наличие открытых постранств. В результате происходит масштабное проникновение на север степных животных (сайга, лошадь, шерстистый носорог, *Microtus gregalis* и др.), а с севера на юг расширяют свои ареалы тундровые виды (северный олень, овцебык, песец, лемминги и др.). По мнению Э.А. Вангенгейм (1978, с. 9), во второй половине плейстоцена «такие перестройки экологических

¹⁴ По палинологическим данным до времени максимального оледенения (самаровского на территории ЗСР) в средней части Западно-Сибирской равнины в широтном интервале 55–65° были распространены леса с изменяющимся во времени составом (Волкова, 1991; Архипов, Волкова, 1994).

группировок происходили неоднократно». В холодные эпохи формировались «смешанные» фауны с широким географическим распространением, а «в межледниковыхъя восстанавливалась природная зональность современного типа». Тем самым предполагается «пульсация ареалов» и сообществ в целом, как отражение периодичности ландшафтно-климатических изменений. Фауна млекопитающих должна была испытывать экологические перестройки – «в холодные эпохи количественно сокращались лесные группировки... на место лесных видов приходили автохтоны Субарктики (при том же составе широко распространенных видов)» (Вангенгейм, 1978, с. 10). Наибольшие различия межледниковых (и интерстадиальных) и ледниковых фаун должны были наблюдаться на территории, которая в межледниковыхъя покрывалась лесами. Подтвердить или опровергнуть справедливость предположения Э.А. Вангенгейм можно только с помощью крупных многовидовых местонахождений соотносимых с межледниковыми и ледниковыми эпохами. Большинство таких местонахождений на территории Западно-Сибирской равнины сопоставляются с теплыми эпохами (тобольской, казанцевской) и умеренно теплой каргинской, меньше с холодными эпохами. Проведенный автором анализ процентных соотношений остатков различных форм в местонахождениях не подтвердил предположения о динамике соотношения лесных и арктических форм (рисунок 53). Исследования показали высокую устойчивость численной структуры фауны в течение позднего неоплейстоцена и значительные ее изменения только в самом конце плейстоцена.

В целом, в течение позднего плиоцена – плейстоцена можно отметить возрастание сходства таксономического разнообразия между восточно-европейскими (Восточного Паретиса), западно-сибирскими и восточно-сибирскими фаунами млекопитающих. По мнению автора, это напрямую связано с сокращением площади бассейна моря Тетис и началом орогенеза Кавказа. Эти геодинамические события привели к нарастанию аридизации климата на юге Восточной Европы и появлению обширного прохода между Западно-Сибирской и Восточно-Европейской (Русской) равнинами, через постепенно осушающуюся Прикаспийскую низменность. Это обстоятельство сняло ограничение на миграционные потоки между двумя обширными зоогеографическими провинциями. Миграционные потоки млекопитающих на восток (и в противоположную сторону) – в пределы Восточной Сибири и Забайкалья с территории Средней Азии и Казахстана могли происходить через юго-восток Западной Сибири (Предалтайская равнина, Кузнецкая котловина) и далее через юг Красноярского края. Такой миграционный поток стал возможным при аридизации юга Сибири и отступания на север или разрежения зоны лесов. В плейстоцене фауна Западно-Сибирской зоогеографической провинции по видовому составу крупных млекопитающих имеет промежуточный (смешанный) характер между Восточно-Европейской и Восточно-Сибирской провинциями и Центрально-Азиатской подобластью (рисунок 93). При этом центрально-азиатские элементы в ней преобладали, что отражает ее географическое положение и возможные пути

расселения некоторых групп животных. Можно отметить также увеличение роста «мигрантов» в неоплейстоцене из Восточной Сибири.

В целом, развитие сообществ млекопитающих в течение плеистоцена проходит на фоне постепенного похолодания, возрастания амплитуды и ускорения ритма мелких климатических колебаний, значительной аридизации климата. В Северной Евразии становится характерным широтное распространение большинства видов млекопитающих.

Заключение

В соответствии с поставленными задачами, были выполнены необходимые исследования, в результате которых сформулированы следующие выводы:

1. Местонахождения крупных млекопитающих на территории Западно-Сибирской равнины наиболее часто приурочены к аллювиальным и озерно-аллювиальным отложениям. Это определяет значительную разрозненность остатков и редкую встречаемость скелетов или их фрагментов. Оценка стратиграфического положения основных местонахождений остатков крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины выявила неравномерное распределение местонахождений по временным интервалам плейстоцена. Наиболее широко представлены местонахождения среднего-позднего неоплейстоцена, известно несколько крупных местонахождений в отложениях палеоплейстоцена в Павлодарском Прииртышье и очень слабо охарактеризованы остатками крупных млекопитающих, отложения эоплейстоцена. Местонахождения палеоплейстоцена – эоплейстоцена – раннего неоплейстоцена приурочены к южной части Западно-Сибирской равнины. Описано несколько новых местонахождений (Григорьевка, Пятирыжск, Сергеево, Кожамжар, Кирилловка, Джамбул и др.), в том числе, содержащие скелеты *Mammuthus trogontherii trogontherii* (из Усть-Тарки и Пятирыжска), *Bison priscus* (из Красного Яра (Томская обл.) и Григорьевки), *Megaloceros giganteus* (Джамбул) и *Elasmotherium sibiricum* (Кирилловка). Для некоторых местонахождений уточнен геологический возраст (Пятирыжск, Чембакчино, Григорьевка, Железинка 1 и 2), в том числе с применением радиоуглеродного метода (Красный Яр (Томская обл.), Причулымский, Сергеево, Джамбул, Кожамжар и др.). В некоторых разрезах установлено несколько разновозрастных костеносных уровней (Моисеевка 1 и 2, Железинка 1 и 2).

2. Проведен анализ стратиграфического распространения отдельных таксонов четвертичных крупных млекопитающих в Западной Сибири. Нижняя граница четвертичного периода совпадает с появлением на территории Западной Сибири ключевых четвертичных филогенетических линий слонов и лошадей *Archidiskodon-Mammuthus* и *Equus*. Граница между эоплейстоценом и неоплейстоценом отмечается сменой на родовом уровне в филогенетической линии слонов от *Archidiskodon* к *Mammuthus*, вымиранием рода *Homotherium*, появлением линии кабаллоидных лошадей *E. mosbachensis* – *E. gallicus*, появлением *Stephanorhinus kirchbergensis*, широким расселением *Elasmotherium sibiricum*. Для границы между ранним и средним неоплейстоценом характерны: смена на родовом уровне у овцебыков *Praeovibos* – *Ovibos*; появление новых родов *Megaloceros*, *Saiga*, *Bos*, *Camelus*, *Coelodonta* и, вероятно, *Canis*, новых видов *Ursus arctos* и *U. savini*. Впервые на данной территории установлена мелкая кошка – *Felis manul*, особенно важным является ее средненеоплейстоценовый возраст. Граница между

средним и поздним неоплейстоценом по биостратиграфическим данным обозначена менее четко. С казанцевского времени появляются достоверные материалы по *Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *V. corsac*, *Meles leucurus*, *Gulo gulo*. Уточнено время существования в пределах Западно-Сибирской равнины слонов рода *Mammuthus*, являющейся ортостратиграфической группой. *M. trogontherii trogontherii* был распространен в раннем неоплейстоцене, *M. trogontherii chosaricus* – со среднего по начало позднего неоплейстоцена, *M. primigenius* – поздний неоплейстоцен. Краинометрический анализ сайгаков и овцебыков позволил считать ископаемых представителей, выделяемых в самостоятельные виды (*Saiga borealis* и *Ovibos pallantis*), морфологически близкими к современным формам (*Saiga tatarica* и *Ovibos moschatus*).

Для всех фаунистических комплексов крупных млекопитающих уточнен видовой состав. Выявленное видовое разнообразие показывает крайнюю бедность фаун эоплейстоцена и высокое разнообразие для среднего-позднего неоплейстоцена. Это отражает недостаточную степень изученности (например, отсутствуют находки представителей семейств Camelidae и Cervidae) и слабую обнаженность отложений этого возраста. Для фаунистических комплексов неоплейстоцена прослеживаются достаточно постепенные (с большой долей преемственности) изменения таксономического разнообразия, особенно на родовом уровне, достигая 85-90% сходства. Для первой половины среднего неоплейстоцена предложен прииртышский фаунистический комплекс с типовым местонахождением на р. Иртыш у п. Григорьевка (Павлодарская обл.). Стратиграфический объем прииртышского комплекса оценивается временем тобольского межледникового (MIS 9-11). Прииртышский комплекс Западной Сибири является биостратиграфическим аналогом сингильского комплекса Восточной Европы. Трансформация хазарского фаунистического комплекса в мамонтовый произошла при переходе от казанцевского термохрона к ермаковскому криохрону (на границе MIS 5 и 4) в первой половине позднего неоплейстоцена. Основанием для этого послужило присутствие в казанцевских отложениях двух доминантных представителей хазарской фауны – *M. trogontherii chosaricus* и *S. kirchbergensis*. В связи с этим, объем хазарского фаунистического комплекса оценивается от самаровского (MIS 8) до казанцевского (MIS 5) времени, а мамонтового фаунистического комплекса от ермаковского (MIS 4) до сартанского (MIS 2) времени. В качестве типового местонахождения мамонтовой фауны для каргинского термохрона Западно-Сибирской равнины предложено местонахождение у п. Сергеево на р. Чулым (Томская обл.).

3. В течение плейстоцена существовала последовательность фаунистических сообществ, которая отражает различные стадии эволюции единого эколого-фаунистического комплекса млекопитающих, с доминированием компонентов открытых и полуоткрытых ландшафтов. Устойчивое преобладание таксонов, приуроченных к открытым ландшафтам, прослеживается начиная с прииртышского фаунистического комплекса и усиливается для хазарского и

мамонтового комплекса. Палеоэкологические (топическая и трофическая) структуры фауны млекопитающих в четвертичном периоде (для Западно-Сибирской равнины от подпушкинско-лебяжинской фауны до мамонтовой) оставались постоянными и очень близкими к структурам фауны современной африканской саванны, с высокой долей таксонов, тяготевших к открытым ландшафтам. Установлена высокая степень устойчивости структур в течение плейстоцена, а также высокая степень преемственности и викарирующее видозамещение в составах фаунистических комплексов. В течение неоплейстоцена фауны млекопитающих межледниковых по видовому составу отличались от ледниковых фаун незначительно.

4. Причиной разрушения палеоэкологической структуры мамонтовой фауны и вымирания доминантных видов на территории Западно-Сибирской равнины являются высокая скорость ландшафтно-климатических изменений на границе плейстоцена-голоцен и специализации видов. Основным лимитирующим абиотическим фактором обитания мамонтовой фауны была толщина снегового покрова. Анализ самых молодых прямых радиоуглеродных дат по разным видам млекопитающих из разных местонахождений позволяет предполагать дифференцированное вымирание в пределах территории Западно-Сибирской равнины. Наиболее раннее исчезновение отмечено для «пещерных хищников» – *Crocuta spelaea*, *Panthera spelaea*, *Ursus savini rossicus*. Позже и почти одновременно вымирают крупные растительноядные – *Bison priscus*, *Equus gallicus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Mammuthus primigenius*. Дольше других в пределах рефугиумов задержались – *Megaloceros giganteus*, *Ovibos moschatus*.

Палеолитический человек являлся составным компонентом палеоэкологической структуры мамонтовой фауны на территории Западно-Сибирской равнины и не был принципиальным лимитирующим фактором среды. На это указывает продолжительное (более 35 тыс. лет) сосуществование мамонтовой фауны и палеолитического человека на территории Западно-Сибирской равнины.

Изучены разнообразные случаи аномального строения и патологических изменений на костях крупных млекопитающих. Автором установлено, что сохраняющиеся в ископаемом состоянии, патологические (аномальные) особенности в строении зубов и костей крупных млекопитающих, чаще всего вызваны травматическими воздействиями биотических и абиотических факторов, т.е. являются посттравматическими изменениями. Выявленные патологии не являются следствием массового воздействия абиотических условий среды позднего неоплейстоцена, а также причиной вымирания отдельных представителей мамонтовой фауны.

5. Для временного интервала от палеоплейстоцена до раннего неоплейстоцена распространение крупных млекопитающих отмечено в пределах южной половины (до 60°

северной широты). Это ограничение с севера было обусловлено широтным распространением лесной зоны.

Анализ пространственного распределения неоплейстоценовых фаун в пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции показал, что формирование «смешанной фауны» произошло в начале среднего неоплейстоцена. Проведен палеозоогеографический анализ для отдельных видов крупных млекопитающих неоплейстоцена: *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sibiricum*, *Mammuthus trogontherii trogontherii*, *Mammuthus trogontherii chosaricus*, *Cervalces latifrons*, *Praeovibos priscus*. Построены карты ареалов их распространения. В пространственном распределении фауны крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена, в пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции, выделяются три района широтного простирания: южный, средний (переходный) и северный. Наиболее высокое видовое разнообразие отмечается в южном и переходном районах. В переходном районе совместно обитали виды с арктической и степной биотопической приуроченностью. В течение плейстоцена увеличивается близость видовых составов региональных фаун крупных млекопитающих в пределах Европейско-Сибирской палеозоогеографической подобласти и уменьшаются провинциальные различия отдельных регионов, включая Западно-Сибирскую провинцию. На основании датированных местонахождений позднего неоплейстоцена установлено, что в сартанское время происходит сокращение численности и пространственного распространения стадных копытных *Bison priscus* и *Equus gallicus*, при этом сохраняется высокая численность *Mammuthus primigenius*.

Таким образом, в данной работе представлены результаты исследований четвертичных крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины, условий их обитания и геологического распространения.

Дальнейшие исследования могут быть посвящены разработке следующих вопросов: выявление разрезов отложений эоплейстоцена с местонахождениями крупных млекопитающих и установление видового состава фаунистического комплекса для этого временного интервала в пределах Западно-Сибирской равнины; уточнение стратиграфического распространения некоторых видов крупных млекопитающих (*Panthera spelaea*, *Ursus savini rossicus*, *Archidiskodon meridionalis*, *Elasmotherium sibiricum*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Bos primigenius*, *Cervalces latifrons*, *Camelus knoblochi*); детальное изучение динамики отдельных таксонов конца позднего неоплейстоцена с применением радиоуглеродного и уран-ториевого датирования и генетических исследований в пределах их ареалов.

Список условных обозначений, символов и сокращений

АМЗ – Азовский музей-заповедник (г. Азов, Ростовская обл.);
ГИН – Геологический институт РАН (г. Москва);
ЗСР – Западно-Сибирская равнина;
ИАЭ – Институт археологии и этнографии СО РАН (г. Новосибирск);
ИГиГ – Институт геологии и геофизики СО РАН (г. Новосибирск);
ИЗ – Институт зоологии НАН Казахстана (г. Алматы);
МГУ – Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова;
МП ПГПИ – музей природы Павлодарского государственного педагогического института (г. Павлодар);
НИИО – Научно-исследовательский институт онкологии СО РАМН (г. Томск);
ОМК – Омский государственный историко-краеведческий музей;
ПДГ – Павлодарский дом географии (г. Павлодар);
ПМ ТГУ – палеонтологический музей Томского государственного университета;
ПОИКМ – Павлодарский областной историко-краеведческий музей (г. Павлодар);
С – символ, стоящий перед цифровым выражением промера, обозначает, что он не полный;
ТОКМ – Томский областной краеведческий музей;
ХМАО – Ханты-Мансийский автономный округ;
ЯНАО – Ямало-Ненецкий автономный округ;
MIS – морские изотопно-кислородные стадии;
MN – зоны млекопитающих неогена.

