

А.К. Агаджанян<sup>1</sup>, М.В. Шуньков<sup>2</sup>, М.Б. Козликин<sup>2</sup>✉

<sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт археологии и этнографии СО РАН  
Новосибирск, Россия  
E-mail: kmb777@yandex.ru

## Динамика экологического состава микротерииофауны из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры

На основе репрезентативной фаунистической коллекции, включающей более 16 тыс. костных остатков, дается оценка динамики экологического состава сообщества мелких позвоночных в окрестностях Денисовой пещеры во второй половине среднего – верхнем плейстоцене. Палеонтологические материалы представляют тафоценозы из слоев 19.1–11 в центральной части южной галереи пещеры. Согласно составу основных экологических групп животных, а также стратиграфическому положению в разрезе, время формирования слоя 19.1 предварительно можно отнести к концу тобольского или началу самаровского времени рубежа МИС 9–8. В тафоценозах из слоев 18 и 17 основные группы мелких позвоночных обладают близкими характеристиками, указывающими на относительно теплые климатические условия, которые соответствуют, скорее всего, ширтинскому межледниковью МИС 7. Экологический состав сообщества мелких позвоночных из отложений слоев 16.2 и 16.1 свидетельствует об ухудшении природной обстановки на фоне нестабильного режима влажности, что соответствует, видимо, разным фазам тазовского оледенения МИС 6. Следующий этап в развитии природной среды в долине Ануя представляют фаунистические материалы из литологических слоев 15–13, время накопления которых в целом укладывается в рамки МИС 5. Состав тафоценоза слоя 12 свидетельствует о редукции лесной растительности и расширении площади степных биотопов при общем ухудшении природной обстановки в эпоху ермаковского похолодания МИС 4. Сочетание в животном сообществе слоя 11 белки и многочисленной популяции степных пеструшек предполагает распространение лесостепных ландшафтов в условиях относительно теплого и сухого климата, который может соответствовать эпохе каргинского межстадиала МИС 3.

Ключевые слова: Горный Алтай, Денисова пещера, плейстоцен, мелкие позвоночные, тафоценоз, таксономический состав, экологические группы.

А.К. Agadjanian<sup>1</sup>, M.V. Shunkov<sup>2</sup>, M.B. Kozlikin<sup>2</sup>✉

<sup>1</sup>A.A. Borisiak Paleontological Institute RAS  
Moscow, Russia

<sup>2</sup>Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS  
Novosibirsk, Russia  
E-mail: kmb777@yandex.ru

## Dynamics of Ecological Composition of Microtheriofauna from the Pleistocene Deposits in the South Chamber of Denisova Cave

This article discusses dynamics of ecological composition of small vertebrate communities near Denisova cave in the second half of the Middle–Upper Pleistocene using a representative faunal collection of over 16,000 bone remains. Paleontological evidence represents taphocenoses of layers 19.1–11 in the central part of the South Chamber in the cave. According to the composition of main ecological groups of animals as well as stratigraphic position in cross-section, layer 19.1 emerged in the Late Tobol or Early Samarovo period at the boundary of MIS 9 and 8. Main groups of small vertebrates had similar features in taphocenoses of layers 18 and 17, indicating relatively warm climate which most likely corresponds to the Shirta interglacial MIS 7. Ecological composition manifested by the community of small vertebrates from the deposits of layers 16.2 and 16.1 indicates deterioration of natural environment and unstable humidity conditions, which may correspond to different phases of the Taz glaciation MIS 6. The next stage in the development of natural environment in the Anui River valley is manifested by the faunal evidence from lithological layers 15–13, accumulated in MIS 5. Composition of taphocenosis in layer 12 shows reduced forest vegetation and expansion of the area of steppe biotopes with general deterioration of natural environment during the Ermakovo cooling MIS 4. The combination of squirrels and large population of steppe voles in the animal community of layer 11 suggests the spread of forest-steppe landscapes in relatively warm and dry climate which may correspond the Kargin interstadial MIS 3.

Keywords: Altai Mountains, Denisova cave, Pleistocene, small vertebrates, taphocenosis, taxonomic composition, ecological groups.

