

А.К. Агаджанян^{1, 2}, М.В. Шуньков¹, М.Б. Козликин¹

¹Институт археологии и этнографии СО РАН
Новосибирск, Россия

²Палеонтологический институт им. А.А. Борисьяка РАН
Москва, Россия

E-mail: aagadj@paleo.ru

Остатки мелких позвоночных из восточной галереи Денисовой пещеры

В процессе раскопок плейстоценовых отложений в восточной галерее Денисовой пещеры за последнее десятилетие были получены новые результаты послойного анализа мелких позвоночных, прежде всего млекопитающих. Количественное соотношение таксонов мелких позвоночных выполнено по 17,5 тыс. костей и зубов из слоев 17.1, 15–11.1 и 9, что обусловило высокую репрезентативность полученных данных. Согласно палеогеографическим данным, в т.ч. составу микротериофауны, хроностратиграфическая колонка пещерных отложений охватывает вторую половину среднего и весь верхний плейстоцен, начиная с эпохи самаровского похолодания или с морской изотопной стадии 8 до сартанского гляциала МИС 2 включительно. Результаты изучения остатков мелких позвоночных свидетельствуют о том, что в это время для окрестностей пещеры была характерна высокая мозаичность ландшафтов. Лесные массивы чередовались с участками степной и луговой растительности, скальными биотопами и вкраплениями сухих степей и кустарничковых ассоциаций. В состав лесов входили темнохвойные породы деревьев, под пологом которых развивались зеленые мхи. Колебания климата сопровождалось изменением соотношения площадей разных биотопов, но не приводили к принципиальной перестройке природного комплекса. Установлено также, что снижение доли летучих мышей в тафоценозе всегда сопровождалось увеличением числа костей рыб. Исследование микроструктуры пещерных отложений показало присутствие частиц угля в восточной галерее начиная со слоя 15, что свидетельствует о разведении костров древними обитателями пещеры и их негативном воздействии на колонию летучих мышей. В то же время периоды активности палеолитического человека сопровождалось увеличением количества костей рыб в осадках пещеры.

Ключевые слова: Горный Алтай, Денисова пещера, плейстоцен, мелкие позвоночные, палеогеографические этапы.

Alexander K. Agadjanian^{1, 2}, Michael V. Shunkov¹, Maxim B. Kozlikin¹

¹Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS,
Novosibirsk, Russia

²Borisiak Paleontological Institute RAS,
Moscow, Russia

E-mail: aagadj@paleo.ru

Remains of Small Vertebrates from the Eastern Chamber of Denisova Cave

Excavations of the Pleistocene deposits in the Eastern Chamber of Denisova cave over the past decade have resulted in layer-by-layer analysis of small vertebrates, primarily mammals. The quantitative ratio of small vertebrate taxa was performed on 17,500 bones and teeth from layers 17.1, 15–11.1 and 9, which ensured high representativity of the data obtained. According to paleogeographic data, including the composition of microtheriofauna, the chronostratigraphic column of cave deposits covered the second half of the Middle Pleistocene and the entire Upper Pleistocene, starting from the Samara Ice Age or MIS 8 and lasting to the Sartan glacial MIS 2 inclusively. The results of the study into remains of small vertebrates indicate that there were highly mosaic landscapes in the vicinity of the cave at this time. Forests alternated with areas of steppe and meadow vegetation as well as rocky biotopes, and were interspersed with dry steppes

and shrub associations. Forests consisted of dark coniferous trees with green mosses growing under their canopy. Climate fluctuations were accompanied by the changing ratio of areas with different biotopes, but did not lead to the fundamental restructuring of natural complex. It has also been found that the decrease in the proportion of bats in taphocenosis was always accompanied by increased number of fish bones. The study of the microstructure of cave deposits has revealed the presence of charcoal particles in the Eastern Chamber, starting from layer 15. This indicates that the ancient inhabitants of the cave burned fires, which made a negative impact on the colony of bats. The periods of Paleolithic human activities were accompanied by increased number of fish bones in cave deposits.

Keywords: Altai Mountains, Denisova Cave, Pleistocene, small vertebrates, paleogeographic stages.