Список литературы

1. Абдурахманов Г.М., Криволуцкий Д.А., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н. Биогеография. – М.: Академия, 2007. – 480 с.
2. Авакян Л.А. Четвертичные ископаемые млекопитающие Армении. – Ереван, 1959. – 72 с. – XII табл.
3. Агаджанян А.К. Пространственная структура мамонтовой фауны Северной Евразии // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 220-243.
4. Агаджанян А.К., Шуньков М.В. Палеолитический человек Денисовой пещеры и зоогеография плейстоценовых млекопитающих Северо-Западного Алтая // Палеонтологический журнал. – 2018. – № 1. – С. 61-85.
5. Адаменко О.М., Зажигин В.С. Фауна мелких млекопитающих и геологический возраст кочковской свиты Южной Кулунды // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. – М.: Наука, 1965. – С. 162-171.
6. Айзенманн В., Васильев С.К. *Equus (Sussemionus) ovodovi* – новый вид лошади в позднем плейстоцене юга Западной Сибири // Енисейская провинция. – Красноярск: Красноярский краевой краеведческий музей, 2009. – Вып. 4. – С. 63-67.
7. Алексеева Л.И. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. – М.: Наука, 1977а. – 214 с.
8. Алексеева Л.И. Участие азиатских групп млекопитающих в развитии раннего этапа четвертичной фауны Европы // Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. – 1977б. – Тр. ЗИН, т. 73. – С. 88-92.
9. Алексеева Л.И. Особенности териокомплекса последнего межледникового Русской равнины // Антропогенные млекопитающие Восточной Европы. – Л.: Наука, 1980. – С. 68-74.
10. Алексеева Л.И. Восточноевропейские аналоги нижнего виллафранка // Стратиграфия и палеогеография антропогена. – М.: Наука, 1982. – С. 21-38.
11. Алексеева Л.И. Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие). Отв. ред. М.Н. Алексеев. – М.: Наука, 1990. – 109 с.
12. Алексеева Л.И., Большакова А.И., Сычев И.А. Нахodka скелета мамонта у с. Межевихино (Воронежская область) // Известия высших учебных заведений. Геология и разведка. – 1984. – № 6. – С. 21-26.
13. Алексеева Э.В. Мамонты вымерли или были истреблены? // Природа. – 1976. – № 6. – С. 98.
14. Алексеева Э.В. Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири (хищные, хоботные, копытные). – М.: Наука, 1980. – 188 с.

15. Алексеева Э.В., Верещагин Н.К. Охотники на мамонтов в Барабинской степи // Природа. – 1970. – № 1. – С. 71-74.
16. Аникович М.В. Повседневная жизнь охотников на мамонтов. – М.: Молодая гвардия, 2004. – 349 с.
17. Аникович М.В., Аниюткин Н.К. Человек и мамонт в палеолите Восточной Европы // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 315-327.
18. Архипов С.А. Четвертичный период Западной Сибири. – Новосибирск: 1971. – 329 с.
19. Архипов С.А. Комплексная палеогеографическая реконструкция для эпохи 20-18 тыс. л.н. // Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии: поздний плейстоцен – голоцен: элементы прогноза. Вып. 1. – М.: Наука, 1993. – С. 37-41.
20. Архипов С.А., Волков И.А., Волкова В.С. // Палеогеография Западно-Сибирской равнины в максимум позднезырянского оледенения. – Новосибирск: Наука, 1980. – С. 91-99.
21. Архипов С.А., Волкова В.С. Геологическая история, ландшафты и климаты плейстоцена Западной Сибири. – Новосибирск, 1994. – 106 с.
22. Архипов С.А., Круковер А.А., Шелкопляс В.Н. Разрез с раннеплейстоценовой вяткинской фауной и флорой на юге Западной Сибири // Плейстоцен Сибири. Стратиграфия и межрегиональные корреляции. – Новосибирск: Наука, 1989. – С. 91-97.
23. Архипов С.А., Линке Г. Результаты ЭПР-датирования раковин *Corbicula tibetensis* из четвертичных отложений Западной Сибири // Новые данные по геохронологии четвертичного периода. – М.: Наука, 1987. – С. 229-235.
24. Астахов В.И. Проблема последнего оледенения Западной Сибири // Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии: поздний плейстоцен – голоцен; элементы прогноза. – М.: Наука, 1993. – Вып. 1. – С. 41-44.
25. Астахов В.И. Средний и поздний неоплейстоцен ледниковой зоны Западной Сибири: проблемы стратиграфии и палеогеографии // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – М.: ГЕОС, 2009а – № 69 – С. 8-23.
26. Астахов В.И. Главные рубежи позднего плейстоцена Урало-Сибирской Арктики // Фундаментальные проблемы квартара: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. 19-23 октября 2009 г. – Новосибирск, 2009б. – С. 50-52.
27. Астахов В.И., Арсланов Х.А., Назаров Д.В. Возраст мамонтовой фауны на нижней Оби // Докл. АН. – 2004. – Т. 396, № 2. – С. 253-257.
28. Бажанов В.С., Костенко Н.Н. Атлас руководящих форм млекопитающих антропогена Казахстана. – Алма-Ата, 1962. – 111 с.

29. Байгушева В.С. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье) // Материалы по фауне антропогена. – М.: Наука, 1971. – С. 5-29.
30. Байгушева В.С. Об эволюции однопалых лошадей хапровского и таманского фаунистических комплексов // Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. – 1977. – Тр. ЗИН, т. 73. – С. 92-95.
31. Байгушева В.С., Гарутт В.Е. Скелет степного слона *Archidiskodon tragontherii* (Pohlig, 1885) из северо-восточного Приазовья // Плейстоценовые млекопитающие Северной Евразии. – 1987. – Тр. ЗИН, т. 168. – С. 21-37.
32. Байгушева В.С., Титов В.В. Характеристика посткраниального скелета *Mammuthus trogontherii* из Приазовья // Материалы IV Международной мамонтовой конференции. – Якутск: Институт прикладной экологии Севера АН РС (Я), 2010. – С. 17–31.
33. Барышников Г.Ф. Млекопитающие Кавказа в эпоху раннего палеолита // Плейстоценовые млекопитающие Северной Евразии. – Л., 1987. – Тр. ЗИН, т. 168. – С. 3-20.
34. Барышников Г.Ф. *Ursus mediterraneus* в плейстоцене Кавказа и замечания по истории мелких медведей Евразии // Палеотериологические исследования фауны СССР. – Л., 1991. – Тр. ЗИН, т. 238. – С. 3-60.
35. Барышников Г.Ф. Медвежьи (Carnivora, Ursidae) // Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. – СПб.: Наука, 2007. – Т. 1, вып. 5. – № 147. – 541 с.
36. Барышников Г.Ф., Боескоров Г.Г. Бурый медведь *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) из плейстоцена Якутии // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1998. – Т. 103, вып. 2. – С. 3-9.
37. Барышников Г.Ф., Верещагин Н.К. Краткий обзор четвертичных гиен (семейство Hyaenidae) России и сопредельных территорий // Четвертичные и современные млекопитающие Евразии. – СПб, 1996. – Тр. ЗИН РАН, т. 270. – С. 7-65.
38. Барышников Г.Ф., Кузьмина И.Е., Храбрый В.М. Результаты измерений трубчатых костей мамонтов Берелехского «кладбища» // Мамонтовая фауна Русской равнины и Восточной Сибири. – Л., 1977. – Тр. ЗИН РАН, т. 72. – С. 58-67.
39. Беляева Е.И. Новые находки четвертичных млекопитающих с р. Иртыша // Природа. – 1933. – № 10. – С. 62.
40. Беляева Е.И. Некоторые данные о четвертичной фауне на р. Иртыш // Тр. ПИН АН СССР. – 1935. – Т. IV. – С. 149-157.
41. Беляева Е.И. Об остатках ископаемого носорога из окрестностей г. Рыбинска // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1939. – Т. 5. – С. 69-92. – Tabl. I-VII.
42. Беляева Е.И. Новые находки остатков носорога Мерка на территории СССР // Природа. – 1940. – № 8. – С. 82.

43. Блюменштайн Р.Дж., Кавалло Дж.А. Гоминиды-падальщики и эволюция человека // В мире науки. – 1992. – № 11-12. – С. 176-183.
44. Бобковская Н.Е. Крупные млекопитающие плейстоцена Нижнего Прииртышья // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. – Екатеринбург: Университет, 2002. – С. 56-61.
45. Бобковская Н.Е., Косинцев П.А. Скелеты мамонта (*Mammuthus primigenius* Blum.) и шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blum.) с юга Тюменской области (Западная Сибирь) // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене. – Челябинск: Рифей, 2005. – С. 56-80.
46. Боескоров Г.Г. Дифференциация и проблемы систематики лосей (Artiodactyla, Cervidae, *Alces*) // Зоологический журнал. – 1998. – Т. 77, № 6. – С. 732-744.
47. Бондарев А.А., Тесаков А.С., Симакова А.Н., Дорогов А.Л. Северный олень (*Rangifer*) из раннего плейстоцена юга Западной Сибири // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Материалы 63 сессии Палеонтологического общества. – СПб, 2017. – С. 173-175.
48. Борисов Б.А. Об изменении уровня нижней границы четвертичной системы и уточнения возраста границ ее основных подразделений // Региональная геология и металлогения. – 2010. – № 41. – С. 26-28.
49. Бородин А.В., Косинцев П.А. Млекопитающие плейстоцена севера Западной Сибири // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 244-252.
50. Бромлей Г.Ф. Показатель трудности перемещения копытных в снегу // Сообщения Дальневосточного фил. Сиб. отд. АН СССР. – Владивосток, 1959. – Вып. 11. – С. 129-131.
51. Будыко М.И. О причинах вымирания некоторых животных в конце плейстоцена // Известия АН СССР. Сер. географ. – 1967. – № 2. – С. 28-36.
52. Буйновский Н.А., Хавесон Я.И. Первая находка черепа плейстоценового верблюда в Сибири // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1953. – № 19. – С. 79-81.
53. Буровский А.М., Пучков П.В. Вымирания плейстоценовой мегафауны и их следствия: рукотворный или «чисто природный» процесс? // Stratum plus. Культурная антропология и археология. – 2013. – № 1. – С. 167-268.
54. Вангенгейм Э.А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири. – 1961. – Тр. ГИН, вып. 48. – 183 с.
55. Вангенгейм Э.А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). – М.: Наука, 1977. – 171 с.
56. Вангенгейм Э.А. Некоторые вопросы палеозоогеографии антропогена // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1978. – № 48. – С. 3-14.

57. Вангенгейм Э.А. Палеозоогеографические особенности распространения млекопитающих // Четвертичная система. Полутом 1. – М.: Недра, 1982. – С. 279-283.
58. Вангенгейм Э.А. Эволюция взглядов на стратиграфические схемы квартера по работам геологического института РАН // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2010. – Т. 18, № 6. – С. 118-128.
59. Вангенгейм Э.А., Беляева Е.И., Гарутт В.Е., Дмитриева Е.Л., Зажигин В.С. Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья. – Тр. ГИН АН СССР, 1966. – Вып. 152. – 163 с.
60. Вангенгейм Э.А., Векуа М.Л., Жегалло В.И., Певзнер М.А., Тактакишивили И.Г., Тесаков А.С. Положение таманского фаунистического комплекса в стратиграфической и магнитостратиграфической шкалах // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1991. – № 60. – С. 41-52.
61. Вангенгейм Э.А., Жегалло В.И., Зажигин В.С. Этапы развития фауны млекопитающих позднего неогена и начала антропогена в Северной Азии // Геология и геофизика. – 1972. – № 6. – С. 58-65.
62. Вангенгейм Э.А., Зажигин В.С. Некоторые итоги изучения антропогеновой фауны млекопитающих Западной Сибири // Основные проблемы изучения четвертичного периода. – Л.: Наука, 1965. – С. 301-310.
63. Вангенгейм Э.А., Зажигин В.С. Фауна млекопитающих эоплейстоцена Сибири и их сопоставление с восточноевропейскими // Основные проблемы геологии антропогена Евразии. – М.: Наука, 1969. – С. 47-59.
64. Вангенгейм Э.А., Зажигин В.С. Фауна млекопитающих Сибири и неоген-четвертичная граница // Сб. докладов II Международного коллоквиума по проблеме «Граница между неогеном и четвертичной системой». – М., 1972. – Т. 2. – С. 263-277.
65. Вангенгейм Э.А., Зажигин В.С. К вопросу о возрасте тобольской свиты Западной Сибири (по млекопитающим) // Тобольский горизонт сибирского плейстоцена. – Новосибирск, 1975. – С. 56-61.
66. Вангенгейм Э.А., Зажигин В.С. Обзор фаунистических комплексов и фаун территории СССР // Стратиграфия СССР. Четвертичная система (полутом 1). Отв. ред. Е.В. Шанцер. – М.: Недра, 1982. – С. 267-279.
67. Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А. Виллафранк СССР: био- и магнитостратиграфия // Палеогеография и биостратиграфия плиоцена и антропогена. – М.: ГИН АН СССР, 1991. – С. 124-145.

68. Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С. Зональное расчленение квартера Восточной Европы по мелким млекопитающим // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2001. – Т. 9, № 3. – С. 76-88.
69. Вангенгейм Э.А., Равский Э.И. О внутреннеоконтинентальном типе природной зональности в четвертичном периоде (антропогене) // Проблемы стратиграфии кайнозоя. – М.: Недра, 1965. – С. 128-141.
70. Вангенгейм Э.А., Тесаков А.С. Принципы построения биохронологических шкал по млекопитающим плиоцена и плейстоцена. Состояние проблемы // Бюл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 2008. – № 68. – С. 59-69.
71. Вангенгейм Э.А., Флеров К.К. Широколобый лось (*Alces latifrons*) в Сибири // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1965. – Вып. 30. – С. 166-171.
72. Васильев Е.М. К вопросу о внешнем облике и образе жизни шерстистого мамонта. – Якутск, 2005. – 16 с.
73. Васильев С.К. Фауна крупных млекопитающих казанцевского и каргинского времени Новосибирского Приобья по материалам местонахождения Красный Яр // Фауна Урала в плейстоцене и голоцене. – Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2002. – С. 62-70.
74. Васильев С.К. Мамонты казанцевского времени юга Западной Сибири // Эволюция жизни на Земле. Материалы III Международного симпозиума. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2005. – С. 287-289.
75. Васильев С.К. Крупные млекопитающие позднего неоплейстоцена Верхнего Приобья // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. 19-23 октября 2009 г. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – С. 101-104.
76. Васильев С.К. Остатки зоргелии (*Soergelia* sp.) в позднем плейстоцене Предалтайской равнины // Эволюция жизни на Земле. Материалы IV Международного симпозиума. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. – С. 537-541.
77. Васильев С.К. Некоторые итоги изучения Тарадановского аллювиального местонахождения позднеплейстоценовой мегафауны // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2011. – Т. 17. – С. 20-25.
78. Васильев С.К. Новые находки верблюда Кноблоха (*Camelus knoblochi* Nehring, 1901) на Предалтайской равнине // Териофауна России и сопредельных территорий. – М.: КМК, 2016. – С. 69.