В ходе комплексных исследований плейстоценовой толщи в южной галерее Денисовой пещеры получена представительная коллекция костных остатков мелких позвоночных, включающая более 30 тыс. экз., по которым был установлен таксономический состав тафоценозов из слоев 19.1–11 [Агаджанян, Шуньков, Козликин, 2022]. Дальнейшее изучение этих материалов позволило уточнить видовую принадлежность некоторых таксонов, климатостратиграфическую позицию вмещающих отложений и природные условия их формирования. Для оценки динамики экологического состава микротерриофауны в высоком разрешении при построении графиков из анализа были исключены костные остатки летучих мышей, птиц и рыб, общая доля которых по слоям составляет от 25 до 60 %. В итоге структура выборочного состава ископаемых сообществ мелких позвоночных проанализирована по 16 669 образцам (см. рисунок, таблицу).

В сообществе мелких млекопитающих из слоя 19.1 присутствуют землеройки рода *Sorex*, крот *Asioscalops*, рыжие полевки *Clethrionomys*, бурундук *Cricetus crisetus* и белка-летяга *Pteromys* – показатели относительно благоприятных природных условий. В то же время в тафоценозе самой представительной является популяция скальных полевок *Alticola*, отмечены узкочерепная полевка *Stenocranius gregalis*, суслик *Spermophilus* и сурок *Marmota*. Два последних вида впадают на зиму в спячку, снижая температуру тела и интенсивность обмена веществ, что позволяет

им дожить до весны и быть менее зависимыми от низких температур и промерзания почвы. Благодаря этим особенностям суслики по долинам рек распространяются на север до полярного круга, а сурки заселяют высокогорные плато. В силу биологических и анатомических особенностей они не могут жить в условиях высокогорных лугов с плотной дерновиной, предпочитая открытые ландшафты с разреженным травостоем в условиях холодного климата. Следует отметить также находки костей лемминга рода *Lemmus* – бореального компонента фауны, относительно низкую численность цокора *Myospalax* и отсутствие слепушонки *Ellobius* – грызуна, живущего под землей и питающегося подземными частями растений. Слепушонка и цокор активны круглый год и не могут существовать в условиях долговременного и глубокого промерзания почвы. Их отсутствие или малое количество в тафоценозе отражает интенсивные криогенные процессы в грунтах. В целом, согласно составу основных экологических групп микротерриофауны, а также стратиграфическому положению в разрезе, время формирования слоя 19.1 предварительно можно отнести к концу тобольского или началу самаровского времени, т.е. к рубежу МИС 9–8.

В тафоценозах из слоев 18 и 17 основные группы мелких позвоночных обладают близкими характеристиками. В их составе отмечены бурузубки *Sorex*, крот, суслики, слепушонка. Стабильна численность степных пеструшек *Lagurus* и полевок – плоскоче-