Изучение состава фауны мелких позвоночных является одним из основных компонентов междисциплинарных исследований палеолитических комплексов, позволяющих реконструировать изменения ландшафтно-климатических условий на протяжении всех этапов осадконакопления на стоянке. В результате раскопок плейстоценовых отложений в восточной галерее Денисовой пещеры за последнее десятилетие были получены новые результаты послойного анализа мелких позвоночных, прежде всего млекопитающих. Для определения было отобрано 25 887 экз., количественное соотношение таксонов выполнено по 17 559 образцам (см. таблицу), что обусловило высокую репрезентативность полученных результатов.

Из нижней части разреза, выполненной отложениями слоя 17.1, получено 2 202 костей. В составе тафоценоза преобладают летучие мыши *Chiroptera* – 19,5 %. Следующие по численности группы составляют скальные полевки *Alticola* – 16,5 % и рыжие полевки *Clethrionomys* – 12,1 %. Среди насекомоядных численность крота *Asioskalops* достигает 3,2 %, а землероек – 0,25 %. Роющие грызуны представлены автохтонным видом алтайской фауны – цокором *Myospalax myospalax* – 2,7 %, а хищники *Carnivora* – мелкими куньи *Mustela* – 0,74 %.

Судя по составу мелких позвоночных, осадки слоя 17.1 формировались в условиях прохладного климата и относительно низких летних температур. Время накопления этого слоя соответствует самаровскому похолоданию, или морской изотопной стадии (МИС) 8 [Jacobs et al., 2019]. Согласно данным изучения изотопного состава $\delta^{18}\text{O}$ донных осадков Мирового океана [Lisiecki, Raymo, 2005], похолодание во время МИС 8 было менее сильным, чем предшествующее похолодание МИС 10 и последующее похолодание МИС 6. Кроме того, в начале и в конце МИС 8 отмечены короткие эпизоды потепления, которые, скорее всего, и отражает состав фауны мелких позвоночных из слоя 17.1. При этом необходимо отметить, что согласно геоморфологическим и палеонтологическим данным, в это время на северо-западе Алтая формировались только локальные горные ледники на абсолютных высотах, превышающих 1500 м.

Из отложений слоя 15 получено 835 костей и зубов мелких позвоночных. На долю рукокрылых приходится 17,9 %. Важную роль в сообществе играли скальные полевки – 13,3 % и рыжие полевки – 4,9 %. Общая доля серых полевок на родовом уровне составляет 30,2 %. Найдено несколько зубов степной пеструшки, близкой по морфологии современной *Lagurus lagurus* – 0,3 %, и четыре фрагмента моляров водяной полевки *Arvicola* с архаичными морфологическими признаками, отличными как от моляров позднеплейстоценовой *Arvicola* cf. *sapidus*, так и от современной *Arvicola terrestris*. Роющие грызуны представлены цокором, численность которого возросла до 3,8 %. В составе тафоценоза появились лягушки – 1,4 % и существенно увеличилась доля костей рыб – 7,6 %.

Увеличение в отложениях этого слоя костей *Myospalax myospalax* свидетельствует о том, что произошло расширение лугов с густым травостоем. Численность лесных полевок *Clethrionomys* в нижней части слоя (уровни 14–12) составляют 2,8 %, в средней части (уровни 11 и 10) – 3,9 %, в верхней части слоя (уровни 9–4) – 7,3 %. К верхним уровням слоя приурочены находки костей бурндука, свидетельствующие о расширении площади лесных биотопов. Изменение состава фауны позвоночных указывает на постепенное потепление и увлажнение климата в период формирования этого слоя, соответствующий перестройке природных комплексов самаровской эпохи к сообществам ширинского межледниковья (МИС 7).

