

С.К. Васильев✉, М.В. Шуньков, М.Б. Козликин✉

Институт археологии и этнографии СО РАН
Новосибирск, Россия

E-mail: svasiliev@archaeology.nsc.ru; kmb777@yandex.ru

Остатки териофауны из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры (коллекция 2022–2024 годов)

Приводятся результаты анализа новой палеонтологической коллекции из южной галереи Денисовой пещеры, включающей более 40 тыс. экз. из слоев 19–11. Определимые костные остатки, доля которых в среднем по разрезу составляет 7,5 %, принадлежат как минимум 37 видам млекопитающих. Сильно раздробленный костный материал аккумулировался в пещере преимущественно в результате пищевой активности крупных хищников, в первую очередь пещерных гиен. Клань гиен использовали пещеру в качестве убежища и логова для выведения потомства. Значительная часть костей, зубов и их фрагментов имеет следы кислотной коррозии. В коллекциях из нижней части разреза, прежде всего слоев 18 и 17, большинство костных остатков несет следы деятельности человека – раскалывание, порезы и обжиг. Анализ расширенной коллекции остатков крупных млекопитающих из южной галереи, включающей материалы 2017–2024 гг., показал, что во второй половине среднего и в верхнем плейстоцене в окрестностях Денисовой пещеры преобладали степные и лесостепные ландшафты. В периоды межледниковий и оледенений они занимали от половины до большей части территории, при этом площадь лесов, вероятнее всего, никогда не превышала ее трети. В коллекции 2022–2024 гг. детально описаны остатки бобра, среди хищников – бурого медведя, пещерной гиены, пещерного льва, снежного барса, рыси. Среди крупных травоядных – мамонта, двух видов лошадей – *Equus ferus* и *E. ovodovi*, шерстистого носорога, гигантского оленя, северного оленя, байкальского яка, бизона, дзерена, сайгака, сибирского горного козла и архара. Впервые в Денисовой пещере и на юге Западной Сибири найдены плейстоценовые остатки тура.

Ключевые слова: Горный Алтай, Денисова пещера, плейстоцен, крупные млекопитающие, костные остатки, биотопические группы.

S.K. Vasiliev✉, M.V. Shunkov, M.B. Kozlikin✉

Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS
Novosibirsk, Russia

E-mail: svasiliev@archaeology.nsc.ru; kmb777@yandex.ru

Theriofaunal Remains from Pleistocene Deposits in the South Chamber of Denisova Cave (2022–2024 Collection)

Results of the analysis of a new paleontological collection from the South Chamber of Denisova Cave are provided herein. The collection includes more than 40,000 specimens from layers 19–11. Identifiable bone remains, with their share of 7.5 % on average in the section, belong to at least 37 mammal species. Heavily crushed bone material accumulated in the cave mainly because of the feeding activity of large predators, primarily cave hyenas. Hyena clans used the cave as a shelter and a den for breeding offspring. A significant portion of bones, teeth, and its fragments has traces of digestion. In collections from the lower part of the section, primarily layers 18 and 17, most bone remains have traces of human activity, such as splitting, cuts, and burning. An analysis of the expanded collection of large mammal remains from the South Chamber, including materials from 2017–2024, showed that steppe and forest-steppe landscapes prevailed near Denisova Cave in the second half of the Middle Pleistocene and in the Upper Pleistocene. During interglacial and glacial periods, they occupied half to most of the territory, while the forest area most likely never exceeded its third. The 2022–2024 collection contains detailed descriptions of beaver remains, and predators: brown bear, cave hyena, cave lion, snow leopard, and lynx. Of large herbivores – mammoth, two species of horses – *Equus ferus* and *E. ovodovi*, woolly rhinoceros, giant deer, reindeer, Baikal yak, bison, Mongolian gazelle, saiga antelope, Siberian ibex, and argali. For the first time, Pleistocene remains of aurochs have been found in Denisova Cave and in the south of Western Siberia.