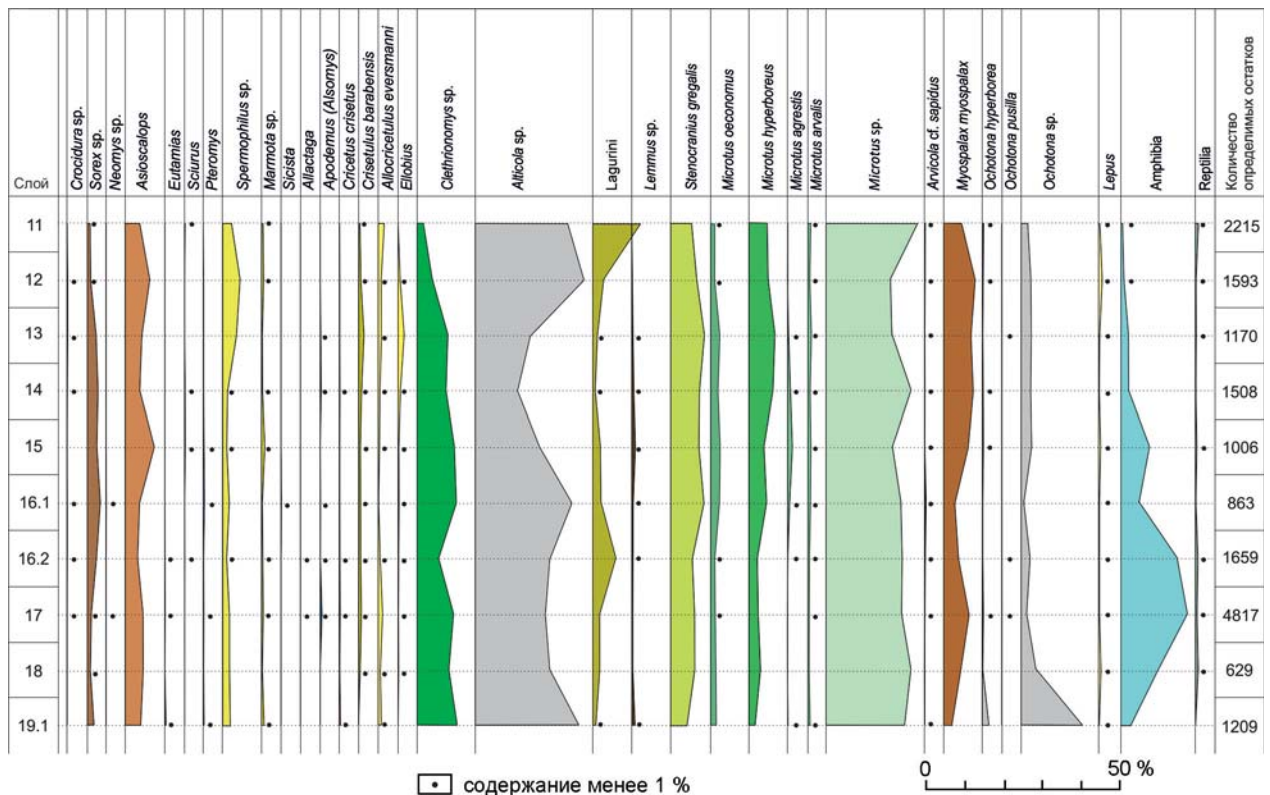


Диаграмма выборочного состава мелких позвоночных из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры.

Выборочный состав мелких позвоночных из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры

Таксоны	Слой 19.1		Слой 18		Слой 17		Слой 16.2		Слой 16.1		Слой 15		Слой 14		Слой 13		Слой 12		Слой 11	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Crocidura</i> sp.	-	-	-	-	1	0,02	1	0,06	1	0,12	-	-	-	1	0,07	2	0,13	2	-	-
<i>Sorex roboratus</i>	-	-	-	-	2	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sorex minutus</i>	-	-	-	-	5	0,10	2	0,12	1	0,12	-	-	2	0,13	-	-	-	-	2	0,09
<i>Sorex araneus</i>	-	-	-	-	2	0,04	10	0,60	1	0,12	3	0,30	10	0,66	-	-	-	-	5	0,23
<i>Sorex</i> sp.	14	1,16	5	0,79	32	0,66	18	1,08	22	2,55	16	1,59	21	1,39	20	1,71	10	0,63	12	0,54
<i>Neomys</i> sp.	-	-	-	-	3	0,06	-	-	1	0,12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Asioscalops</i>	42	3,47	26	4,13	195	4,05	44	2,65	27	3,13	70	6,96	48	3,18	44	3,76	92	5,78	71	3,21
<i>Eutamias</i>	4	0,33	-	-	4	0,08	1	0,06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sciurus</i>	-	-	-	-	-	-	1	0,06	-	-	2	0,20	2	0,13	-	-	-	-	2	0,09
<i>Pteromys</i>	1	0,08	-	-	1	0,02	-	-	2	0,23	1	0,10	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Spermophilus undulatus</i>	-	-	2	0,32	4	0,08	-	-	-	-	4	0,40	-	-	13	1,11	-	-	13	0,59
<i>Spermophilus</i> sp.	16	1,32	5	0,79	49	1,02	11	0,66	9	1,04	10	0,99	9	0,60	21	1,79	61	3,83	23	1,04
<i>Marmota</i> sp.	5	0,41	-	-	11	0,23	2	0,12	-	-	6	0,60	1	0,07	-	-	5	0,31	3	0,14
<i>Sicista</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Allactaga</i>	-	-	-	-	1	0,02	1	0,06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Apodemus (Alsomys)</i>	-	-	-	-	7	0,15	1	0,06	1	0,12	-	-	1	0,07	1	0,09	-	-	-	-
<i>Mus musculus</i>	1	0,08	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cricetus crisetus</i>	2	0,17	-	-	5	0,10	1	0,06	-	-	-	-	1	0,07	-	-	-	-	-	-
<i>Crisetulus barabensis</i>	-	-	1	0,16	22	0,46	5	0,30	2	0,23	2	0,20	9	0,60	13	1,11	14	0,88	8	0,36
<i>Alloicetulus evermanni</i>	8	0,66	4	0,64	48	1,00	11	0,66	-	-	2	0,20	5	0,33	9	0,77	13	0,82	31	1,40
<i>Ellobius</i>	-	-	1	0,16	4	0,08	3	0,18	2	0,23	2	0,20	9	0,60	18	1,54	8	0,50	-	-
<i>Clethrionomys rutilus</i>	58	4,80	10	1,59	117	2,43	14	0,84	21	2,43	24	2,39	29	1,92	27	2,31	9	0,56	6	0,27
<i>Clethrionomys rufocanus</i>	24	1,99	-	-	10	0,21	7	0,42	34	3,94	31	3,08	65	4,31	37	3,16	17	1,07	6	0,27
<i>Clethrionomys</i> sp.	40	3,31	40	6,36	313	6,50	67	4,04	30	3,48	39	3,88	15	0,99	26	2,22	32	2,01	19	0,86
<i>Aticola strelzovi</i>	88	7,28	34	5,41	276	5,73	103	6,21	76	8,81	60	5,96	54	3,58	66	5,64	162	10,17	170	7,67
<i>Aticola</i> sp.	232	19,19	85	13,51	582	12,08	211	12,72	136	15,76	104	10,34	106	7,03	97	8,29	279	17,51	352	15,89
<i>Lagurus lagurus</i>	-	-	3	0,48	13	0,27	28	1,69	3	0,35	3	0,30	2	0,13	2	0,17	17	1,07	118	5,33
<i>Lagurus transiens</i>	1	0,08	-	-	17	0,35	4	0,24	5	0,58	6	0,60	-	-	1	0,09	2	0,13	3	0,14
<i>Lagurus</i> sp.	4	0,33	6	0,95	38	0,79	60	3,62	7	0,81	7	0,70	2	0,13	7	0,60	20	1,26	144	6,50
<i>Lemmus</i> sp.	7	0,58	-	-	-	-	1	0,06	1	0,12	7	0,70	4	0,27	1	0,09	-	-	-	-
<i>Stenocranius gregalis</i>	47	3,89	37	5,88	282	5,85	87	5,24	71	8,23	70	6,96	107	7,10	98	8,38	102	6,40	112	5,06
<i>Microtus oecnomus</i>	12	0,99	7	1,11	42	0,87	12	0,72	21	2,43	27	2,68	28	1,86	30	2,56	11	0,69	16	0,72
<i>Microtus hyperboreus</i>	16	1,32	17	2,70	101	2,10	31	1,87	37	4,29	36	3,58	89	5,90	75	6,41	74	4,65	98	4,42
<i>Microtus agrestis</i>	2	0,17	-	-	-	-	2	0,12	5	0,58	13	1,29	12	0,80	4	0,34	-	-	-	-
<i>Microtus arvalis</i>	4	0,33	-	-	3	0,06	2	0,12	4	0,46	6	0,60	5	0,33	9	0,77	4	0,25	12	0,54