Для слоя 14 определено 5 629 костей и зубов мелких позвоночных. По сравнению с ниже лежащими отложениями в этом слое отмечено снижение численности летучих мышей до 9,5 % и увеличение количества костей рыб до 13,5 %. Доминируют серые полевки *Microtus* sp. – 25,9 %, скальные полевки *Alticola* – 15,5 % и рыжие полевки *Clethrionomys* – 6,14 %; доля цокора *Myospalax myospalax* увеличилась до 5,2 %. Участие в тафоценозе степной пеструшки *Lagurus* составляет 0,38 %. Среди останков грызунов зарегистрированы зуб белки *Sciurus vulgaris*, зуб лесной мыши *Apodemus* (*Alsomys*), а также зуб лемминга *Lemmus*, указывающий на существование растительных ассоциаций с участием зеленых мхов *Bryales*. Впервые в пале-

Таксоны	Слои														
	9	11.1	11.2	11.3	11.4	12.1	12.2	12.3	13	14	15	17.1			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13			
Chiroptera	35,71	0,49	0,30	7,95	5,81	9,49	4,01	2,86	3,34	9,49	17,99	19,46			
<i>Erinaceus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Crocedura</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	0,01	-	-	0,28	-			
<i>Sorex roboratus</i>	-	-	0,07	0,14	-	-	-	-	-	0,02	-	-			
<i>Sorex minutus</i>	-	-	0,07	-	0,13	-	0,15	0,03	-	0,02	-	-			
<i>Sorex araneus</i>	-	-	-	0,43	0,13	-	-	0,01	-	0,03	0,09	0,25			
<i>Sorex</i> sp.	7,14	0,37	0,15	1,42	0,92	1,03	0,31	0,17	0,14	0,33	0,38	-			
<i>Neomys</i> sp.	-	-	-	-	0,13	0,13	-	-	-	-	-	-			
<i>Asioskalops</i> sp.	7,14	2,56	2,15	1,28	0,53	1,15	2,47	2,03	1,69	2,77	2,18	3,20			
<i>Eutamias sibiricus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,04	-	0,19	-			
<i>Sciurus vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,01	0,11	0,03	-	0,25			
<i>Pteromys volans</i>	-	-	-	-	0,13	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Spermophilus undulatus</i>	-	-	1,04	0,85	0,26	-	-	-	-	0,17	-	-			
<i>Spermophilus</i> sp.	-	1,83	0,37	0,71	0,66	0,51	0,92	0,81	0,61	0,79	1,14	2,22			
<i>Marmota</i> sp.	-	-	0,07	-	-	-	0,15	0,28	0,43	1,65	1,99	1,72			
<i>Sicista</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	0,01	-	0,07	-	-			
<i>Allactaga</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,02	-	-			
<i>Apodemus (Alsomys)</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,01	-	0,05	-	-			
<i>Cricetus crisetus</i>	-	0,24	-	-	-	-	-	-	-	0,05	0,19	-			
<i>Crisetulus barabensis</i>	-	0,73	-	-	0,13	0,13	-	0,62	0,14	0,31	0,19	0,74			
<i>Allocrietulus eversmanni</i>	-	2,56	2,89	0,57	0,26	0,38	0,92	0,30	0,43	0,22	0,38	0,25			
<i>Ellobius</i> sp.	-	0,24	0,30	0,14	0,40	0,13	0,15	-	0,11	-	-	-			
<i>Clethrionomys rutilus</i>	-	0,37	-	0,43	2,51	1,03	2,00	2,00	1,33	1,50	0,66	3,45			
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	-	-	-	0,28	2,25	3,08	-	0,11	1,15	1,05	-	0,74			
<i>Clethrionomys</i> sp.	-	0,73	0,07	1,56	2,51	0,90	3,08	4,93	2,77	3,59	4,26	7,88			
<i>Alticola macrotis</i>	-	-	0,30	0,57	0,13	0,26	0,15	-	-	0,03	-	-			
<i>Alticola strelzovi</i>	-	6,33	4,89	4,55	4,76	6,03	4,31	5,28	4,03	4,37	3,98	4,19			
<i>Alticola</i> sp.	14,29	11,57	14,07	8,52	9,51	13,08	10,63	12,83	9,24	11,14	9,28	12,32			