Keywords: Altai Mountains, Denisova Cave, Pleistocene, large mammals, bone remains, biotopic groups.

В результате раскопок толщи плейстоценовых слоев 11–19 в южной галерее Денисовой пещеры в 2022–2024 гг. была получена представительная палеозоологическая коллекция – 41 688 костных остатков. Доля определимых образцов варьирует от 4,2 % в слое 17 до 12,3 % в слое 14, составляя в среднем по разрезу 7,5 %. Они принадлежат как минимум 37 видам крупных и мелких млекопитающих, а также включают кости рыб, амфибий и птиц (табл. 1). Костный материал сильно фрагментирован. От копытных и крупных хищников в редких случаях полностью сохранились мелкие кости дистальных отделов конечностей. Зубы в основном также раздроблены. Фрагменты костей длиной более 10 см составляют доли процента. Преобладают обломки размерного класса 1–2 и 2–5 см. Степень фрагментации материала нарастает вниз по разрезу (табл. 2). Особенно сильно фрагментированы костные остатки из слоев 18 и 17, тафоценоз которых формировался преимущественно за счет деятельности человека. В целом по слоям значительная часть костей и зубов несет следы кислотной коррозии [Fernández-Jalvo, Andrews, 2017] в результате их прохождения через пищеварительный тракт крупных хищников, в первую очередь пещерных гиен.

В коллекции ископаемой фауны 2022–2024 гг. среди остатков крупных млекопитающих наиболее примечательны следующие виды.

Бобр *Castor fiber*. Представлен дистальным отделом лопатки из слоя 13, изолированным зубом из слоя 16 и астрагалом крупной особи из нерасчлененных отложений (рис. 1, б). Ширина астрагала в проекции на сагиттальную ось 25 мм, ширина суставного блока 19,8 мм, высота кости 26,4 мм. Аналогичные промеры у позднеголоценовых бобров ($n = 8$) с территории Новосибирской обл. составляют 22,5–23,70–24,5; 17,2–19,06–20,1 и 22,0–24,1–25,0 мм. Ширина дистального конца лопатки 23,2 мм, поперечник суставной поверхности 13 мм. У голоценовых бобров – 19,0–20,2–21,2 мм, $n = 5$, и 11,9–12,4–13,0 мм, $n = 11$ соответственно. Единичные находки костей *Castor fiber* указывают на крупные размеры тела бобров конца среднего – начала верхнего плейстоцена на территории Алтая.

Бурый медведь *Ursus arctos*. Его остатки в относительно большом количестве представлены во всех слоях. Наиболее многочисленны кости запястья, заплюсны, фаланги, обломки метаподий – 52,1 %, изолированные зубы и их фрагменты – 41,7 %. Обломки крупных трубчатых костей единичны. В слое 11 найден *basulum* с отгрызленным дистальным концом, а в материалах из нерасчлененной толщи – сильно погрызенная дорсальная часть стенки диафиза плечевой кости длиной 192 мм. Находки остатков бурого медведя связаны, скорее всего, с использованием этими животными дальних частей пещеры для зимней спячки, о чем свидетельствуют также единичные

молочные зубы медвежат. Не все медведи, вероятно, благополучно переживали зимнее время, часть из них погибала по разным причинам, а их останки растаскивались и утилизировались пещерными гиенами и другими хищниками.

Пещерная гиена *Crocota spelaea*. Ее кости преобладают среди хищников и составляют 12,2 % от числа остатков мегафауны. Большинство из них представлено раздробленными фрагментами. Полностью сохранились только несколько первых и вторых фаланг. Подавляющая часть зубов, за исключением резцов, также представлена обломками. Их доля от общего количества остатков гиен достигает 77,3 %. Мелкие кости дистальных отделов конечностей и их фрагменты составляют 14,1 %. На долю небольших обломков верхних и нижних челюстей, а также фрагментов крупных трубчатых костей приходится по 4,3 %. Такая сохранность материала связана с каннибализмом, повсеместно распространенным в популяциях пещерных гиен Алтая. Из 197 зубов и их обломков 26 экз. составляют клыки и зубы молочной генерации, что указывает на использование пещеры кланами гиен в качестве логова для выведения потомства. Погрызенный дистальный конец плечевой кости имеет наибольшую ширину 61,5 мм, суставного блока – 51 мм. Аналогичные промеры у пещерных гиен юга Западной Сибири составляют 55,0–59,4–63,0 ($n = 15$) и 46,0–47,9–50,3 ($n = 14$) мм.