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Microtus sp.</i>	240	19,85	135	21,46	918	19,06	319	19,23	163	18,89	168	16,70	324	21,49	194	16,58	258	16,20	515	23,25
<i>Microtinae gen.</i>	71	5,87	91	14,47	469	9,74	246	14,83	102	11,82	115	11,43	357	23,67	214	18,29	205	12,87	287	12,96
<i>Arvicola cf. sapidus</i>	1	0,08	—	—	7	0,15	4	0,24	4	0,46	1	0,10	2	0,13	1	0,09	3	0,19	5	0,23
<i>Myospalax myospalax</i>	24	1,99	27	4,29	309	6,41	62	3,74	24	2,78	62	6,16	113	7,49	81	6,92	127	7,97	100	4,51
<i>Ochotona hyperborea</i>	19	1,57	—	—	8	0,17	—	—	—	—	2	0,20	2	0,13	—	—	2	0,13	4	0,18
<i>Ochotona pusilla</i>	—	—	—	—	5	0,10	1	0,06	—	—	—	—	—	—	1	0,09	—	—	—	—
<i>Ochotona sp.</i>	189	15,63	23	3,66	62	1,29	36	2,17	5	0,58	26	2,58	35	2,32	29	2,48	38	2,39	35	1,58
<i>Lepus</i>	1	0,08	3	0,48	6	0,12	2	0,12	1	0,12	4	0,40	1	0,07	2	0,17	13	0,82	5	0,23
<i>Mustela</i>	5	0,41	4	0,64	11	0,23	3	0,18	4	0,46	3	0,30	7	0,46	5	0,43	1	0,06	9	0,41
<i>Martes</i>	2	0,17	—	—	7	0,15	—	—	—	—	—	—	2	0,13	—	—	1	0,06	8	0,36
<i>Reptilia</i>	—	—	—	0,64	15	0,31	—	0,54	—	—	2	0,20	—	—	1	0,09	1	0,06	15	0,68
<i>Amphibia</i>	29	2,40	63	9,38	810	16,82	245	14,23	39	4,52	72	7,16	28	1,86	21	1,79	10	0,63	6	0,27
<i>Всего</i>	1209	100	629	100	4817	100	1659	100	863	100	1006	100	1508	100	1170	100	1593	100	2215	100

репной, узкочерепной, экономки *Microtus oeconomus* и северосибирской *M. hyperboreus*. Вверх по разрезу возрастает доля лесных полевок *Clethrionomys* и цокора, немного увеличивается количество барабинского хомячка *Crisetulus barabensis* и хомяка Эверсмана *Allocricetulus evermanni*. В слое 17 появляются белозубка *Crocidura* и кутора *Neomys*, отмечены сурок и лесная мышь *Apodemus (Alsomys)*, среди древесных белчиных присутствуют бурундук – представитель таежных биотопов и белка-летяга, обитающая в высокоствольных березняках. Эти данные указывают на относительно теплые климатические условия в эпоху формирования толщи слоев 18 и 17, которая соответствует, скорее всего, ширтинскому межледниковью МИС 7.

Экологический состав сообщества мелких позвоночных из отложений слоев 16.2 и 16.1 включает землероек Soricidae, крота, а среди древесных белчиных – бурундука, белку *Sciurus vulgaris* и летягу. Зарегистрирован тушканчик *Allactaga*, что предполагает нарушение сплошного травяного покрова и появление локальных участков сухих степей. Нестабильна доля лесных полевок и степных пеструшек, а скальные полевки достигают очередного пика численности. Вновь появляется лемминг *Lemmus* – представитель бореальных биотопов. Об ухудшении природной обстановки свидетельствует также относительно низкая численность цокора и пищух *Ochotona*. Характер фаунистических остатков из этих отложений в целом отражает обстановку относительно холодного климата, с нестабильным режимом влажности, что соответствует, видимо, разным фазам тазовского оледенения МИС 6.

Следующий этап в развитии природной среды в долине Ануя представляют фаунистические материалы из литологических слоев 15–13. Для тафоценоза из слоя 15 характерны стабильно высокая численность лесных полевок, присутствие белки и летяги, а среди насекомоядных – максимально высокая доля крота. Относительно низкое количество барабинского хомячка и хомяка Эверсмана указывает на редукцию злакового разнотравья за счет, скорее всего, увеличения площади лесных массивов. Уменьшается доля сусликов и полевок – плоскочерепной, узкочерепной и северосибирской – обитателей скальных или сухих биотопов. Распространение среди Microtini полевки-экономки, пашенной и обыкновенной полевок отражает достаточно влажные условия, а присутствие лемминга предполагает развитие ассоциаций зеленых мхов. О достаточно благоприятной климатической обстановке свидетельствует возросшая численность цокора и лягушек. В целом состав мелких позвоночных из этого слоя отражает условия относительно теплого и влажного климата, отвечающие, скорее всего, казанцевскому межледниковью МИС 5е.