79. Васильев С.К., Лобачёв Ю.В., Лобачёв А.Ю. Новые данные по местонахождениям позднеплейстоценовой мегафауны на реках Чумыш и Чик (Алтайский край и Новосибирская область) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2014. – Т. 20. – С. 15-18.
80. Васильев С.К., Орлова Л.А., Кузьмин Я.В. Местонахождение фауны крупных млекопитающих сартанского времени на реке Орда (Ордынский район Новосибирской области) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2007. – Т. 13. – С. 29-32.
81. Васильев С.К., Середнёв М.А., Милютин К.И., Панов В.С. Сборы остатков мегафауны на реках Чумыш (Алтайский край), Чик и Обь в районе поселка Бибиха (Новосибирская область) в 2016 году // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2016. – Т. 22. – С. 23-28.
82. Васильчук Ю.К., Васильчук А.К., Лонг О. Новые данные о популяции мамонтов в позднем плейстоценовой криолитозоне Евразии // Докл. РАН. – 2000. – Т. 370, № 6. – С. 815-818.
83. Введенский Л.В. Геологический очерк западной части Западно-Сибирской низменности // Тр. Всес. геол.-развед. объед. – 1933. – Вып. 330. – 53 с.
84. Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
85. Величко А.А., Зеликсон Э.М. Ландшафтно-климатические условия и ресурсная основа существования мамонтов // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 188-199.
86. Величко А.А., Тимирева С.Н., Кременецкий К.В., МакДональд Г., Смит Л. Западно-Сибирская равнина в облике позднеледниковой пустыни // Известия РАН. Серия географическая. – 2007. – № 4. – С. 16-28.
87. Величко А.А., Фаустова М.А. Развитие оледенений в позднем плейстоцене // Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. Атлас-монография. – М.: ГЕОС, 2009. – С. 32-41.
88. Верещагин Н.К. О прежнем распространении некоторых копытных в районе смыкания европейско-казахстанских и центрально-азиатских степей // Зоологический журнал. – 1956. – Т. 35, вып. 10. – С. 1541-1553.
89. Верещагин Н.К. Заболевание зубов у якутских мамонтов // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1960. – № 24. – С. 109-111.
90. Верещагин Н.К. Основные черты формирования териофаун Голарктики в антропогене // Зоологический журнал. – 1963. – Т. 42, вып. 11. – С. 1686-1698.

91. Верещагин Н.К. Охоты первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР // Материалы по фаунам антропогена СССР. – Л., 1971. – Тр. ЗИН, т. 49. – С. 200-232.
92. Верещагин Н.К. Почему вымерли мамонты. – Л.: Наука, 1979. – 195 с.
93. Верещагин Н.К. Палеогеография и палеоэкология зверей мамонтовой фауны в четвертичном периоде Северной Евразии // Общая и региональная териогеография. – М.: Наука, 1988. – С. 19-32.
94. Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Палеоэкология поздней мамонтовой фауны в арктической зоне Евразии // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1980. – Т. 85, вып. 2. – С. 5-19.
95. Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Экологическая структура мамонтовой фауны Евразии // Зоологический журнал. – 1983. – Т. 62, вып. 8. – С. 1245-1251.
96. Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии // Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. – Л., 1985. – Тр. ЗИН, т. 131. – С. 3-38.
97. Верещагин Н.К., Тихонов А.Н. Экстерьер мамонта. – Якутск: Ин-т мерзлотоведения СО АН СССР, 1990. – 40 с.
98. Верховская Н.Б. Мамонтовые экосистемы и причины их исчезновения // Журнал общей биологии. – 1988. – Т. 49, № 1. – С. 70-83.
99. Вислобокова И.А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии эоплейстоценовых отложений юга Западной Сибири (по фауне млекопитающих). Дисс. ... канд. геол.-мин. наук. – Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1973а. – 168 с.
100. Вислобокова И.А. О местонахождениях эоплейстоценовых млекопитающих в Павлодарском Прииртышье // Геология и геофизика, 1973б. – № 5. – С. 123-126.
101. Вислобокова И.А. О находке *Trogontherium minus* Newton в нижнеэоплейстоценовых отложениях Павлодарского Прииртышья // Геология и геофизика. – 1974а. – № 2. – С. 128-129.
102. Вислобокова И.А. О новой находке *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexejeva в эоплейстоценовых отложениях юга Западной Сибири // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. – 1974б. – № 42. – С. 171-176.
103. Вислобокова И.А. Семейство Cervidae // Биостратиграфия позднего плиоцена – раннего плейстоцена Таджикистана. – М.: Наука, 1988. – С. 72-98.
104. Вислобокова И.А. Историческое развитие парнopalых (Artiodactyla) Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозое // Эволюция биосфера и биоразнообразия. – М.: КМК, 2006. – С. 416-438.

105. Вислобокова И.А. Основные этапы эволюции сообществ парнопалых Северной Евразии в плиоцене – начале среднего плейстоцена. Часть I // Палеонтологический журнал. – 2008. – № 3. – С. 76-91.
106. Волков И.А. Колебания климата и эволюция ландшафтов в сартанское похолодание и в голоцене по геологическим и геоморфологическим данным // Геология и геофизика. – 1994. – Т. 35, № 10. – С. 14-24.
107. Волков И.А., Архипов С.А. Четвертичные отложения района Новосибирска. / Отв. ред. В.Н. Сакс. – Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1978. – 44 с.
108. Волков И.А., Гросвальд М.Г., Троицкий С.Л. О стоке приледниковых вод во время последнего оледенения Западной Сибири // Изв. АН СССР. Сер. географ. – 1978. – № 4. – С. 25-35.
109. Волкова В.С. Стратиграфия и история развития растительности Западной Сибири в позднем кайнозое. – М.: Наука, 1977. – 237 с.
110. Волкова В.С. Колебания климата в Западной Сибири в позднеплиоценовое и четвертичное время // Эволюция климата, биоты и среды обитания человека в позднем кайнозое Сибири. – Новосибирск, 1991. – С. 30-40.
111. Волкова В.С. Флора и растительность на рубеже плиоцена и эоплейстоцена на юге Западной Сибири // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VIII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. – С. 111-112.
112. Волкова В.С., Архипов С.А., Бабушкин А.Е., Кулькова И.А., Гуськов С.А., Кузьмина О.Б., Левчук Л.К., Михайлова И.В., Сухорукова С.С. Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов Сибири. Кайнозой Западной Сибири. – Новосибирск: ГЕО, 2002. – 246 с.
113. Волкова В.С., Головина А.Г. Стратиграфия верхнего плиоцена и эоплейстоцена аридных районов Западной Сибири и нижняя граница квартера // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VIII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. – С. 113-115.
114. Волкова В.С., Кулькова И.А. Палеоген и неоген. Гл. 4. Западная Сибирь // Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет (кайнозой: от палеогена до голоцена) / Отв. ред. А.А. Величко. – М.: ГЕОС, 1999. – С. 85-94.
115. Вотах М.Р., Климанов В.А. Растительность и климат Томского Приобья в голоцене // Геология и геофизика. – 1994. – Т. 35, № 10. – С. 25-31.
116. Гаджиев Г.В., Гаджиев Д.В. Травматические повреждения ребер у ископаемого бинагадинского носорога // ДАН АзССР. – 1951. – Т. VII, № 10. – С. 373-378.

117. Гаджиев Г.В., Гаджиев Д.В. Явление деформирующего спондилеза у ископаемого четвертичного волка // ДАН АзССР. – 1954. – Т. 10, № 3. – С. 183-187.
118. Гаджиев Г.В., Гаджиев Д.В. Материалы к изучению палеопатологии бинагадинских копытных // ДАН АзССР. – 1955а. – Т. 11, № 4. – С. 267-272.
119. Гаджиев Г.В., Гаджиев Д.В. Аномалии развития на ископаемом материале // Известия АН АзССР. – 1955б. – № 2. – С. 67-73.
120. Гайдученко Л.Л. Позвоночные, палеоландшафты и палеоклиматы неогена Павлодарского Прииртышья. Дисс. ... канд. геол.-мин. наук. – Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1986. – 314 с.
121. Гайдученко Л.Л. Время появления и условия обитания архантропов рода Homo в Северной Евразии // Вестник Челябинского университета. Серия 10. Востоковедение. Евразийство. Геополитика. – 2003. – № 3. – С. 115-125.
122. Гарутт В.Е. Скелет хазарского мамонта *Mammuthus cf. chosaricus Dubrovo* из среднеплейстоценовых отложений р. Орья (бассейн р. Камы) // Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых и плейстоценовых отложений северной и южной частей Предуралья. – Уфа, 1972. – Вып. 2. – С. 35–55.
123. Гарутт В.Е., Тихонов А.Н. Происхождение и систематика семейства слоновых *Elephantinae* Gray, 1821 со специальным обзором состава трибы *Mammuthini* Brookes, 1828 // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 47-70.
124. Гарутт В.Е., Форонова И.В. Исследования зубов вымерших слонов. Методические рекомендации. – Новосибирск, 1976. – 35 с.
125. Гасилин В.В., Косинцев П.А. Краниологическая диагностика барсуков (*Carnivora, Mustelidae, Meles meles, Meles leucurus*) Европы и Северной Азии // Зоологический журнал. – 2002. – Т. 91, № 4. – С. 475-485.
126. Гатри Р.Д. Влияние окружающей среды на размеры тела, «социальные» органы, параметры популяций и вымирание млекопитающих Берингии // Берингия в Кайнозое. – Владивосток, 1976. – С. 296-321.
127. Генералов П.П., Черепанов Ю.П., Климова Э.А. Новые данные по стратиграфии постплиоценовых отложений Белогорского Приобья // Пути повышения эффективности геологоразведочных работ на нефть и газ в Западной Сибири. – Тюмень, 1975. – 277 с.
128. Гептнер В.Г. Пустынно-степная фауна Палеарктики и очаги ее развития // Бюлл. МОИП, отд. Биол. – 1945. – № 4. – С. 17-38.
129. Гладенков Ю.Б. Громкая стратиграфическая дискуссия начала XXI века (статус и нижняя граница квартера) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2010. – Т. 18, № 2. – С. 125-128.

130. Головачёв М.В. К вопросу о самостоятельности сингильского фаунистического комплекса (средний неоплейстоцен) // Палеонтология и стратиграфические границы. 57 сессия палеонтологического общества. – СПб., 2012. – С. 41-43.
131. Головачёв М.В. Реконструкция палеоэкологических обстановок на юге Нижней Волги в среднем и позднем неоплейстоцене на основе палеотериологических данных // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VIII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. – С. 140-142.
132. Гричук М.П. Вопросы изучения истории растительного покрова в Сибири в четвертичное время // Четвертичный период Сибири. – М.: Наука, 1966. – С. 299-308.
133. Громов В.И. О находке *Alces latifrons* в Сибири // Сообщ. Гос. академии материальной культуры. – 1931. – № 2. – С. 49-55.
134. Громов В.И. Краткий систематический обзор четвертичных млекопитающих // Академику В.А. Обручеву к пятидесятилетию научной и педагогической деятельности. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 2. – С. 163-223.
135. Громов В.И. Материалы к изучению четвертичных отложений Омско-Барабинского района. – Тр. Инт-та геол. наук АН СССР. – 1940. – Вып. 48. – С. 1-47.
136. Громов В.И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит). Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. – 1948. – Вып. 64. – 521 с.
137. Громов В.И. Принципы построения схем периодизации палеолита // Тр. Комис. по изуч. четвертичного периода. – 1961. – Т. 18. – С. 32-38.
138. Громов В.И., Алексеев М.Н., Вангенгейм Э.А., Кинд Н.В., Никифорова К.В., Равский Э.И. Схема корреляции антропогеновых отложений Северной Евразии // Корреляция антропогеновых отложений Северной Евразии. – М.: Наука, 1965. – С. 5-33.
139. Громов В.И., Краснов И.И., Никифорова К.В., Шанцер Е.В. Состояние вопроса о нижней границе и стратиграфическом подразделении антропогеновой (четвертичной) системы // Вопросы геологии антропогена (к VI конгрессу INQUA в Польше в 1961 году). – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – С. 123-145.
140. Громов В.И., Краснов И.И., Никифорова К.В., Шанцер Е.В. Схема подразделений антропогена // Бюлл. Комис. по изуч. четвертичного периода. – 1969. – № 36. – С. 41-55.
141. Громова В.И. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья и по истории млекопитающих восточной Европы и северной Азии вообще // Тр. Комис. по изуч. четв. периода. – 1932. – Т. 2. – С. 1-125.

142. Громова В.И. Первобытный зубр (*Bison priscus Bojanus*) в СССР // Труды ЗИН АН СССР. – 1935. – Т. 2, вып. 2-3. – С. 77-205.
143. Громова В.И. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. М.: Наука, 1965. – 143 с.
144. Гудина В.И., Зыкин В.С., Форонова И.В. Новые данные по четвертичной фауне Сибири // Геологические события антропогенного времени на территории Сибири. – Новосибирск, 1982. – С. 35-45.
145. Гутак Я.М., Каучакова Е.Е., Разволяев Д.О., Шпанский А.В. Первая находка остатков пещерного льва (*Panthera spelaea Goldf.*) в Горной Шории // Известия Бийского отделения Русского географического общества. – 2012. – Вып. 33. – С. 21-25.
146. Девяшин М.М. Крупные млекопитающие юго-востока Западной Сибири в голоцене. Автореф. канд. дис. – Томск, 2013. – 19 с.
147. Девяшин М.М., Шпанский А.В., Немойкина О.В., Тютеньков О.Ю., Москвитина Н.С. Некоторые аспекты динамики населения лося (*Alces alces L.*) юго-востока Западной Сибири в плейстоцене и голоцене // Тр. ТГУ. Т. 284. Сер. биологическая. – 2013. – С. 32-40.
148. Деревянко А.П., Молодин В.И., Зенин В.И., Лещинский С.В., Машенко Е.Н. Позднепалеолитическое местонахождение Шестаково. – Новосибирск: Изд-во Института археологии и этнографии СО РАН, 2003. – 168 с.
149. Дзунино М., Дзуллини А. Биogeография (эволюционные аспекты). – М.: Итало-Российский институт экологических исследований и образования, 2010. – 317 с.
150. Дуброво И.А. Об остатках *Parelephas wusti* (M. Pawl.) и *Rhinoceros merckii* Jager из Якутии // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1957. – № 21. – С. 97-104.
151. Дуброво И.А. Древние слоны СССР. – М., 1960. – Тр. ПИН АН СССР, т. 36, вып. 1. – 79 с..
152. Дуброво И.А. Систематическое положение слона хозарского фаунистического комплекса // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. – 1966. – № 32. – С. 63–74.
153. Дуброво И.А. Морфология скелета юрибейского мамонта // Юрибейский мамонт. – М.: Наука, 1982. – С. 52-99.
154. Дуброво И.А. Фаунистические комплексы крупных млекопитающих плейстоцена Центральной России // Четвертичная геология и палеогеография России. – М.: ГЕОС, 1997. – С. 68-76.
155. Дуброво И.А., Писарева В.В., Шик С.М. О хозарском слоне из Люберецкого района Подмосковья // Материалы V Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – М., 2007. – С. 114-116.