Пещерный лев *Panthera spelaea*. Представлен диафизом второй фаланги со следами кислотной коррозии из слоя 11, неполным клыком верхней челюсти с разрушенной коронкой зуба из слоя 13, второй фалангой из слоя 18 (рис. 1, 5) и левой *os tarsale* III из слоя 19 (рис. 1, 1). Последняя принадлежала очень крупной особи: длина кости – 50 мм, ширина – 29,3 мм, высота в средней части – 22,9 мм. Те же промеры у огромного позднплейстоценового *Panthera atrox* из Ранчо Лабреа в Калифорнии составляют 43,8–49,70–55,2; 25,0–29,8–33,8 и 23,0–25,2–28,2 мм, $n = 4$ [Merriam, Stock, 1932]. По размерам третьей кости заплюсны среднеплейстоценовый лев из Денисовой пещеры близок к средним значениям промеров американского льва. Остатки пещерного льва крайне редко встречаются в пещерах Южной Сибири. Эти хищники, скорее всего, использовали карстовые полости в качестве убежища или логова для выведения потомства в исключительных случаях. Их остатки попадали в пещеры в основном благодаря пищевой активности гиен. Вместе с тем в аллювиальных отложениях Предальтайской равнины пещерный лев по числу остатков в среднем в 7–8 раз превосходит пещерную гиену. Такое же соотношение между этими видами высших хищников, видимо, было и в плейстоценовых биоценозах Горного Алтая.

Снежный барс *Uncia uncia*. В слое 16 найдены две целые правые метаподии, принадлежащие, скорее всего, относительно некрупной взрослой самке

Таблица 1. Видовой состав и количество костных остатков из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры, коллекция 2022–2024 гг.