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Lagurus lagurus</i>	-	1,46	-	-	0,13	-	0,62	0,07	-	0,10	0,19	-
<i>Lagurus transiens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lagurus</i> sp.	7,14	1,71	0,07	0,28	-	-	0,15	0,55	0,18	0,27	0,09	-
<i>Eolagurus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dicrostonyx</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lemmus</i> sp.	-	0,12	-	-	0,53	0,13	-	0,01	0,14	0,02	-	0,25
<i>Stenocranius gregalis</i>	7,14	1,10	1,41	3,55	6,34	5,00	6,01	6,57	5,32	6,12	6,25	5,17
<i>Microtus oeconomus</i>	-	0,24	0,22	1,14	1,85	0,90	0,77	0,84	0,76	0,70	1,42	2,22
<i>Microtus hyperboreus</i>	-	4,87	4,52	6,68	4,23	3,33	1,85	1,47	1,26	1,13	1,33	0,49
<i>Microtus agrestis</i>	-	-	0,22	0,28	0,66	0,26	-	-	0,07	0,09	0,66	-
<i>Microtus arvalis</i>	-	0,24	0,15	-	0,53	-	-	-	0,04	0,14	0,28	-
<i>Microtus</i> sp.	-	20,71	12,37	22,44	20,48	19,36	13,25	16,05	16,54	17,70	20,27	17,00
<i>Microtinae</i> gen.	7,14	3,29	3,41	7,24	6,47	6,15	6,16	5,24	5,21	6,14	5,02	5,67
<i>Arvicola</i> cf. <i>sapidus</i>	-	0,37	0,37	-	0,13	-	0,15	0,13	-	0,10	0,38	-
<i>Myospalax myospalax</i>	14,29	2,44	1,78	2,84	1,45	1,28	2,00	2,75	3,20	5,21	3,88	2,71
<i>Ochotona hyperborea</i>	-	-	-	-	-	-	-	0,07	0,07	0,09	0,19	-
<i>Ochotona pusilla</i>	-	-	0,07	-	-	-	-	0,04	-	0,02	-	-
<i>Ochotona</i> sp.	-	1,10	0,37	0,57	0,26	0,38	0,77	0,91	0,36	1,48	0,95	0,99
<i>Lepus</i> sp.	-	0,12	-	-	0,26	-	0,15	0,04	-	-	-	-
<i>Mustela</i> sp.	-	-	0,07	-	0,26	0,26	0,15	0,13	0,04	0,19	0,19	0,74
<i>Martes</i> sp.	-	-	-	-	0,13	-	-	0,06	0,04	0,07	0,19	-
Camivora	-	-	-	-	0,26	0,26	0,46	0,38	0,36	0,45	0,19	2,46
Aves	-	6,82	5,19	7,39	15,85	9,74	12,02	7,89	4,71	6,34	6,34	3,94
Reptilia	-	-	-	-	-	0,13	-	0,06	-	0,21	-	-
Amphibia	-	0,49	0,15	0,43	0,40	1,54	1,54	2,25	1,83	2,27	1,42	-
Pisces	-	26,92	42,89	17,76	8,59	13,97	24,65	22,18	34,30	13,49	7,58	1,72

онтологической летописи восточной галереи появились рептилии – ящерицы – 0,21 %, а количество амфибий достигло 2,3 %.

Состав фауны мелких позвоночных показал, что во время формирования нижней части этого слоя произошло некоторое расширение площади лесных массивов и луговых биотопов в условиях относительного потепления и повышения влажности климата. Для верхней части слоя характерно увеличение доли скальной полевки, суслика, сурка, степной пеструшки, а также уменьшение численности землероек, свидетельствующие о снижении влагообеспеченности при некотором похолодании. В целом, время накопления осадков этого слоя можно сопоставить с ширтинским межледниковьем (МИС 7).

В отложениях слоя 13 обнаружено 2 738 экз. остеологического материала. Численность Chiroptera в этом слое уменьшилась до 3,3 %, а количество костей Pisces увеличилось до 34,3 %. В составе тафоценоза снизилась доля *Clethrionomys* – 5,2 %, *Alticola* – 13,3 %, *Myospalax myospalax* – 3,2 % и Soricidae – 0,14 %. Суммарное количество серых полевок рода *Microtus* составляет 23,9 %. В палеонтологической летописи восточной галереи появляется небольшой роющий грызун слепушонка *Ellobius* sp. – 0,11 %, также в небольшом количестве присутствует лемминг *Lemmus* sp. – 0,14 % и амфибии (лягушки) – 1,8 %. На фоне общего снижения численности наземных позвоночных отмечено небольшое увеличение доли древесных беличьих – белки *Sciurus vulgaris* – 0,11 % и бурундука *Eutamias sibiricus* – 0,04 %.