156. Дупал Т.А. Грызуны позднего плейстоцена юга Западной Сибири // Палеоэкология плейстоцена и культуры каменного века Северной Азии и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд. Института археолог. и этногр. СО РАН, 1998. – Т. 1. – С. 185-190.
157. Дупал Т.А., Галкина Л.И. Мелкие млекопитающие четвертичных отложений Кузнецкой котловины и их значение для палеоэкологических реконструкций // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцен и плейстоцена Сибири. – Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2000. – С. 195-198.
158. Евсеева Н.С., Жилина Т.Н. Палеогеография конца позднего плейстоцена и голоцена (корреляция событий). – Томск: Изд-во НТЛ, 2010. – 180 с.
159. Жамойда А.И., Леонтьева Е.Н. Постановление о понижении уровня границы неогеновой и четвертичной систем // Постановления межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. – СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2012. – Вып. 41. – С. 9-11.
160. Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Кузнецова Т.В., Раутиан А.С. Судьба мегафауны Голарктики в позднем антропогене // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 287-306.
161. Жылкибаев К.Ж. Древние слоны Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1975. – 132 с.
162. Жылкибаев К.Ж. Антропогенные слоны Джамбульской, Алма-Атинской и Павлодарской областей // Фауна позвоночных и флора мезозоя и кайнозоя северо-востока и юга Казахстана. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. – Алма-Ата, 1982. – Т. 8. – С. 89-94.
163. Зажигин В.С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. – М.: Наука, 1980. – 156 с.
164. Зажигин В.С. Комплексы мелких млекопитающих позднего плиоцена – раннего плейстоцена юга Западной Сибири // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. 19-23 октября 2009 г. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – С. 218-220.
165. Зажигин В.С., Зыкин В.С. К стратиграфии плиоцена юга Западно-Сибирской равнины (Омское Прииртышье) // Геология и геофизика. – 1983. – № 10. – С. 42-48.
166. Зажигин В.С., Зыкин В.С. Новые данные по стратиграфии плиоцена юга Западно-Сибирской равнины // Стратиграфия пограничных отложений неогена и антропогена Сибири. – Новосибирск, 1984. – С. 29-53.
167. Зайцев А.М. Геологические исследования в районе Сибирской железной дороги между рр. Обью и Чулымом // Геологические исследования и разведочные работы по линии Сибирской железной дороги. – СПб., 1910. – Вып. 30. – 137 с. – I табл.

168. Зальцман И.Г. Стратиграфия палеогеновых и неогеновых отложений Кулундинской степи. – Красноярск: Кн. изд-во, 1968. – 160 с.
169. Зарецкая Н.Е., Кобылкин Д.В., Косинцев П.А., Максимов Ф.Е., Рыжов Ю.В., Черных В.Н., Кузнецов В.Ю., Григорьев В.А. Новые данные о голоценовом возрасте бизонов (*Bison priscus*) в Забайкалье // Фундаментальные проблемы квартара: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы IX Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2015. – С. 162-163.
170. Зинова Р.А. Эоплейстоцен севера Центрального Казахстана и нижняя граница антропогена. Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. – М.: ГИН АН СССР, 1972. – 26 с.
171. Зинова Р.А. Стратиграфия средне-верхнеплиоценовых и нижне-среднеплиоценовых отложений Центрального Казахстана // Советская геология. – 1973. – № 2. – С. 59-70.
172. Зинова Р.А. О палеогеографической обстановке севера Центрального Казахстана в позднем неогене и раннем антропогене // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. – 1974. - № 42. – С. 128-137.
173. Зинова Р.А. Плиоцен севера Центрального Казахстана. – Минск: Наука и техника, 1982. – 150 с.
174. Зубаков В.А. Палеогеография Западно-Сибирской низменности в плейстоцене и позднем плиоцене. – Л.: Наука, 1972. – 200 с.
175. Зыкин В.С. Стратиграфия и эволюция природной среды и климата в позднем кайнозое юга Западной Сибири. – Новосибирск: ГЕО, 2012. – 487 с.
176. Зыкин В.С., Зажигин В.С. Новые данные по стратиграфии неогена юга Западно-Сибирской равнины // Материалы Всероссийского научного совещания «Актуальные проблемы неогеновой и четвертичной стратиграфии и их обсуждение на 33-м Международном геологическом конгрессе (Норвегия, 2008 г.)». – М.: ГЕОС, 2009. – С. 58-64.
177. Зыкин В.С., Зажигин В.С., Зыкина В.С., Чиркин К.А. О выделении регионального стратотипа границы неогеновой и четвертичной систем для Северной и Центральной Азии // Вестник Том. ун-та, серия «Науки о Земле» (геология, география, метеорология, геодезия). – 2003. – № 3 (II). – С. 77-80.
178. Зыкин В.С., Зажигин В.С., Казанский А.Ю. Поздний неоген Западно-Сибирской равнины: стратиграфия и палеомагнетизм, основные климатические события // Геология и геофизика. – 1991. – № 1. – С. 78-86.
179. Зыкин В.С., Зажигин В.С., Присяжнюк В.А. Стратиграфия плиоценовых и эоплейстоценовых отложений в долине р. Битеke (Северный Казахстан) // Геология и геофизика. – 1987. – № 3. – С. 12-19.

180. Зыкин В.С., Зыкина В.С., Орлова Л.А. Новые данные об изменении природной среды и климата в позднем плейстоцене юга Западно-Сибирской равнины по осадкам котловины озера Аксор // Основные закономерности глобальных изменений климата и природной среды в позднем кайнозое Сибири. – Новосибирск: ИАиЭ СО РАН, 2002. – Вып. 1. – С. 220–233.
181. Зыкин В.С., Зыкина В.С., Орлова Л.А., Круковер А.А., Форонова И.В. Изменение среды и климата в четвертичном периоде юга Западной Сибири // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцена и плейстоцена Сибири. – Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии, 1998. – С. 175-190.
182. Зыкин В.С., Зыкина В.С., Орлова Л.А., Савельева П.Ю., Сизикова А.О., Смолянинова Л.Г. Верхний кайнозой юга Западной Сибири: современное состояние стратиграфии и палеогеографии // Новости палеонтологии и стратиграфии. Приложение к журналу «Геология и геофизика», т. 52. – 2011. – Вып. 16-17. – С. 137-152.
183. Зыкин В.С., Зыкина В.С., Смолянинова Л.Г. Современное состояние и основные проблемы стратиграфии и палеогеографии квартера Западной Сибири // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VIII всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. – С. 229-231.
184. Зыкина В.С., Зыкин В.С. Лёссово-почвенная последовательность и эволюция природной среды и климата Западной Сибири в плейстоцене. – Новосибирск: ГЕО, 2012. – 477 с.
185. Илларионов А.Г. Тургайский спиллвей. К Истории становления и развития речной сети Арало-Иртышского региона. – Ижевск, 2013. – 159 с.
186. Ильина С.А., Шпанский А.В. Местонахождения млекопитающих прииртышского фаунистического комплекса в Павлодарской области // Современные проблемы географии и геологии. – Томск: ТГУ, 2014. – С. 669-673.
187. Калмыков Н.П. Палеогеография и эволюция биоценотического покрова в бассейне озера Байкал. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского университета, 2003. – 240 с.
188. Калмыков Н.П. Особенности плиоценового этапа в развитии териофауны России (Северо-Восточное Приазовье и Забайкалье) // Палеонтологическая летопись региональных и глобальных событий. Тезисы 51 сессии палеонтол. общ. – СПб, 2005. – С. 63-65.
189. Калмыков Н.П., Машенко Е.Н. Нахodka древнейшего представителя мамонтоидных слонов (*Proboscidea, Mammalia*) в Азии // Новости палеонтологии и стратиграфии (Приложение к журналу «Геология и геофизика»). – 2009. – Вып. 12. – С. 175-181.
190. Камбариддинов Р.К. *Antilospira cf. gracilis* и *Paracamelus cf. giganteus* из Павлодарского Прииртышья // ДАН УзССР. – 1966. – № 9.

191. Камбариддинов Р.К. Стратиграфия антропогеновых отложений Павлодарского Прииртышья, ее палеонтологическое обоснование и корреляция с некоторыми районами Западной Сибири и Средней Азии. Атореф. канд. дис. – Ташкент, 1969. – 16 с.
192. Каплянская Ф.А., Тарноградский В.Д. Средний и нижний плейстоцен низовьев Иртыша. – Л.: Недра, 1974. – 160 с.
193. Кащенко Н.Ф. О нахождении остатков мамонта около гор. Томска // Изв. Акад. Наук. – 1896. – Т. V, № 1. – 15 с.
194. Кащенко Н.Ф. К вопросу об одновременности существования человека и мамонта // Труды 10-го археологического съезда в Риге, 1896 г. – М., 1899. – Т. 1. – С. 64-70.
195. Кащенко Н.Ф. Скелет мамонта со следами употребления некоторых частей тела этого животного в пищу современным ему человеком // Записки Имп. АН VIII сер. по физ.-мат. Отд. – СПб., 1901. – Т. 11, № 7. – 60 с. – 8 табл.
196. Климанов В.А. Продолжительность безморозного периода в оптимум голоцена (около 5500 л.н.) на территории Северной Евразии // Известия РАН. Сер. географическая. – 2006. – № 1. – С. 61-67.
197. Кожамкулова Б.С. Антропогеновая ископаемая териофауна Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1969. – 149 с. – Таблицы I-XXXIV.
198. Кожамкулова Б.С. Зоogeографический анализ состава и распределения антропогеновой фауны Казахстана в пространстве и времени // Мезокайнозойская фауна и флора Северо-Западного Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1977. – Т. 7. – С. 89-104.
199. Кожамкулова Б.С. Позднекайнозойские копытные Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1981. – 144 с.
200. Кожамкулова Б.С. Кошкурганский раннеплейстоценовый фаунистический комплекс // Раннепалеолитические микроиндустриальные комплексы в travertинах южного Казахстана. – Новосибирск, 2000. – С. 262-270.
201. Кожамкулова Б.С., Коченов В.Г. Новое о фауне и тафономии раннеплейстоценового местонахождения Кошкурган (хребет Карагатай, Казахстан) // Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии. Тр. 23-й сессии Всесоюзного палеонтологического общества. – Л., 1989. – С. 137-144.
202. Коновалова В.А. Новые находки остракод из отложений III надпойменной террасы р. Чулым (Томская область) // Эволюция жизни на земле: Материалы III Международного симпозиума. – Томск: ТГУ, 2005. – С. 346-349.
203. Коновалова В.А., Шпанский А.В. Реконструкция условий осадконакопления Сергеевского яра (р. Чулым, Томская область) по палеонтологическим данным // Эволюция жизни на земле: Материалы III Международного симпозиума. – Томск: ТГУ, 2005. – С. 349-351.

204. Косинцев П.А. Мамонтовая фауна реки Юрибей (полуостров Ямал) // Фауны и флоры Северной Евразии в позднем кайнозое. – Екатеринбург-Челябинск: ООО «ЦИКР «Рифей», 2008. – С. 147-157.
205. Косинцев П.А. Мамонтовая фауна севера Западной Сибири // Фундаментальные проблемы квартара: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Новосибирск: Издательство СО РАН, 2009. – С. 290-292.
206. Косинцев П.А., Бобковская Н.Е., Бородин А.В., Зиновьев Е.В., Некрасов А.И., Трофимова С.С. Тропонтериевый слон Нижнего Иртыша. – Екатеринбург: Изд-во «Волот», 2004. – 260 с.
207. Косинцев П.А., Бобковская Н.Е., Улитко А.Н. Каталог коллекции четвертичных млекопитающих Свердловского историко-краеведческого музея. – Екатеринбург: УрО РАН, 1994. – Вып. 1. Отряды грызуны, хищные, непарнокопытные, парнокопытные. – 111 с.
208. Косинцев П.А., Васильев С.К. Фауна крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена Западной Сибири // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 2009. – № 69. – С. 94-105.
209. Косинцев П.А., Воробьев А.А. Биология большого пещерного медведя (*Ursus spelaeus* Ros. et Hein.) на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 266-278.
210. Косинцев П.А., Пластеева Н.А., Васильев С.К. Дикие лошади (*Equus (Equus)* s. L.) Западной Сибири в голоцене // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92, № 9. – С. 1107-1116.
211. Краснов И.И., Никифорова К.В. Схема стратиграфии четвертичной (антропогеновой) системы, уточненная по материалам последних лет // Стратиграфия: палеогеография и литогенез антропогена Евразии. – М., 1973. – С. 157-188.
212. Кривоногов С.К. Стратиграфия и палеогеография Нижнего Иртыша в эпоху последнего оледенения (по карнологическим данным). – Новосибирск: Наука, 1988. – 232 с.
213. Кривоногов С.К., Бахарева В.А., Ким Ю.В, Орлова Л.А., Скабичевская Н.А. Новые данные к стратиграфии и палеогеографии позднего плейстоцена Сургутского Приобья // Геология и геофизика. – 1993. – Т. 34, № 3. – С. 24-37.
214. Круковер А.А. Реконструкция природных условий казанцевского межледникового на юге Западной Сибири по микротериологическим данным // Геология и геофизика. – 1999. – Т. 40, № 10. – С. 1425-1433.
215. Круковер А.А., Кривоногов С.К. О возрасте аллювиальных отложений в разрезе у с. Надцы на Иртыше // Геология и геофизика. – 1995. – № 11. – С. 54-58.

216. Кузьмин Я.В. Радиоуглеродная хронология мамонта (*Mammuthus primigenius* Blum.) в Сибири: больше дат, больше проблем? // Материалы IV Международной мамонтовой конференции. – Якутск: Изд-во Института прикладной экологии Севера, 2010. – С. 228-235.
217. Кузьмин Я.В., Зольников И.Д., Орлова Л.А. Мамонт и палеолитический человек Сибири: моделирование на основе ГИС-технологий // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 356-359.
218. Кузьмин Я.В., Зольников И.Д., Орлова Л.А., Зенин В.Н. Палеогеография Западно-Сибирской равнины во время максимума сартанского оледенения (в связи с находками мамонтов и палеолитических памятников) // Докл. АН – 2004. – Т. 398, № 4. – С. 542-544.
219. Кузьмина И.Е. О происхождении и истории териофауны Сибирской Арктики // Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири. – Л., 1977. – Тр. ЗИН, т. 63. – С. 18-55.
220. Кузьмина И.Е. Лошади северной Евразии от плиоцена до современности. – СПб, 1997. – Тр. ЗИН РАН, т. 273. – 223 с.
221. Кузьмина И.Е., Праслов Н.Д. Аномалии в строении зубов и костей конечностей мамонтов из позднепалеолитической стоянки Костенки 1 // История крупных млекопитающих и птиц Северной Евразии. – СПб, 1992. – Тр. ЗИН, т. 246. – С. 68-71.
222. Куртен Б. Голарктические Carnivora в верхнем плиоцене и плейстоцене // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1978. – № 48. – С. 15-21.
223. Лавров А.В., Забелин В.И. Первобытный тур (*Bos primigenius*, *Bovidae*) в раннем голоцене Республики Тыва // V Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода. – М., 2007. – С. 208-209.
224. Лавров В.В. О единой стратиграфической схеме для континентальных третичных отложений Приаралья, Тургая и юга Западной Сибири // Вестн. АН КазССР. – 1951. – № 1. – С. 43-47.
225. Лавров В.В. Континентальный палеоген и неоген Арабо-Сибирских равнин. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1959. – 231 с.
226. Лазарев П.А. Новая находка скелета шерстистого носорога в Якутии // Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири. – Л.: Наука, 1977. – Тр. ЗИН, т. 63. – С. 281-285.
227. Лазарев П.А. Крупные млекопитающие антропогена Якутии. Отв. ред. Н.Г. Соломонов. – Новосибирск: Наука, 2008. – 160 с.
228. Ламберт Д. Доисторический человек: Кембриджский путеводитель. – Л.: Недра, 1991. – 256 с.
229. Ларичев В.Е. Прозрение: Рассказы археолога о первобытном искусстве и религиозных верованиях. – М.: Политиздат, 1990. – 223 с.