В составе мелкой фауны из слоя 14 снижается доля крота, рыжих полевок и лягушек, что связано, видимо, с редукцией лесных массивов и уменьшением об-

щей влагообеспеченности. В то же время сохраняется стабильная численность сусликов, хомяка Эверсмanna и барабинского хомячка – типичных представителей степных биотопов, а также возрастает число северосибирской полевки, предпочитающей условия boreального климата. Эти экологические показатели свидетельствуют о некотором понижении температурного режима и уменьшении влажности климата.

Таксономический состав мелких позвоночных из литологического слоя 13 в целом достаточно близок тафоценозу из нижележащего слоя. Вместе с тем в составе мелкой фауны из отложений слоя 13 немного увеличивается численность крота и лесных полевок *Clethrionomys*, присутствует лесная мышь, а барабинский хомячок и слепушонка достигают своего максимального количества. Возрастает доля сусликов – свидетельство расширения участков злакового разнотравья, а стабильная численность популяции серых полевок предполагает существование луговых и пойменных ассоциаций.

Бликие экологические характеристики фаунистического сообщества из толщ слоев 14 и 13 указывают на относительно теплые климатические условия в эпоху их формирования, при этом природная обстановка во время накопления слоя 13 была более благоприятной для развития лесных и луговых биотопов в рамках, видимо, второй половины МИС 5.

В тафоценозе из отложений слоя 12 снижается количество землероек до минимального значения, вдвое падает численность *Clethrionomys* и слепушонки, что указывает на существенное сокращение площади лесных массивов и участков высокотравных лугов. В то же время растет число скальных полевок и степных пеструшек, относительно стабильными остаются популяции хомяка Эверсмanna и барабинского хомячка – представителей открытых биотопов. Возрастает численность крота и цокора – активных землероев, для которых предпочтительны многоснежные зимы с неглубоким промерзанием грунта. Древесные беличьи отсутствуют, а в составе наземных беличьих увеличивается доля сусликов и сурка, отражающая распространение степных ландшафтов с разреженным травостоем. Эти данные свидетельствуют о редукции лесной растительности и расширении площади степных биотопов при общем ухудшении природной обстановки в эпоху ермаковского похолодания МИС 4.

В структуре тафоценоза из литологического слоя 11 среди древесных беличьих отмечена белка, что предполагает наличие локальных лесных участков. Увеличивается численность степной пеструшки и хомяка Эверсмanna, при этом снижается количество рыжих, плоскочерепных и узкочерепных полевок. Сочетание в животном сообществе белки и многочис-

ленной популяции степных пеструшек предполагает распространение лесостепных ландшафтов в условиях относительно теплого и сухого климата. На относительно аридные условия при достаточно благоприятном температурном режиме указывают также уменьшение доли крота и цокора и минимальное количество лягушек. Согласно этим данным, формирование слоя 11 может соответствовать эпохе каргинского межстадиала МИС 3.

Таким образом, динамика таксономического состава мелких позвоночных из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры отражает изменения природных условий во второй половине среднего и на протяжении верхнего плейстоцена. Реконструированы эпохи холодного климата, которые соответствуют, возможно, началу самаровского, тазовскому и ермаковскому похолоданиям в климатостратиграфической схеме плейстоцена Западной Сибири. Относительно теплые эпохи отвечают, возможно, финалу тобольского, ширтинского и казанцевского межледниковья, а также каргинскому межстадиалу. При этом анализ разных экологических групп мелких млекопитающих позволил установить локальные особенности в развитии каждой эпохи, характерные непосредственно для окрестностей пещеры.

## Благодарности

Исследование выполнено по проекту НИР ИАЭТ СО РАН № FWZG-2022-0003 «Северная Азия в каменном веке: культурная динамика и экологический контекст».

## Список литературы

Агаджанян А.К., Шуньков М.В., Козликин М.Б. Динамика сообществ мелких позвоночных из плейстоценовых отложений южной галереи Денисовой пещеры // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2022. – Т. XXVIII. – С. 7–12.

## References

Agadjanian A.K., Shunkov M.V., Kozlikin M.B. Dynamics of Small Vertebrate Communities from the Pleistocene Deposits of the Denisova Cave South Chamber. In *Problems of Archaeology, Ethnography, Anthropology of Siberia and Neighboring Territories*. Novosibirsk: IAET SB RAS Publ., 2022. Vol. 271. P. 7–12. (In Russ.). doi: 10.17746/2658-6193.2022.28.0007-0012

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>