Таксоны	Слой										Итого
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	б/с*	
<i>Asioscalops altaica</i>	1	11	4	6	–	4	8	–	–	10	44
<i>Chiroptera</i> gen. indet.	–	–	–	–	–	3	–	–	2	–	5
<i>Lepus tanaiticus</i>	–	4	4	5	2	4	1	–	–	10	30
<i>Lepus tolai</i>	1	12	–	–	–	2	–	1	–	–	16
<i>Ochotona</i> sp.	–	2	4	4	2	4	2	–	–	–	18
<i>Spermophilus</i> sp.	1	29	12	13	2	9	5	3	–	24	98
<i>Marmota baibacina</i>	2	13	1	1	–	7	11	4	–	13	52
<i>Castor fiber</i>	–	–	1	–	–	1	–	–	–	1	3
<i>M. myospalax</i>	13	54	60	70	3	25	24	4	–	69	322
<i>Rodentia</i> gen. indet.	6	30	44	40	4	24	24	2	3	43	220
<i>Canis lupus</i>	5	22	12	15	–	21	10	7	1	23	116
<i>Vulpes vulpes</i>	2	17	13	8	2	9	15	4	–	14	84
<i>Vulpes corsak</i>	–	1	1	–	1	3	–	–	–	3	9
<i>Cuon alpinus</i>	–	6	10	–	1	9	10	–	4	20	60
<i>Ursus arctos</i>	2	8	1	2	–	17	3	2	4	13	52
<i>Martes zibellina</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
<i>Mustela erminea</i>	–	–	–	1	–	6	–	–	–	1	8
<i>Mustela altaica</i>	–	–	–	1	–	1	1	–	–	–	3
<i>Mustela eversmanni</i>	1	3	1	–	–	1	–	–	–	–	6
<i>Crocota spelaea</i>	8	53	41	20	14	42	4	–	–	75	257
<i>Panthera spelaea</i>	1	–	1	–	–	–	–	1	1	–	4
<i>U. uncia</i>	–	–	–	–	–	2	–	–	–	1	3
<i>L. lynx</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1
<i>Mammuthus primigenius</i>	–	10	8	4	–	10	3	1	–	5	41
<i>Equus (E.) ferus</i>	–	1	3	–	–	7	2	–	–	10	23
<i>Equus ovodovi</i>	4	12	11	4	7	6	–	–	–	24	68
<i>E. ovodovi / ferus</i>	5	27	31	17	5	54	13	1	–	50	203
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	2	14	18	6	7	32	4	3	–	29	115
<i>Cervus elaphus sibiricus</i>	–	6	–	6	3	4	6	–	1	17	43
<i>Megaloceros giganteus</i>	–	2	–	–	–	1	–	–	–	7	10
<i>Capreolus pygargus</i>	–	12	10	8	8	20	14	6	–	28	106
<i>Rangifer tarandus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4	4
<i>Bos primigenius</i>	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Poëphagus mutus baicalensis</i>	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1
<i>Bison priscus</i>	6	51	34	12	8	41	2	–	–	75	229
<i>Procapra gutturosa</i>	4	–	–	5	4	15	9	–	–	7	44
<i>Saiga borealis</i>	–	–	–	–	–	2	–	–	–	1	3
<i>Procapra / Saiga</i>	–	11	3	–	–	6	–	–	–	8	28
<i>Capra sibirica</i>	23	85	54	25	5	31	7	4	1	65	300
<i>Ovis ammon</i>	4	17	22	9	–	3	1	2	–	29	87
<i>Capra / Ovis</i>	5	29	30	11	–	19	12	2	–	37	145
Pisces	–	1	–	–	–	3	5	–	–	2	11
Amphibia	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	3
Aves	3	45	38	42	5	32	16	4	4	59	248
Неопределимые фрагменты	871	5 719	4 818	2 380	1 426	8 122	4 891	1 143	81	9 112	38 563
Всего костных остатков	970	6 308	5 290	2 715	1 509	8 603	5 106	1 194	102	9 892	41 688

* Без слоя, материал из нерасчлененных отложений.

Таблица 2. Распределение по размеру фрагментов костей крупных млекопитающих из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры, коллекция 2022–2024 гг.

Слой	Размерный класс								Итого
	1–2 см		2–5 см		5–10 см		>10 см		
	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%	
11	391	41,42	520	55,08	32	3,39	1	0,11	944
12	2927	48,23	2895	47,70	228	3,76	19	0,31	6 069
13	2046	40,01	2839	55,51	206	4,03	23	0,45	5 114
14	1056	41,66	1360	53,65	100	3,95	19	0,75	2 535
15	813	54,49	623	41,76	47	3,15	9	0,60	1 492
16	5246	62,04	3049	36,06	141	1,67	20	0,24	8 456
17	3689	73,72	1279	25,56	34	0,68	2	0,04	5 004
18	869	73,89	294	25,00	13	1,11	–	–	1 176
19	43	46,74	46	50,00	3	3,26	–	–	92
Без слоя*	4 083	42,29	5 001	51,80	522	5,41	48	0,50	9 654
<i>Всего</i>	21 163	52,21	17 906	44,17	1 326	3,27	141	0,35	40 536

* Материал из нерасчлененных отложений.