230. Лаухин С.А. О некоторых стратотипах горизонтов верхнего неоплейстоцена Западной Сибири и соотношении их с изотопно-кислородной кривой // Актуальные проблемы неогеновой и четвертичной стратиграфии. – М.: ГЕОС, 2009. – С. 78-83.
231. Лаухин С.А., Арсланов Х.А., Максимов Ф.Е., Кузнецов В.Ю., Чернов С.Б., Тертычная Т.В. Новое обнажение погребенного торфяника казанцевского возраста в низовьях Иртыша // Докл. АН. – 2008. – Т. 418, № 5. – С. 650-654.
232. Лещинский С.В. Большой Исток – новое коренное местонахождение мамонтовой фауны в Западной Сибири // Материалы региональной конференции геологов Сибири, Дальнего Востока и северо-востока России. – Томск: ГалаПресс, 2000. – Т. 2. – С. 394-396.
233. Лещинский С.В. Палеэкологические исследования, тафономия и генезис местонахождения Луговское // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2006. – № 1(25). – С. 33–40.
234. Лещинский С.В. Вымирание шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius*) как отражение глубоких абиотических изменений в экосистемах Северной Евразии в конце плейстоцена – голоцене. Дис. Доктора геол.-мин. наук. – Томск, 2016. – 467 с.
235. Лещинский С.В., Бурканова Е.М., Лунева Д.Е., Иванцов С.В., Зенин И.В., Ахтерякова А.В. Предварительные результаты исследований местонахождения мамонтовой фауны и палеолита «Красноярская курья» (Западно-Сибирская равнина) // Эволюция жизни на Земле. Материалы III Международного симпозиума. – Томск: ТГУ, 2005. – С. 352-356.
236. Лещинский С.В., Бурканова Е.М., Орлова Л.А. Кочегур – новое местонахождение – зверовой солонец на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Вестник ТГУ. – 2003. – Приложение № 3 (II). – С. 126-128.
237. Лещинский С.В., Вяткин И.А., Туманцев В.В., Гнеушев А.В. Местонахождение Кулачье (Западная Сибирь) – новое скопление *in situ* остатков млекопитающих мамонтового комплекса // Эволюция жизни на Земле. Материалы II Международного симпозиума. – Томск: НТЛ, 2001. – С. 496-500.
238. Лукина Н.В. Четвертичные движения юго-восточной части Западно-Сибирской плиты // Четвертичная геология и палеогеография России. – М.: ГЕОС, 1997. – С. 110-115.
239. Макарова Л.А. Первые находки лошади Стенона в Казахстане // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. – 1955. – Т. 1. – С. 29-39.
240. Максимов Ф.Е., Лаухин С.А., Арсланов Х.А., Кузнецов В.Ю., Шилова Г.Н., Чернов С.Б., Жеребцов И.Е., Левченко С.Б. Первая уран-ториевая датировка средненеоплейстоценового торфяника в Западной Сибири // Докл. АН, 2010а. – Т. 433, № 1. – С. 106-110.
241. Максимов Ф.Е., Лаухин С.А., Арсланов Х.А., Кузнецов В.Ю., Шилова Г.Н., Чернов С.Б., Жеребцов И.Е., Левченко С.Б., Баранова Н.Г. Уран-ториевый возраст и условия

формирования межледниковых отложений среднего неоплейстоцена на Средней Оби // Вестник СПбГУ. – 2010б. – Сер. 7, вып. 3. – С.103-114.

242. Маликов Д.Г. Зоогеографическая характеристика мамонтовой фауны юга Сибири // Вестник ТГУ. – 2015. – № 398. – С. 233-242.

243. Маркова А.К., Пузаченко А.Ю., ван Кольфсхoten T., Косинцев П.А., Кузнецова Т.В., Тихонов А.Н., Бачура О.Н., Пономарев Д.В., ван дер Плихт Й., Кутиенс М. Динамика ареалов овцебыка и первобытного бизона во вторую половину позднего плейстоцена – голоцене Северной Евразии // Известия РАН. Серия географическая. – 2013. – № 6. – С. 110-121.

244. Мартынов В.А. Стратиграфическая схема четвертичных отложений южной части Западно-Сибирской низменности // Тр. Межведомственного совещания по стратиграфии Сибири. – Л.: Гостоптехиздат, 1957. – С. 471-484.

245. Маруашвили Л.И. Палеогеографический словарь. – М.: Мысль, 1985. – 367 с.

246. Махензон М.Р., Мизеров Б.В. Особенности минерального состава среднечетвертичных аллювиально-озерных отложений у с. Кривошеино // Четвертичный период Сибири. – М.: Наука, 1966. – С. 488-496.

247. Машкин В.И. Зоогеография. – М.: Академический Проект, 2006. – 379 с.

248. Мащенко Е.Н. Структура стада мамонтов из Севского позднеплейстоценового местонахождения // История крупных млекопитающих и птиц Северной Евразии. – СПб., 1992. – Тр. ЗИН РАН, т. 246. – С. 41-59.

249. Мащенко Е.Н. Скелет и зубная система в индивидуальном развитии *Mammuthus primigenius* (Blum., 1799) (Proboscidea, Elephantidae) и некоторые черты биологии мамонта. Автореф. дис. канд. биол. наук. – М., 1998. – 24 с.

250. Мащенко Е.Н., Калмыков Н.П. Эволюция слонов семейства Elephantidae Gray, 1921 в плеистоцене Сибири // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. 19-23 октября 2009 г. – Новосибирск, 2009. – С. 401-404.

251. Мащенко Е.Н., Лещинский С.В. Состав и морфология остатков мамонтов местонахождения Волчья грива // Эволюция жизни на Земле. Матер. II Междунар. симпоз. – Томск: Изд-во НТЛ, 2001. – С. 507-511.

252. Мащенко Е.Н., Шпанский А.В. Первая находка нижней челюсти эмбриона мамонтенка (Mammalia, Proboscidea) в Томской области // Палеонтологический журнал. – 2002. – № 2. – С. 76-85.

253. Мащенко Е.Н., Шпанский А.В. Аномалии строения зубов у шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) // Палеонтологический журнал. – 2005. – № 1. – С. 96-102. – Табл. VI-VII.

254. Машенко Е.Н., Шубина Ю.В., Телегина С.Н. Луговское: пейзаж на фоне ледников. – Екатеринбург: Изд-во «Баско», 2006. – 82 с.
255. Мензбир С.А. Очерк истории фауны Европейской части СССР. – М.-Л.: Биомедгиз, 1934. – 223 с.
256. Местонахождения ископаемых позвоночных фанерозоя Казахстана. Отв. ред. П.А. Тлеубердина. Справочник для палеонтологов, геологов, биологов. – Алматы, 2017. – 300 с.
257. Моматюк И., Исткотт Дж. Танец смерти // National Geographic. – 2004. – № 6. – С. 86-99.
258. Моськина О.Д. Стратиграфия верхнего кайнозоя Восточного Казахстана по остаткам грызунов. Автореф. канд. дисс. – Алма-Ата, 1973. – 16 с.
259. Мотузко А.Н. Палеонтологическая характеристика “диагональных” песков в разрезе у с. Уртам // Вестник МГУ, сер. геогр. – 1970а. – № 3. – С. 106-108.
260. Мотузко А.Н. Нижнеплейстоценовая фауна млекопитающих из разреза у с. Скородум Омской области // Вестник МГУ, сер. геогр. – 1970б. – № 4. – С. 87-89.
261. Мотузко А.Н. Фауна млекопитающих верхнего плиоцена, нижнего и начала среднего плейстоцена внеледниковой области Западной Сибири и ее палеогеографическое значение. Автореф. канд. дис. – М., 1971. – 16 с.
262. Мотузко А.Н. Фауна млекопитающих из тобольских отложений в разрезах Томского Приобья и Тобольского материка // Тобольский горизонт сибирского плейстоцена. – Новосибирск, 1975. – С. 51-56.
263. Мотузко А.Н. *Mammuthus chosaricus* Dubrovo в четвертичных отложениях Беларуси // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VIII всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. – С. 449-451.
264. Мячкова Н.А. Климат СССР. – М.: МГУ, 1983. – 191 с.
265. Насимович А.А. Роль снежного покрова в жизни копытных на территории СССР // Изв. АН СССР, М.-Л., 1955.
266. Невесская Л.А., Ахметьев М.А., Богданович А.К., Жегалло В.И., Ильина Л.Б., Кармишина Г.И., Серова М.Я., Сычевская Е.К., Чепалыга А.Л. Биogeографическое районирование территории СССР в неопгнене // Неогеновая система. Полутом 2. – М.: Недра, 1986. – С. 377-386.
267. Никитин В.П. Четвертичные флоры Западной Сибири (семена и плоды). История развития растительности внеледниковой зоны Западно-Сибирской низменности в позднеплиоценовое и четвертичное время. – М.: Наука, 1970. – С. 245-312.
268. Никифорова К.В. Геоморфология и геологическое строение Прииртышской впадины

// Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. Сер. геол. – 1953. – Вып. 141. – С. 3-33.

269. Никифорова К.В. Кайнозой Голодной степи Центрального Казахстана. Тр. ГИН АН СССР, 1960. – Вып. 45. – 255 с.

270. Никифорова К.В. О работе Международного Коллоквиума по проблеме «Граница между неогеном и четвертичной системой» // Бюлл. Комис. по изуч. четвертичного периода. – 1974. – № 42. – С. 177-182.

271. Николаев В.И., Алексеев А.О., Машенко Е.Н., Кузнецова Т.В., Якумин П. Причины патологий бивней позднеплейстоценовых якутских мамонтов // Известия РАН. Сер. географическая. – 2017. – № 1. – С. 84-90.

272. Николаева И.В., Панычев В.А., Орлова Л.А. Реперные радиоуглеродные датировки позднеплейстоценовых отложений Западной Сибири // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1989. – № 58. – С. 125-132.

273. Никольский П.А. Архаичный широколобый лось с Колымской низменности (Северная Якутия) // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. – М.: Россельхозакадемия, 1996. – С. 247-253.

274. Никольский П.А. Систематика и стратиграфическое значение лосей (*Alcini*, *Cervidae*, *Mammalia*) в позднем кайнозое Евразии и Северной Америки. Автореф. канд. дисс. – М.: ГИН РАН, 2010. – 26 с.

275. Никольский П.А., Питулько В.В. Зависимость численности мамонтов от климата в связи с проблемой их вымирания (по массовому радиоуглеродному датированию остатков мамонтов из Арктической Сибири) // Stratum plus. Культурная антропология и археология. – 2013. – № 1. – С. 133-165.

276. Номоконов Л.И. Пойменные луга Сибири // Естественные кормовые ресурсы СССР и их использование. – М.: Наука, 1978. – С. 79-93.

277. Оболенский С.И. О костях млекопитающих, собранных в 1923 г. в Западной Сибири // Изв. Сиб. энтомологического бюро. – 1924. – № 3. – С. 37-39.

278. Оболенский С.И. Материалы по четвертичной фауне млекопитающих Сибири // Докл. АН СССР. – 1926. – С. 35-38.

279. Оводов Н.Д., Мартынович Н.В. Дикие кошки (*Mammalia*, *Felidae*) Алтая в плейстоцене и голоцене // Фауны и флоры северной Евразии в позднем кайнозое. – Екатеринбург-Челябинск: Рифей, 2008. – С. 165-171.

280. Оводов Н.Д., Тарасов А.Ю. Большая кошка (*Panthera* sp.) и малый пещерный медведь (*Ursus rossicus*) в Сибири // Енисейская провинция. – Красноярск: Красноярский краевой краеведческий музей, 2009. – Вып. 4. – С. 129-135.

281. Орлова Л.А., Васильев С.К., Кузьмин Я.В., Косинцев П.А. Новые данные о времени и

месте вымирания шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799) // Докл. АН. – 2008. – Т. 423, № 1. – С. 133-135.

282. Очев В.Г., Янин Б.Т., Барков И.С. Методическое руководство по тафономии позвоночных организмов. – М.: МГУ, 1994. – 144 с.

283. Переладов В.Т., Шпанский А.В. Первые находки шерстистого носорога на Восточной Чукотке // Вопросы геологии и палеонтологии Сибири. – Томск, 1997. – С. 94-98.

284. Петрин В.Т. Палеолитические памятники Западно-Сибирской равнины – Новосибирск: Наука, 1986. – 143 с.

285. Петров К.М. Биogeография. – М.: Академический Проект, 2006. – 400 с.

286. Пидопличко И.Г. Позднепалеолитические жилища из костей мамонта на Украине. – Киев: Наукова думка, 1969. – 163 с.

287. Пидопличко И.Г. Межирнические жилища из костей мамонта. – Киев: Наукова думка, 1976. – 239 с.

288. Питулько В.В. Ex ungue leonem cognoscimus... (комментарий к работе А.М. Буровского и П.В. Пучкова «Вымирания плейстоценовой мегафауны и их следствия: рукотворный или «чисто природный» процесс?») // Stratum plus. Культурная антропология и археология. – 2013. – № 1. – С. 269-280.

289. Пластеева Н.Д., Бурова Н.Д., Косинцев П.А. Восточноевропейские лошади (*Equus ferus* Boddaert, 1785) в конце позднего плейстоцена // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 2012. – Вып. 117. – С. 3-11.

290. Плотников В.В. Бивни мамонта и их функциональные особенности // Эволюция жизни на Земле. Материалы IV Международного симпозиума. – Томск: ТМЛ-пресс, 2010. – С. 558-563.

291. Праслов Н.Д. Орудия охоты в палеолите Костёнок // VI координационное совещание по изучению мамонтовой фауны. Тез. докл. – Л., 1991. – С. 43-45.

292. Путеводитель экскурсии по разрезам кайнозойских отложений Томского Приобья. / Отв. ред. В.П. Гричук, Е.Д. Заклинская, Б.В. Мизеров – Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1971. – 64 с.

293. Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 3. Перепромысел, «недопромысел» и другие факторы // Вестник зоологии. – 1992. – № 4. – С. 73-81.

294. Пучков П.В. «Мамонтовое собирательство» вместо или после «мамонтовых побоищ»? // Vita Antiqua. – 2001. – № 3-4. – С. 138-148.

295. Реймерс Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). – М.: Россия Молодая, 1994. – 367 с.