Накопление слоя 13 происходило в условиях чередования холодных и теплых климатических фаз. Если для нижней (уровни 9 и 8) и верхней (уровни 3 и 2) частей слоя характерно наличие древесных беличьих, повышение численности рыжих полевок и цокора, что отражает увеличение площади лесных массивов в относительно благоприятных условиях, то период формирования средней части слоя (уровни 6–4) отмечен падением численности землероев – крота и цокора и ростом доли хомячка Эверсмана *Allocricetulus evermanni*, обитателя злаково-полынных степей, полупустынь и солончаков, что свидетельствует о похолодании и аридизации климата. Данные пыльцевого анализа свидетельствуют также о сложной трехэтапной истории природных условий в этот период [Болиховская и др., 2017], а изучение микроструктуры осадков слоя 13 показало периодическое, возможно сезонное, промерзание его средней части [Morley et al., 2019]. Формирование отложений слоя 13 связано с первой половиной тазовского времени (начало МИС 6), когда

общий тренд похолодания сопровождался фазами относительного потепления климата.

Из отложений слоя 12.3 получено 7 060 определенных костей. Для этого тафоценоза характерно снижение численности летучих мышей до 2,8 %. Численность рыжих и скальных полевок, напротив, увеличилась – *Clethrionomys* до 7,4 %, *Alticola* до 18,1 %. Сократилось таксономическое разнообразие серых полевок *Microtus* – их суммарная численность составляет 24,9 %. Отмечены лесная мышь *Apodemus (Alsomys)* sp. – 0,02 %, лемминг *Lemmus* – 0,02 %, ящерицы *Lacertilia* – 0,06 % и лягушки *Anura* – 2,25 %. Распределение остатков позвоночных по отдельным уровням этого слоя показало, что на фоне общей криоксеротической обстановки в эпоху его накопления были фазы относительного потепления и увлажнения климата – начало одной из них отмечено на уровне 6, максимум зафиксирован на уровне 5, а спад отмечен на уровне 4. Еще одна, видимо теплая, флюктуация отмечена на уровне 3, где доля *Clethrionomys* достигает 9 %. В целом для времени накопления слоя 12.3 характерно общее ухудшение природной обстановки, сопровождавшееся снижением температур и аридизацией климата в условиях тазовского похолодания (МИС 6). Эти выводы согласуются с результатами пыльцевого анализа, отражающего чередование в этот период перигляциальных ландшафтов лесотундры, тундролесостепи, тундры и т.п. [Болиховская и др., 2017].

Остеологическая коллекция слоя 12.2 насчитывает 649 экз. По сравнению с нижележащими отложениями в этом слое возросла доля Chiroptera – 4 % и Pisces – 24,6 %. Одновременно снизилась численность *Clethrionomys* – 5,1 %, *Alticola* – 15,1 % и *Microtus* – 21,9 %, *Myospalax myospalax* – 2 % и *Anura* – 1,5 %. Немного увеличилось количество степных пеструшек *Lagurus* – 0,7 %, отмечена слепушонка *Ellobius* sp. – 0,15 %. Состав тафоценоза этого слоя предполагает сокращение лесной и ксерофильной степной растительности. В то же время увеличились площади, занятые скальными, поросшими кустарничками биотопами и луговым разнотравьем, что в целом отражает дальнейшее похолодание во второй половине тазовского времени (МИС 6).

Из слоя 12.1 определено 780 костей и зубов мелких позвоночных. В этих отложениях заметно возросла доля летучих мышей – 9,5 %, а костей рыб – уменьшилась до 13,9 %. Численность рыжих полевок осталась на прежнем уровне – 5 %, а скальных и серых полевок увеличилась до 19,4 % и 28,8 % соответственно. В этом слое становится больше землероек – 1,2 %, но снижается доля крота – 1,15 % и цокора – 1,3 %. Характер тафоцено-

за этого слоя отражает сокращение степной биоты и расширение площади скальных биотопов, поросших кустарничками, а также участков лугового разнотравья в прохладной климатической обстановке переходного периода от тазовского времени к казанцевскому потеплению (начало МИС 5e).

В отложениях слоя 11.4 обнаружено 757 костных остатков мелких позвоночных. В составе этого тафоценоза уменьшилась доля костей летучих мышей – 5,8 % и рыб – 8,6 %. Численность *Clethrionomys* увеличилась до 7,3 %, а *Alticola* снизилась до 14,4 %. Максимального таксономического разнообразия и количества достигли серые полевки рода *Microtus* – 34,1 %. Отмечены небольшой рост численности землероек – 1,3 %, цокора – 1,4 % и заметное сокращение популяции крота – 0,53 %. Среди микротериофауны определены степные пеструшки *Lagurus* – 0,13 %, лемминг *Lemmus* sp. – 0,53 % и водяная полевка *Arvicola* cf. *sapidus* – 0,13 %. Необходимо отметить находку в нижней части слоя моляра летяги *Pteromys volans* – 0,13 %. Для нижней части этого слоя (уровни 8–6) характерны относительно высокая численность рыжих полевок и присутствие летяги – типичных обитателей лесных сообществ, а также концентрация землероек *Soricidae*, предполагающая обилие почвенных беспозвоночных летом и семян хвойных деревьев на поверхности почвы зимой, что указывает на относительно благоприятные климатические условия в период накопления этих отложений. Верхняя часть слоя (уровни 5–3) характеризуется снижением численности полевок *Clethrionomys* и *Microtus*, появлением в тафоценозе лемминга и степной пеструшки, что свидетельствует о сокращении площади лесов и расширении открытых биотопов в условиях похолодания и аридизации климата. Согласно этим данным, формирование нижней части слоя соответствует казанцевскому потеплению (МИС 5e), а накопление его верхней части отвечает переходному периоду к ермаковскому похолоданию (МИС 5d–a).

Остеологическая коллекция из слоя 11.3 насчитывает 704 экз. В составе тафоценоза доля летучих мышей составила 7,9 %, а костей рыб – 17,7 %, увеличилась численность цокора – 2,8 %, землероек – 1,9 %, крота – 1,3 % и степных пеструшек – 0,3 %; при этом сократилось количество рыжих полевок – 2,3 % и скальных полевок – 13,6 %; число серых полевок осталось на прежнем уровне – 34,1 %. Количественное соотношение таксонов мелких млекопитающих свидетельствует о продолжении редукции лесного биома, расширении площади открытых каменистых склонов и степных биотопов в условиях общего похолодания климата. В то же время произошло некото-

рое повышение зимних температур, увеличилась влагообеспеченность почвенного покрова, в том числе возросло количество зимних осадков. Судя по этим показателям, период накопления этого слоя отвечает разным этапам ермаковского похолодания (МИС 4).

Из слоя 11.2 определено 1 350 костей мелких позвоночных. В границах этого слоя уменьшилось количество *Chiroptera* – 0,3 % и увеличилось число костей *Pisces* – 42,9 %; возросла доля *Asioskalops* – 2,15 % и *Alticola* – 19,3 %, вместе с тем уменьшилась численность *Soricidae* – 0,3 %, *Clethrionomys* – 0,07 %, *Myospalax myospalax* – 1,7 % и *Microtini* – 18,9 %. Эти данные отражают широкое распространение открытых ландшафтов, занятых степными и луговыми ассоциациями, включая участки с разреженным травостоем в конце ермаковского времени (МИС 4).

В отложениях слоя 11.1 обнаружена 821 кость мелких позвоночных. В тафоценозе этого слоя возросло количество летучих мышей – 0,49 %, а число костей рыб снизилось – 26,9 %; увеличилась доля рыжих полевок – 1,1 %, степной пеструшки – 3,17 % и серых полевок – 27,2 %, но уменьшилась численность скальных полевок – 17,9 %. Эти показатели свидетельствуют о расширении площади лесов и луговых биотопов, о благоприятной в целом природной обстановке в эпоху каргинского потепления (МИС 3).