296. Рековец Л.И. Происхождение и вымирание форм – альтернатива в едином процессе эволюции (на примере эволюции биоценозов перигляциальной зоны) // Эволюция жизни на Земле. Материалы IV Международного симпозиума. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. – С. 642-645.
297. Русанов Б.С. Биостратиграфия кайнозойских отложений Южной Якутии. / Отв. ред. Н.А. Шило. – М.: Наука, 1968. – 459 с.
298. Русанов Г.Г. Голоценовый аллювий реки Кизиха на Предалтайской равнине // Известия Бийского отделения РГО. – 2010. – Вып. 31. – С. 41-45.
299. Русанов Г.Г., Орлова Л.А. Радиоуглеродные датировки (СОАН) Горного Алтая и Предалтайской равнины. – Бийск: ГОУ ВПО БПГУ «АГАО», 2013. – 291 с.
300. Русанов Г.Г., Шпанский А.В., Орлова Л.А. Распространение и радиоуглеродный возраст мамонтовой фауны в Горном Алтае и его предгорьях // Эволюция жизни на Земле. Материалы IV Международного симпозиума. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. – С. 645-648.
301. Рыжков П.М. *Elephas primigenius* Blum. и *Bison priscus* H.v. Meyer из района Кемеровского рудника на р. Томи // Известия Сибирского технологического института. – 1927. – Т. 47, вып. 3. – С. 54-70.
302. Рыжков П.М. Исследование остатки *Bison priscus* Boj. в Сибири по материалам краеведческих музеев Западной Сибири, Забайкалья и Дальнего Востока СССР // Уч. зап. Пермского (Молотовского) государственного педагогического института. – 1949. – Вып. 12. – С. 39-73.
303. Рясина В.Е. О генезисе и стратиграфии четвертичных толщ плато верхнего Приобья // Бюл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1962а. – № 27. – С. 86-97.
304. Рясина В.Е. Новые находки четвертичной фауны млекопитающих в Верхнем Приобье // Докл. АН СССР. – 1962б. – Т. 142, № 5. – С. 1153.
305. Саблин М.В. Новые данные о составе фауны крупных млекопитающих центра Русской равнины в позднем вюрме, динамика относительной численности ряда видов // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 262-265.
306. Сафонов В.М. Изменение климата и млекопитающие Якутии // Зоологический журнал. – 2016. – № 12. – С. 1459-1474.
307. Сваричевская З.А., Тэн М.С. История среднеплиоцен-четвертичного осадконакопления в Павлодарском Прииртышье // Четвертичный период Сибири. – М.: Наука, 1966. – С. 32-38.
308. Сергин В.Я. Охота и собирательство как источник поступления костей мамонта на позднепалеолитические поселения Центра Русской равнины // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 346-355.

309. Сериков Ю.Б. Гаринская палеолитическая стоянка и некоторые вопросы уральского палеолитоведения. – Нижний Тагил: Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия, 2007. – 139 с.
310. Синицын В.М. Палеогеография Азии. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 268 с.
311. Смирнов Н.Г. Зональное распределение млекопитающих в позднем валдае на Урале // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 209-219.
312. Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны Севера Западной Сибири. – М.: Наука, 1986. – 144 с.
313. Смирнов Н.Г., Косинцев П.А., Кузьмина Е.А., Изварин Е.П., Кропачева Ю.Э. Экология четвертичных млекопитающих на Урале // Экология. – 2014. – № 6. – С. 403-409.
314. Сотникова М.В. Новые данные о хищных млекопитающих верхнего плиоцена и нижнего плейстоцена на территории Северо-Востока СССР // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1978. – № 48. – С. 22-30.
315. Сотникова М.В. К истории рода *Gulo* в Евразии // Мамонтовая фауна Азиатской части СССР. – Л., 1982. – Тр. ЗИН, Т. 111. – С. 65-73.
316. Сотникова М.В. Хищные млекопитающие плиоцен – раннего плейстоцена: стратиграфическое значение. – М.: Наука, 1989. – 123 с.
317. Сотникова М.В., Форонова И.В. Саблезубые кошки рода *Homotherium* в плейстоцене Сибири // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – С. 559-561.
318. Соффер О.А. Верхний палеолит Средней и Восточной Европы: люди и мамонты // Проблемы палеоэкологии древних обществ. – М.: Российский открытый университет, 1993. – С. 99-118.
319. Стратиграфия СССР. Четвертичная система (полутом 1). – М.: Недра, 1982. – 443 с.
320. Тесаков А.С. Четвертичная система – проблема нижней границы и выделения ярусных подразделений // Стратиграфия в начале XXI века – тенденции и новые идеи. – М.: Геокарт-ГЕОС, 2013. – С. 21-25.
321. Тесаков А.С., Бондарев А.А. Новые данные о террофауне свиты диагональных песков среднего течения Иртыша // Палеонтология и стратиграфические границы. Материалы 57 сессии Палеонтологического общества. – СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2012. – С. 140-142.
322. Тесаков А.С., Бондарев А.А. Фролов П.Д. Исаковка 4 – новое местонахождение наземной биоты раннего плейстоцена Западной Сибири // 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Материалы 62 сессии Палеонтологического общества. – СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2016. – С. 276-277.

323. Тесаков А.С., Титов В.В. Биостратиграфическая основа расчленения континентального нижнего плейстоцена (гелазий + калабрий) России // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VIII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. – С. 628-630.
324. Тесаков А.С., Шик С.М., Величко А.А., Гладенков Ю.Б., Лаврушин Ю.А., Янина Т.А. Новые предложения по общей стратиграфической шкале четвертичной системы // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. – 2014. – № 73. – С. 13-15.
325. Титов В.В. Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2008. – 264 с.
326. Титов В.В., Тесаков А.С. Таманский фаунистический комплекс: ревизия типовой фауны и стратотипа // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – С. 585-588.
327. Титов В.В., Тесаков А.С., Байгушева В.С. К вопросу об объеме и границах псекупского и таманского фаунистических комплексов (ранний плейстоцен, юг Восточной Европы) // Палеонтологические и стратиграфические границы. Материалы LVIII сессии палеонтологического общества. – СПб, 2012. – С. 142-144.
328. Тихонов А.Н. Плейстоценовый овцебык (*Ovibos pallantis*) Урала и Западной Сибири // Четвертичная фауна Северной Евразии. – СПб., 1994. – Тр. ЗИН РАН, т. 256. – С. 92-110.
329. Тлеубердина П.А. Поздненеогеновая фауна юго-востока Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1982. – 120 с.
330. Тлеубердина П.А., Раюшкина Г.С. К истории исследования комплексов фаун и флор мезозоя и кайнозоя Казахстана и их биостратиграфического использования // Фаунистические и флористические комплексы мезозоя и кайнозоя Казахстана. – Алматы: Баспагер, 1993. – С. 7-30.
331. Тугаринов А.Я. О происхождении арктической фауны // Природа. – 1929. – № 7-8. – С. 653-680.
332. Украинцева В.В. К вопросу о причинах вымирания мамонта и некоторых его “спутников” // Палеотериологические исследования фауны СССР. – СПб., 1991. – Тр. ЗИН, т. 238. – С. 167-186.
333. Унифицированная стратиграфическая схема четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины. – Новосибирск: СНИИГиМС, 2000. – 64 с.
334. Унифицированная стратиграфическая схема палеогеновых и неогеновых отложений Западно-Сибирской равнины. – Новосибирск: СНИИГиМС, 2001. – 84 с.

335. Фениксова В.В. История развития восточной части внеледниковой зоны Западно-Сибирской низменности в позднем кайнозое. – М., 1968. – 188 с.
336. Фениксова В.В. Верхний кайнозой юго-востока Западной Сибири. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 272 с.
337. Филонов К.П. Лось. – М.: Лесная промышленность, 1983. – 247 с.
338. Флеров К.К. Единорог эласмотерий // Природа. – 1953. – № 9. – С. 110-112.
339. Флеров К.К. Основные черты формирования фауны млекопитающих четвертичного периода в Северном полушарии // Тр. Комис. по изучению четвертичного периода. – 1955. – Т. 12. – С. 121-126.
340. Флеров К.К. Систематическое положение *Bison* в семействе *Bovidae* // Европейский бизон. Морфология, систематика, эволюция, экология. – М.: Наука, 1979. – С. 9-127.
341. Формозов А.Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. – М., 1946. – 152 с.
342. Формозов А.Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц. – М.: МГУ, 1990. – 288 с.
343. Форонова И.В. Новые находки млекопитающих в плейстоценовых отложениях Кузнецкой котловины // Мамонтовая фауна Азиатской части СССР. – Л., 1982. – Т. 111. – С. 50-57.
344. Форонова И.В. Ископаемые лошади Кузнецкой котловины. – Новосибирск: ИгиГ СО АН СССР, 1990. – 131 с.
345. Форонова И.В. Анализ палеотериологического материала из местонахождений Кошкурган I и II // Раннепалеолитические микроиндустриальные комплексы в травертинах южного Казахстана. – Новосибирск, 2000а. – С. 273-275.
346. Форонова И.В. Особенности териофауны казанцевского (R-W) межледникового юга Западной Сибири // Проблемы реконструкции климата и природной среды голоцен и плейстоцена Сибири. – Новосибирск: Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2000б. – С. 433-442.
347. Форонова И.В. Четвертичные млекопитающие юго-востока Западной Сибири (Кузнецкая котловина): филогения, биостратиграфия, палеоэкология. – Новосибирск: ГЕО, 2001. – 243 с.
348. Форонова И.В. История фауны крупных млекопитающих юга Сибири в плейстоцене // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – С. 599-601.

349. Форонова И.В., Зудин А.Н. Новый подход к исследованию филогении ископаемых слонов линии *Archidiskodon* - *Mammuthus* Северной Евразии // Биостратиграфия и палеоклиматы плейстоцена Сибири. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 6-31.
350. Форонова И.В., Зудин А.Н. Особенности эволюции слонов мамонтовой линии и их новые перспективы в четвертичной геологии // Проблемы геологии Сибири. – Томск: ТГУ, 1996. – Т. 1. – С. 191-192.
351. Фоули Р. Еще один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека. – М.: Мир, 1990. – 368 с.
352. Хавесон Я.И. Третичные верблюды Восточного полушария (род *Paracamelus*). – М., 1954. – Тр. ПИН, т. 47. – С. 100-161.
353. Хавесон Я.И. Третичные и четвертичные верблюды Восточного полушария. – Автореф. докт. дисс. – Рига, 1961. – 16 с.
354. Хисарова Г.Д. Ископаемые кости млекопитающих из Кошкурганского грифона (Южный Казахстан) // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1963. – Т. 4. – С. 42-65.
355. Хромов А.А., Архангельский М.С., Иванов А.В. Крупные четвертичные млекопитающие Среднего и Нижнего Поволжья. – Дубна: Международный университет природы, общества и человека «Дубна», 2001. – 254 с.
356. Худяков Г.П. О находках плейстоценовых позвоночных в пределах Иртыш-Тарского междуречья // Геология и геофизика. – 1966. – № 5. – С. 150-155.
357. Чернявский Ф.Б., Домнич В.И. Лось на северо-востоке Сибири. – М.: Наука, 1989. – 128 с.
358. Чубур А.А. Роль мамонта в культурной адаптации верхнепалеолитического населения Русской равнины в оstashковское время. // Восточный граветт. – М.: Научный мир, 1998. – С. 309-329.
359. Шарапов Ш.Ш. Куруксайский комплекс позднеплиоценовых млекопитающих Афгано-Таджикской депрессии. – Душанбе: Дониш, 1986. – 272 с.
360. Шарапов Ш.Ш. Позднекайнозойские носороги (*Rhinocerotidae, Mammalia*) юго-востока Средней Азии и их стратиграфическое распространение // 100-летие палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Материалы 62 сессии палеонтологического общества. – С-Пб: ВСЕГЕИ, 2016. – С. 281-282.
361. Швырева А.К. Эласмотерии юга Восточной Европы. Дисс. канд. биол. наук. – Ставрополь: Ставропольский государственный университет, 2005. – 229 с.

362. Швырева А.К. Эласмотерии плейстоцена Евразии. – Ставрополь: Изд-во Печатный Двор, 2016. – 218 с.
363. Шелудякова В.А. Табунное содержание лошадей (тебеневка) в Верхоянском районе Якутской АССР // Пойменные луга Крайнего Севера, приемы их использования и улучшения. – Якутск: Госмрестпромиздат, 1961. – С. 351-372.
364. Шер А.В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. – М.: Наука, 1971. – 310 с.
365. Шер А.В. История и эволюция лосей // Биология и использование лося. – М.: Наука, 1986 – С. 6-35.
366. Шило Н.А. Исчезновение мамонтов с лица Земли // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 307-314.
367. Шишкин М.А., Макридин В.П. Палеопатологические и палеотерапиологические исследования // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. – М.: Недра, 1988. – Т. 1. – С. 219-229.
368. Шпанский А.В. Нахodka остатков бизона в Томском Приобье // Бюлл. МОИП, Отд. геол. – 1997. – Т. 72, вып. 1. – С. 46-54.
369. Шпанский А.В. Остатки сайги из Томского Приобья // Актуальные вопросы геологии и географии Сибири. – Томск: ТГУ, 1998. – Т. 1. – С. 344-348.
370. Шпанский А.В. Четвертичные лошади юго-востока Западной Сибири // Проблемы геологии и освоения недр. – Томск: ТПУ, 1999а. – С. 52-54.
371. Шпанский А.В. Остатки четвертичных крупных млекопитающих из окрестностей Миасса, Южный Урал // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. – Екатеринбург, 1999б. – Вып. 2. – С. 239-247.
372. Шпанский А.В. Копытные среднего-позднего неоплейстоцена юго-востока Западно-Сибирской равнины (стратиграфическое значение, палеоэкология и палеозоогеография). Дисс. канд. геол.-мин. наук. – Томск, 2000а. – 231 с.
373. Шпанский А.В. Каталог коллекции четвертичных млекопитающих Томского областного краеведческого музея. – Томск: ТГУ, 2000б. – 101 с.
374. Шпанский А.В. Новые находки ископаемого лося *Alces alces* L. (Mammalia, Artiodactyla) на территории Томского Приобья // Эволюция жизни на Земле. Материалы 2-го международного симпозиума. – Томск: Изд-во НТЛ, 2001. – С. 543-546.
375. Шпанский А.В. Каталог остатков четвертичных млекопитающих, хранящихся в Миасском краеведческом музее // Фауна Урала в плейстоцене и голоцене. – Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2002. – С. 71-84.

376. Шпанский А.В. Новые находки остатков мамонта в среднем течении р. Чулым (Томская область) // Материалы научной конференции «Проблемы геологии и географии Сибири». Вестник ТГУ. – 2003а. – Приложение №3 (II). С. 213-215.
377. Шпанский А.В. Четвертичные млекопитающие Томской области и их значение для оценки среды обитания. – Томск: «Раушмбх», 2003б. – 162 с.
378. Шпанский А.В. Крупные млекопитающие среднего неоплейстоцена Томского Приобья // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. – М.: ПИН РАН, 2005а. – С. 167-180. – Табл. XIII.
379. Шпанский А.В. Основы палеонтологии тетрапод. Уч. пособие. – Томск: Изд-во ТУСУР, 2005б. – 214 с.
380. Шпанский А.В. Особенности развития гиппарионовой фауны Павлодарского Прииртышья // Палеонтологические памятники природы – природное наследие: изучение, перспективы исследований и проблемы сохранения. – Павлодар: Кереку, 2008. – С. 130-136.
381. Шпанский А.В. Стратиграфическое положение прииртышского фаунистического комплекса // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. 19-23 октября 2009 г. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – С. 640-643.
382. Шпанский А.В. Динамика фауны четвертичных млекопитающих как отражение общего изменения физико-географических условий в Бореальной области Евразии // Эволюция жизни на Земле. Материалы IV Международного симпозиума. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. – С. 656-660.
383. Шпанский А.В. Гигантские олени *Megaloceros giganteus* (Blum.) (Mammalia, Artiodactyla) юго-востока Западно-Сибирской равнины // Бюлл. МОИП. Отд. геол. – 2011. – Т. 86, вып. 1. – С. 18-30.
384. Шпанский А.В. Стратиграфическое распространение крупных четвертичных млекопитающих на территории Западной Сибири // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы VIII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. – С. 707-709.
385. Шпанский А.В. Скелет гигантского оленя *Megaloceros giganteus giganteus* (Blumenbach, 1803) (Mammalia, Artiodactyla) из Павлодарского Прииртышья // Палеонтологический журнал. – 2014а. – № 5. – С. 81-98.