Небольшой набор костей мелких млекопитающих из слоя 9 включает 14 экз. Среди них определены летучие мыши, землеройки, крот, серые и скальные полевки, степные пеструшки и цокор. Согласно этим отрывочным данным, в период сартанского похолодания (МИС 2) в окрестностях пещеры преобладали, скорее всего, степные и скальные биотопы.

Результаты изучения остатков мелких позвоночных из отложений восточной галереи Денисовой пещеры свидетельствуют о том, что во второй половине среднего и на протяжении верхнего плейстоцена для ее окрестностей была характерна высокая мозаичность ландшафтов. Лесные массивы чередовались с участками степной и луговой растительности, скальными биотопами и вкраплениями сухих степей и кустарничковых ассоциаций. В состав лесов входили темнохвойные породы деревьев, под пологом которых развивались зеленые мхи. Колебания климата сопровождалось изменением соотношения площадей разных биотопов, но не приводили к принципиальной перестройке природного комплекса.

Кроме того, установлено, что снижение доли летучих мышей в тафоценозе всегда сопровождалось увеличением числа костей рыб. Исследование ми-

кросструктуры пещерных отложений показало присутствие частиц угля в восточной галерее начиная со слоя 15 [Morley et al., 2019], что свидетельствует о разведении костров древними обитателями пещеры и их негативном воздействии на колонию летучих мышей. В то же время периоды активности палеолитического человека сопровождались увеличением количества костей рыб в осадках пещеры.

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта РФФИ, проект № 17-29-04206 офи-м.

Список литературы

Болыховская Н.С., Козликин М.Б., Шуньков М.В., Ульянов В.А., Фаустов С.С. Новые данные в палинологии уникального памятника палеолита Денисова пещера на северо-западе Алтая // Бюлл. Мос. об-ва испытателей природы. Отд. биол. – 2017. – Т. 122, вып. 4. – С. 46–60.

Jacobs Z., Li B., Shunkov M.V., Kozlikin M.B., Bolikhovskaya N.S., Agadjanian A.K., Uliyanov V.A., Vasiliev S.K., O’Gorman K., Derevianko A.P., Roberts R.G. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia // *Nature*. – 2019. – Vol. 565, No. 7741. – P. 594–599. – <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0843-2>

Lisiecki L.E., Raymo M.E. A Plio-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records // *Paleoceanography and Paleoclimatology*. – 2005. – Vol. 20. – P. 1–16. – DOI:10.1029/2004PA001071.

Morley M.V., Goldberg P., Uliyanov V.A., Kozlikin M.B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Jacobs Z.,

Roberts R.G. Hominin and animal activities in the microstratigraphic record from Denisova Cave (Altai Mountains, Russia) // *Scientific Reports*. – 2019. – Vol. 9, N 13785. – P. 1–12.

References

Bolikhovskaya N.S., Kozlikin M.B., Shunkov M.V., Ul’yanov V.A., Faustov S.S. New Palynological Data from the Unique Paleolithic Site of Denisova Cave in Northwest Altai. *Byulleten’ Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otdel Biologicheskii, Mammalia, Mustelidae*, 2017, vol. 122, iss. 4, pp. 46–60 (in Russ.).

Jacobs Z., Li B., Shunkov M.V., Kozlikin M.B., Bolikhovskaya N.S., Agadjanian A.K., Uliyanov V.A., Vasiliev S.K., O’Gorman K., Derevianko A.P., Roberts R.G. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia. *Nature*, 2019, vol. 565, No. 7741, pp. 594–599. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0843-2>

Lisiecki L.E., Raymo M.E. A Plio-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 2005, vol. 20, pp. 1–16. DOI: 10.1029/2004PA001071.

Morley M.V., Goldberg P., Uliyanov V.A., Kozlikin M.B., Shunkov M.V., Derevianko A.P., Jacobs Z., Roberts R.G. Hominin and animal activities in the microstratigraphic record from Denisova Cave (Altai Mountains, Russia). *Scientific Reports*, 2019, vol. 9, N 13785, pp. 1–12.

Агаджанян А.К. <https://orcid.org/0000-0003-4652-7580>

Шуньков М.В. <https://orcid.org/0000-0003-1388-2308>

Козликин М.Б. <https://orcid.org/0000-0001-5082-3345>