386. Шпанский А.В. Вариации морфологии зубов шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) (Mammalia, Elephantidae) // Труды ЗИН. – 2014б. – Т. 318, № 1. – С. 24-33.
387. Шпанский А.В. Новые находки носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jager 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) в Томском Приобье // Геосферные исследования. – 2016. – № 1. – С. 24-39.
388. Шпанский А.В. Вопросы палеозоогеографии носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jager 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) // Геосферные исследования. – 2017. – № 3. – С. 73-89.
389. Шпанский А.В., Алиясова В.Н., Титов С.В., Смагулов Т.Н. Новая находка степного слона *Mammuthus trogontherii* Pohlig (Proboscidea, Elephantidae) в Павлодарском Прииртышье Казахстан // Бюлл. МОИП. Отд. геол. – 2008. – Т. 83, № 3. – С. 52–62.
390. Шпанский А.В., Боецков Г.Г. Самая северная находка остатков носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jager) и таксономическое положение *Coelodonta jacuticus* Russianov (Mammalia, Rhinoceroidae) // Палеонтологический журнал. – 2018. – № 4. – С. 92-110.
391. Шпанский А.В., Васильев С.К., Печерская К.О. Трехонтериевый слон *Mammuthus trogontherii* (Pohlig 1885) из Омского Прииртышья // Палеонтологический журнал. – 2015. – № 3. – С. 81-102.
392. Шпанский А.В., Ильина С.А., Пугачёва А.В. Некоторые вопросы биостратиграфии плейстоцена Западно-Сибирской равнины по крупным млекопитающим // 100-летие палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Материалы 62 сессии Палеонтологического общества. – СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2016. – С. 282-284.
393. Шпанский А.В., Ильина С.А., Алиясова В.Н. Новые находки остатков эласмотериев на юге Западной Сибири // Наука и образование. – 2017. – № 4. – С. 60-64.
394. Шпанский А.В., Маликов Д.Г. Новые местонахождения четвертичных млекопитающих в междуречье рек Белый и Черный Июс, Республика Хакасия // Вестник ТГУ. – 2015. – Т. 396. – С. 245-257.
395. Шпанский А.В., Пересветов Г.Ю., Алиясова В.Н., Титов С.В. Новые находки остатков четвертичных млекопитающих в Павлодарском Прииртышье // Бюлл. Комис. по изучению четвертичного периода. – М.: ГЕОС, 2007. – Вып. 67. – С. 97-99.
396. Шпанский А.В., Печерская К.О. Тафономический анализ местонахождения скелета бизона у п. Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область) // Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны. Материалы международного симпозиума. – Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2006. – С. 268-273.

397. Шпанский А.В., Печерская К.О. Возрастная структура остатков мамонтов, *Mammuthus primigenius* (Blum.), из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2007. М.: ПИН РАН, 2007а. – С. 81-100. – Табл. IX-XIII.
398. Шпанский А.В., Печерская К.О. К вопросу о прииртышском фаунистическом комплексе млекопитающих // Биоразнообразие животного мира Казахстана, проблемы сохранения и использования. Мат-лы Международной научной конференции. – Алматы, 2007б. – С. 158-161.
399. Шпанский А.В., Печерская К.О. Плейстоценовые крупные млекопитающие из местонахождения Сергеево на р. Чулым (Томская область) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2009. – М.: ПИН РАН, 2009. – С. 103-115. Табл. V.
400. Шпанский А.В., Печерская К.О. Стирание бивней мамонтов – палеоэкологический подход // Эволюция жизни на Земле. Материалы IV Международного симпозиума. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. – С. 566-567.
401. Шпанский А.В., Пугачева А.В. Случаи патологических разрастаний на метаподиальных костях парнокопытных, возможные причины образования // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований. Материалы IX Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. – Иркутск: Институт географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2015. – С. 516-517.
402. Шпанский А.В., Святко С.В. Кошачьи (Felidae, Mammalia) в плейстоценовых фаунах Западно-Сибирской равнины // Эволюция жизни на Земле. Материалы V Международного симпозиума. – Томск: Издательский Дом ТГУ, 2018. – С. 227-229.
403. Шпанский А.В., Черноус А.В. Ископаемые медведи (Carnivora, Ursidae) из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область). 1. Краниальные остатки // Вестник ТГУ. – 2012а. – Т. 358. – С. 232-238.
404. Шпанский А.В., Черноус А.В. Ископаемые медведи (Carnivora, Ursidae) из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область). 2. Посткраниальные остатки и вопросы палеоэкологии // Вестник ТГУ. – 2012б. – Т. 362. – С. 197-202.
405. Шубин Н.Г. Охотничьи звери и птицы Томской области. – Томск, 1992. – 111 с.
406. Щеглова В.В. О систематическом положении и истории развития большерогих оленей // Докл. АН СССР. – 1950. – Т. 73, № 4. – С. 813–816.
407. Щеглова В.В. О большерогих оленях (рода *Megaloceros*) на территории СССР // Уч. зап. БГУ. Сер. геол. – 1958. – Вып. 43. – С. 173–188.
408. Янин Б.Т. Палеобиогеография. – М.: Академия, 2009. – 256 с.

409. Янишевский М.Э. Краткий отчет о летних экскурсиях 1907 и 1908 гг. // Изв. Томского технологического института. – 1909. – Т. XIV, № 2. – С. 1-20.
410. Янишевский М.Э. Заметка о находке остатков мамонта в городе Томске // Ежегодник по геологии и минералогии России. – СПб, 1910. – Т. 12, вып. 1-2. – С. 291-292 (с. 293-294 на нем. яз.).
411. Янишевский М.Э. Предварительный отчет о студенческой экскурсии по р. Томи в 1909 г. // Изв. Томского технологического института. – 1911. – Т. XXIV, № 4. – С. 1-20.
412. Яцко И.Я. Следы заболеваний на ископаемых скелетах плиоценовых верблюдов из карстовых пещер в окрестностях г. Одессы // Тр. Одесского университета. – Т. 152. – Геолого-географические науки, вып. 8. – 1962. – С. 34-45. – Таблица I-II.
413. Abramov A.V. Variation of the baculum structure of the Palaearctic badger (Carnivora, Mustelidae, *Meles*) // Russian Journal of Theriology. – 2002. – Vol. 1, № 1. – P. 57-60.
414. Aguirre J., Pasini G. The Pliocene-Pleistocene boundary // Episodes. – 1985. – Vol. 8. – P. 116-120.
415. Antoine P.-O. Middle Miocene elasmotheriine Rhinocerotidae from China and Mongolia: taxonomic revision and phylogenetic relationships // Zoologica Scripta. – 2003. – Vol. 32(2). – P. 95-118.
416. Baygusheva V., Titov V. The evolution of Eastern European meridionaloid elephants' dental characteristics // Quaternary International. – 2012. – Vol. 255. – P. 206-216.
417. Billia E.M.E. Odontological distinguishing characters of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jaeger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) with a revision of the species in Italy // Evolution of Life on the Earth. – Tomsk: Tomsk Univ. Press, 2005. – P. 321-325.
418. Billia E.M.E. Revision of the fossil material attributed to *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jager, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) preserved in the museum collections of the Russian Federation // Quaternary International. – 2008. – Vol. 179, № 1. – P. 25-37.
419. Billia E.M.E. Occurrences of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jager, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) in Eurasia – An account // Acta Palaeontologica Romaniae. – 2011. – Vol. 7. – P. 17-40.
420. Boiko P.V., Maschenko E.N., Sulerzhitskii L.D. A New Large Late Pleistocene mammoth's locality in Western Siberia // 2nd World of Elephants Congress. Short Papers and Abstracts. Ed. L.D. Agenbroad and R.L. Symington. – Hot Springs, 2005. – P. 22-26.
421. Cande S.C., Kent D.V. Revised calibration of the geomagnetic polarity time scale for the late Cretaceous and Cenozoic // Journal of Geophysical Research. – 1995. – Vol. 100. – P. 6093-6095.

422. Chlachula J., Serikov Yu.B. Last glacial ecology and geoarchaeology of the Central Trans-Ural area: the Sosva River Upper Palaeolithic Complex, Western Siberia // *Boreas*. – 2011. – № 40. – P. 146-160.
423. Clarke E.A., Goodship A.E. A severely disabled mammoth – The palaeopathological evidence // *Quaternary International*. – 2010. – Vol. 228. – P. 210-216.
424. Deng T., Wang X., Fortelius M., Li Q., Wang Y., Tseng Z.J., Takeuchi G., Saylor J.E., Säilä L.K., Xie G. Out of Tibet: Pliocene Woolly Rhino Suggests High-Plateau Origin of Ice Age Megaherbivores // *Science*. – 2011. – Vol. 333. – P. 1285–1288.
425. Deng T., Wang X., Hou S. A bizarre tandem-horned elasmotherium from the Late Miocene of northwestern China and origin of the true elasmotherium // *Chinese Science Bulletin*. – 2013. – Vol. 58 (15). – P. 1811-1817.
426. Diedrich C. Steppe lion remains imported by Ice Age spotted hyenas into the Late Pleistocene Perick Caves hyena den in northern Germany // *Quaternary Research*. – 2009. – Vol. 71. – P. 361-374.
427. Diedrich C. Late Pleistocene steppe lion *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810) footprints and bone records from open air sites in northern Germany – Evidence of hyena-lion antagonism and scavenging in Europe // *Quaternary Science Reviews*. – 2011. – Vol. 30. – P. 1883-1906.
428. Diedrich C. Cave bear killers and scavengers from the last ice age of central Europe: Feeding specializations in response to the absence of mammoth steppe fauna from mountainous regions // *Quaternary International*. – 2012. – Vol. 255. – P. 59-78.
429. Fejfar O., Heinrich W.-D., Lindsay E.H. Updating the Neogene Rodent biochronology in Europe // *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO*. – 1998. – Vol. 60. – P. 533-554.
430. Finney S.C. Formal definition of the Quaternary System/Period and redefinition of the Pleistocene Series/Epoch // *Episodes*. - 2010. – Vol. 33, № 3. – P. 159-163.
431. Forsten A., Sharapov S. Fossil equids (Mammalia, Equidae) from the Neogene and Pleistocene of Tadzhikistan // *Geodiversitas*. – 2000. – Vol. 22(2). – P. 293-314.
432. Forsten A., Tleuberdina P. Hipparians (Mammalia: Equidae) from the Mio- and Pliocene of Kazakhstan, Central Asia. A review // *Lynx (Praha)*. – 2001. – n.s., 32. – P. 67-88.
433. Fortelius M., Mazza P., Sala B. *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868) // *Palaeontographia Italica*. – 1993. – Vol. 80. – P. 63-155.
434. Gibbard P.L., Head M.J., Walker M.J.C. Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma // *Journal of Quaternary Science*. – 2009. – Vol. 25. – P. 96-102.

435. Guerin C. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon. – 1980. – Vol. 79. – P. 1-1185.
436. Guerin C. Premiere biozonation du Pleistocene européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocene terminanal au Pleistocene supérieur d'Europe occidentale // Geobios. – 1982. – Vol. 15(4). – P. 593-598.
437. Guerin C. Biozones or mammal units? Methods and limits in biochronology // In E.H. Lindsay, V. Fahlbusch & P. Mein (ed.), NATO symp. European Neogene Mammal Chronology. Plenum Press Ed. – New York, 1989. – P. 119-130.
438. Guerin C. Biozonation continentale du Plio-Pleistocene D'Europe et D'Asie occidentale par les mammifères: état de la question et incidence sur les limites Tertiaire/Quaternaire et Plio/Pleistocene // Quaternaire. – 2007. – Vol. 18. – № 1. – P. 23-33.
439. Guthrie R.D. Frozen Fauna of the Mammoth steppe. The Story of Blue Babe. – Chicago and London: University Chicago Press, 1990. – 367 p.
440. Haynes G. Late Pleistocene mammoth utilization in northern Eurasia and North America // Archaeozoologia. – 1989. – Vol. 3, № 1-2. – P. 81-108.
441. Haynes G. Mastodons, mastodonts and elephants: biology, behavior, and the fossil record. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1991. – 395 p.
442. Kahlke H.-D. Early middle pleistocene (Mindel/Elster) Praevibos and Ovibos. A contribution to the systematics and phylogeny of the Ovibovini. – Helsinki, 1964. – 17 p.
443. Kahlke H.-D. Die Rhinocerotidenreste aus den Travertinen von Weimar-Ehringsdorf // Abhandlungen des Zentralen Geologischen Instituts, Paläontologische Abhandlungen. – 1975. – B. 23. – S. 337-397.
444. Kahlke H.-D. Die Rhinocerotidenreste aus den Travertinen von Taubach // Quartärpaläontologie. – 1977. – Vol. 2. – P. 305-359.
445. Kahlke H.-D. Die Rhinocerotiden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermaßfeld // Kahlke R.-D. (Hrsg.) Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen). – 2001. – Teil. 2. – S. 501-555. – Taf. 79-91.
446. Kahlke R.-D. The History of the Origin, Evolution and Dispersal of the Late Pleistocene *Mammuthus-Coelodonta* Faunal Complex in Eurasia (Large Mammals). – Hot Springs, 1999. – 219 p.
447. Kahlke R.-D. The origin of Eurasian Mammoth Faunas (Mammuthus – Coelodonta Faunal Complex) // Quaternary Science Reviews. – 2014. – Vol. 96. – P. 32-49.
448. Kahlke R.-D., Garcia N., Kostopoulos D. S., Lacombat F., Lister A.M., Mazza P.P.A., Spassov N., Titov V.V. Western Palaearctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early

Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe // Quaternary Science Reviews. – 2011. – Vol. 30. – P. 1368-1395.

449. Kierdorf U., Kahlke R-D., Flohr S. Healed fracture of the tibia in a bison (*Bison menneri* Sher, 1997) from the late Early Pleistocene site of Untermassfeld (Thuringia, Germany). // International Journal of Paleopathology. – 2012. – Vol. 2. – P. 19-24.

450. Kosintsev P.A. Late Pleistocene large mammal faunas from the Urals // Quaternary International. – 2007. – Vol. 160. – P. 112-120.

451. Kosintsev P.A. *Elasmotherium sibiricum* Fisher (1808). New data on the Period of existence and geographic range. In: The Quaternary of the Urals: Global Trends and Pan-European Quaternary Records. – UrFU, Ekaterinburg, 2014. – P. 67-68.

452. Kotowski A., Badura J., Borówka R., Stachowicz-Rybka R., Hrynowiecka A., Tomkowiak J., Bieniek B., Przybylski B., Ciszek D., Ratajczak U., Shpansky A.V., Urbański K., Stefaniak K. *Stephanorhinus kirchbergensis* from Gorzów Wielkopolski (Poland) – preliminary data and perspectives // Quaternary stratigraphy and hominids around Europe: Tautavel (Eastern Pyrenees): International conference INQUA-SEQS 2017, (Tautavel, France, September 10–15, 2017). – Tautavel – Ufa, 2017. – P. 32.

453. Kozamkulova B.S. *Elasmotherium sibiricum* und sein Verbreitungsgebiet auf dem Territorium der UdSSR // Quartarpalaontologie. – 1981. – Vol. 4. – P. 85-91.

454. Kozyrev A., Shchetnikov A., Klement'ev A., Filinov I., Fedorenko A., White D. The early Upper Palaeolithic of the Tunka rift valley, Lake Baikal region Siberia // Quaternary International. – 2014. – Vol. 348. – P. 4-13.

455. Kremenetski K.V., Velichko A.A., Borisova O.K., MacDonald G.M., Smith L.C., Frey K.E., Orlova L.A. Peat lands of the Western Siberian lowlands; current knowledge on zonatin, carbon content and late Quaternary history // Quaternary Science Reviews. – 2003. – Vol. 22. – P. 703-723.

456. Kurten B. Chronology and faunal Evolution of the earlier European glaciations. // Comment. Boil. Sjc. Scient. Fennica, 1960. – Vol. 21, № 5. – P. 1-62.

457. Kurten B. Pleistocene Mammals of Europe. – London, 1968. – 317 p.

458. Kuzmin Y.V. Extinction of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) and woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis*) in Eurasia: Review of chronological and environmental issues // Boreas. – 2010. – № 39. – P. 247-261.

459. Kuzmin Y.V., Kosintsev P.A., Razhev D.I., Hodgins G.W.L. The oldest directly-dated human remains in Siberia: AMS 14C age of talus bone from the Baigara locality, West Siberian Plain // Journal of Human Evolution. – 2009. – Vol. 57. – P. 91-95.

460. Kuzmin Y.V., Kosintsev P.A., Vasiliev S.K., Fadeeva T.V., Hodgins G.W.L. The northernmost and latest occurrence of the fossil porcupine (*Hystrix brachyura vinogradovi*

Argyropulo, 1941) in the Altai Mountains in the Late Pleistocene (ca. 32,000e41,000 cal BP) // Quaternary Science Reviews. – 2017. – Vol. 161. – P. 117-122.

461. Larramendi A. Skeleton of a Late Pleistocene steppe mammoth (*Mammuthus trogontherii*) from Zhalainuoer, Inner Mongolian Autonomous Region, China // Paläontologische Zeitschrift. – 2014. – P. 1-22.

462. Linke G., Frechen M. Correlation of the Tobolian interglacial (Location Krivosheino, Ob river banks, North of Novosibirsk) with the Holsteinian interglacial (Northern Middle Europe), based on $^{230}\text{Th}/\text{U}$ activity ratio, Thermoluminescence (TL), and Amino Acid Racemization // The Quaternary of the Urals: Global trends and Pan-European Quaternary records. – Ekaterinburg, 2014. – P. 87-88.

463. Lister A.M., Sher A.V., van Essen H., Wei G. The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia // Quaternary International. – 2005. – Vol. 126-128. – P. 49-64.

464. van der Made J. The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark-Nord (Saxony-Anhalt // Veröffentlichungen des Landesamtes für Denkmalpflege und Archäologie. – 2010. – Band 62. – S. 433-527.

465. Maksimov F., Arslanov K.A., Kuznetsov V.Yu., Laukhin S.A., Shilova G.N. First $^{230}\text{Th}/\text{U}$ date of Middle Pleistocene Peat Bog in Siberia (KEY section Krivosheino, Western Siberia) // Geochronometria: Journal on methods and applications of absolute chronology. – 2015. – Vol. 39, № 4. – P. 241-251.

466. Markova A.K. Pleistocene mammal faunas of Eastern Europe // Quaternary International. – 2007. – Vol. 160. – P. 100-111.

467. Martin P.S. Prehistoric overkill: the global model // Quaternary extinctions. – Tucson: University of Arizona Press, 1984a. – P. 354-403.

468. Martin P.S. Catastrophic extinctions and Late Pleistocene Blitzkrieg: Two radiocarbon tests. // M.H. Nitecki (ed.), Extinctions. – Chicago: University of Chicago Press, 1984b. – P. 153-189.

469. Martin P.S., Klein R.G. Quaternary Extinctions, a Prehistoric Evolution // Quaternary extinctions. – Tucson: University of Arizona Press, 1984. – 469 p.

470. Mein P. Updating MN Zones // European Neogene Mammal Chronology. – New York: Plenum Press, 1990. – P. 73-90.

471. Moen R.A., Pastor J., Cohen Y. Antler growth and extinction of Irish elk // Evolutionary Ecology Research. – 1999. – Vol. 1. – P. 235 – 249.

472. Moskvitina N.S., Tyutenkova O.Yu., Shpansky A.V., Pugachyova A.V., Kurbatsky D.V. The history and modern condition of the brown bear (*Ursus arctos* L., 1758) of the West Siberian Plain // International Journal of Environmental Studies. – 2017. – № 5. – P. 891-902.

473. Nikolskiy P.A., Pitulko V.V. Evidence from the Yana Palaeolithic site, Arctic Siberia, yields clues to the riddle of mammoth hunting // Journal of Archaeological Science. – 2013. – Vol. 40. – P. 4189-4197.
474. Nikolskiy P.A., Sulerzhitsky L.D., Pitulko V.V. Last straw versus Blitzkrieg overkill: Climate-driven changes in the Arctic Siberia mammoth population and the Late Pleistocene extinction problem // Quaternary Science Reviews. – 2011. – Vol. 114. – P. 2309-2328.
475. Orlova L.A., Kuzmin Y.V., Dementiev V.N. A review of the evidence for extinction chronologies for five species of Upper Pleistocene megafauna in Siberia // Radiocarbon. – 2004. – Vol. 46. – P. 301-314.
476. Pang L., Chen S., Huang W., Wu Y., Wie G. Paleoenvironmental and chronological analysis of the mammalian fauna from Migong Cave in the Three Gorges Area, China // Quaternary International. – 2017. – Vol. 434(A). – P. 25-31.
477. Pavlov M. Selenodontes posttertiaires de la Russie // Записки Императ. Академии Наук. Физ.-мат. Отдел. – 1906. – XX.
478. Persico D., Billia E.M.E., Ravara S., Sala B. The skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jager 1839) (Mammalis, Rhinocerotidae) from Spinadesco (Cremona, Lombardia, Northern Italy): morphological analyses and taxonomical remarks – an opportunity for revising the three other skulls from the Po Valley // Quaternary Science Reviews. – 2015. – Vol. 109. – P. 28-37.
479. Pfeiffer T. The first complete skeleton of *Megaloceros verticornis* (dawkins, 1868) Cervidae, Mammalia, from Bilshausen (Lower Saxony, Germany): description and phylogenetic implications // Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe. – 2002. – Vol. 5. – P. 289-308.
480. Pfizenmayer E.W. Siberian man and mammoth. – London, 1939. – 145 p.
481. Plasteeva N.A., Vasiliev S.K., Kosintsev P.A. *Equus (Sussemionus) ovodovi* Eisenmann et Vasiliev, 2011 from the Late Pleistocene of Western Siberia // Russian Journal of Theriology. – 2015. – Vol. 14(2). – P. 187-200.
482. Van der Plicht J., Molodin V.I., Kuzmin Y.V., Vasiliev S.K., Postnov A.V., Slavinsky V.S. New Holocene refugia of giant deer (*Megaloceros giganteus* Blum.) in Siberia: updates extinction patterns // Quaternary Science Reviews. – 2015. – Vol. 114. – P. 182-188.
483. Ratajczak U., Shpansky A.V., Malikov D.G., Stefaniak K., Nadachowski A., Wojtal P., Ridush B., Krakhmalnaya T.V., Stepanchuk V., Mackiewicz P. Quaternary skulls of the saiga antelope from Eastern Europe and Siberia. *Saiga borealis* versus *Saiga tatarica* – One species or two? // Quaternary International. – 2016. – Vol. 420. – P. 329-347.
484. Sardella R., Caloi L., Di Stefano G. Mammal faunal turnover in Italy from the Middle Pleistocene to the Holocene // Meded. Nederl. Inst. Toegepaste Geowetensch. – 1998. – № 60. – P. 499-511.

485. Sataev R.M. The remains of bear *Ursus (Spelaeartos)* sp. and rhinoceros *Stephanorhinus* sp. from the cave “Verchnaya” (“Upper”) (Southern Ural) // Faunae and Flora of Northern Eurasia in the Late Cenozoic. – Ekaterinburg-Chelyabinsk, 2008. – P. 137-146.
486. Semba A., Ratajczak U., Pawłowska K., Nadachowski A., Wojtal P., Shpansky A.V., Malikov D.G., Krakhmalnaya T., Stefaniak K. The skeletal remains of Musk-ox *Ovibos moschatus* ZIMMERMAN, 1780 from Poland and Central Europe area against the occurrence in Eurasia // XXIII Konferencja Naukowa Sekcji Paleontologicznej Polskiego Towarzystwa Geologicznego. Poznan. 21-23 September 2016. – P. 97-98.
487. Shackleton N.J., Hall M.A., Pate D. Pliocene stable isotope stratigraphy of Site 846 // Proceed. of the Ocean Drilling Program, Scientific results. – 1995. – Vol. 138. – P. 337-355.
488. Shpansky A.V. Remains of an Elephant *Phanagoroloxodon irtyshensis* sp. nov. from the Southern Part of the West Siberian Plain // The World of Elephants. Short Papers and Abstracts of the 2nd International Congress. Ed.: L.D. Agenbroad, R.L. Symington. Mammoth Site Scientific Papers. – Hot Springs, South Dakota. – 2005. – Vol. 4. – P. 166-170.
489. Shpanskiy A.V. Quaternary mammal remains from the Krasniy Yar locality (Tomsk region, Russia) // Quaternary International. – 2006. – Vol. 142-143. – P. 203-207.
490. Shpansky A.V. Juvenile remains of the “woolly rhinoceros” Coelodonta antiquitatis (Blumenbach 1799) from the Tomsk Priob'e area (Southeast Western Siberia) // Quaternary International. – 2014. – Vol. 333. – P. 86-99.
491. Shpansky A.V., Aliyasova V.N., Ilyina S.A. The Quaternary Mammals from Kozhamzhar Locality (Pavlodar Region, Kazakhstan) // American Journal of Applied Sciences. – 2016a. – Vol. 13(2). – P. 189-199.
492. Shpansky A.V., Billia A.E.A. Records of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jager, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Ob' River at Krasny Yar (Tomsk region, southeast of Western Siberia) // Russian Journal of Theriology. – 2012. – Vol. 11(1). – P. 47-55.
493. Shpansky A.V., Sapunova L.S., Pilyukova A.V. A Traumatic Case in the *Mammuthus trogontherii chosaricus* Dubrovo 1966 Elephant // Quaternary International. – 2015. – Vol. 379. – P. 82-88.
494. Shpansky A.V., Svyatko S.V., Reimer P.J., Titov S.V. Records of *Bison priscus* Bojanus (Artiodactyla, Bovidae) skeletons in Western Siberia // Russian Journal of Theriology. – 2016b. – Vol. 15(2). – P. 100-120.
495. Shvyreva A.K. On the importance of the representatives of the genus *Elasmotherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) in the biochronology of the Pleistocene of Eastern Europe // Quaternary International. – 2015. – Vol. 379. – P. 128-134.

496. Sotnikova M.V., Foronova I.V. First Asian record of *Panthera (Leo) fossilis* (von Reichenau, 1906) (Mammalia, Carnivora, Felidae) in the Early Pleistocene of Western Siberia, Russia // Integrative Zoology. – 2014. – Vol. 9(4). – P. 517-530.
497. Sotnikova M.V., Rook L. Dispersal of the Canini (Mammalia, Canidae: Caninae) across Eurasia during the Late Miocene to Early Pleistocene // Quaternary International. – 2010. – Vol. 212. – P. 86-97.
498. Strauss M.K.L., Packer C. Using claw marks to study lion predation on giraffes of the Serengeti // Journal of Zoology. – 2013. – Vol. 289. – P. 134-142.
499. Stuart A.J., Kosintsev P.A., Higham T.F.G., Lister A.M. Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and wooly mammoth // Nature. – 2004. – Vol. 431. – P. 684-689.
500. Stuart A.J., Lister A.M. Extinction chronology of the cave lion *Panthera spelaea* // Quaternary Science Reviews. – 2011. – Vol. 30. – P. 2329-2340.
501. Stuart A.J., Lister A.M. New radiocarbon evidence on the extirpation of the spotted hyaena (*Crocuta crocuta* (Erxl.)) in northern Eurasia // Quaternary Science Reviews. – 2014. – Vol. 96. – P. 108-116.
502. Stuart A.J., Sulerzhitsky L.D., Orlova L.A., Kuzmin Y.V., Lister A.M. The latest wooly mammoths (*Mammuthus primigenius* Blumenbach) in Europe and Asia: review of the current evidence // Quaternary Science Reviews. – 2002. – Vol. 21. – P. 1559-1569.
503. Tasnadi-Kubacska A. Paläopathologie. – Jena: Veb Gustav Fischer Verlag, 1962. – 269 p.
504. Titov V.V., Golovachev M.V. The skeleton of mammoth *Mammuthus trogontherii* cf. *chosaricus* Dubrovo, 1966 from terminal Middle Pleistocene of the Lower Volga region (Russia) // Russian Journal of Theriology. – 2017. – Vol. 16(1). – P. 15-29.
505. Tong H.W., Wu X.Z. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Rhinocerotidae, Mammalia) from the Rhino Cave in Shennongjia, Hubei // Chinese Science Bulletin. – 2010. – Vol. 55, № 12. – P. 1157-1168.
506. Trifonov V.G., Bachmanov D.M., Ivanova T.P. Recent Mountain Building of the Central Alpine-Himalayan Belt // Geotectonics. – 2012. – Vol. 46, № 5. – P. 315-332.
507. Vangengeim E.A., Sher A.V. Siberian equivalents of the Tiraspol faunal complex // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 1970. – Vol. 8. – P. 197-207.
508. Vislobokova I.A. The Pliocene Podpusk-Lebbyazh'e mammalian faunas and assemblage, Western Siberia // Palaeontographia Italica. – 1996. – Vol. 83. – P. 1-23.
509. Vislobokova I.A., Dmitrieva E.L., Kalmykov N.P. Artyodactyls from the late Pliocene of Udunga, Western Trans-Baikal, Russia // J. Vertebr. Paleontol. – 1995. – Vol. 15, № 1. – P. 146-159.
510. Webb S.D. Neogene faunas of North America. In: P.D. Gingerich and C.E. Badgley (eds.), Mammals. Notes Fora Short Course. – Univ. Tennessee Stud. Geol., 1984. – Vol. 8. – P. 128-138.

511. Yashina O.V. The most interesting finds of Late Pleistocene megafauna, Vologda Region (Russian) // Quaternary International. – 2014. – Vol. 321. – P. 50-54.
512. Zazhigin V.S. Taxonomy and evolution of the genus *Allophaiomys* (Microtinae: Rodentia: Mammalia) in Siberia // Raludicola. – 1998. – Vol. 2(1). – P. 116-125.