(рис. 1, 2, 3). Длина второй пястной и второй плюсневой костей составляет 57,4 и 75,7 мм соответственно, ширина/поперечник проксимального конца – 12,5/16,1 и 12,5/18,6 мм, ширина/поперечник диафиза посередине – 8,3/8,3 и 8,5/8,2 мм, ширина дистального конца в надсуставных буграх / в суставе – 13,5/12,1 и 13,7/12,5 мм, поперечник дистального конца – 12,7 и 11,0 мм. Фрагмент тазовой кости (рис. 1, 7) обнаружен в нерасчлененной части разреза. Длина/ширина его суставной впадины – 28,5/29,0 мм, наименьшая ширина подвздошной кости – 27 мм, наименьшая высота в середине суставной впадины – 18,8 мм. Отдельные кости снежного барса встречаются по всей толще плейстоценовых отложений южной галереи. Численность этого зверя в горах Алтая в плейстоцене была тесно связана с количеством его основной добычи – сибирского горного козла, которое, в свою очередь, зависело от изменений природно-климатических условий в эпохи потеплений и похолоданий.

Рысь *Lynx lynx*. Ее остатки представлены дистальным концом большеберцовой кости из нерасчлененных осадков. Его длина составляет 33,5 мм, ширина – 19 мм. Рысь тесно связана с лесными биотопами и ее единичные находки отражают преобладание в окрестностях пещеры открытых степных пространств.

Мамонт *Mammuthus primigenius*. Его немногочисленные остатки отмечены в литологических слоях 12–14 и 16–18. В основном они представлены мелкими обломками пластин зубов третьей и четвертой смены. В слое 12 и в нерасчлененной толще найдено по одному зубу второй смены, более полный из них, размером 13,5 × 12,5 мм, имеет следы кислотной коррозии. В слое 13 обнаружено два небольших (179 × 40 и 93 × 48 мм) обломка стенок трубчатых

костей взрослых особей. В слое 14 – погрызенный фрагмент нижнего суставного мыщелка бедренной кости, а в слое 16 – мелкие обломки бивня.

Лошади *Equus ferus* и *E. ovoidovi*. Остатки лошадей состоят в основном (95,8 %) из отдельных зубов или их обломков, треть из которых несет следы кислотной коррозии. Фрагменты крупных трубчатых костей и костей дистальных отделов конечностей единичны. По числу остатков лошадь Оводова в среднем почти в три раза превосходит крупную форму кабаллоидной лошади. Преобладание костей *Equus ferus* над *E. ovoidovi* или их примерно равное соотношение характерно для слоев 16 и 17, формирование которых проходило на фоне расширения лесных и лесостепных ассоциаций.

Шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis*. Представлен главным образом (88 %) мелкими фрагментами зубов, целые или почти целые зубы единичны. Кости дистальных отделов конечностей и обломки крупных трубчатых костей встречаются гораздо реже – 7,6 и 4,2 % соответственно. Наиболее крупные образцы включают вторую пястную кость из слоя 15, астрагал из слоя 16, диафиз большеберцовой кости и части диафиза бедренной кости из слоя 12. Все кости несут следы погрызов, а наиболее мелкие из них – вторые фаланги центрального и боковых пальцев – наполовину растворены желудочным соком.

Гигантский олень *Megaloceros giganteus*. Изолированный зуб P² и фрагмент зуба нижней челюсти обнаружены в слое 12, фрагмент диафиза плюсневой кости – в слое 16. Из нерасчлененных осадков происходят проксимальный конец лучевой кости (рис. 1, 9), еще один фрагмент диафиза плюсневой кости, обломки нижней челюсти с зубом P₄, два изолированных зуба нижней челюсти (M₁ и M₃) и три фрагмента



Рис. 1. Костные остатки из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры.

1 – третья тарзальная кость пещерного льва *Panthera spelaea*, вид со стороны дистальной суставной поверхности; 2 – вторая пястная кость снежного барса *Uncia uncia*; 3 – вторая плюсневая кость снежного барса *Uncia uncia*; 4 – дистальный конец пястной кости тура *Bos primigenius*; 5 – вторая фаланга пещерного льва *Panthera spelaea*; 6 – астрагал бобра *Castor fiber*; 7 – фрагмент тазовой кости снежного барса *Uncia uncia*; 8 – дистальный конец пястной кости байкальского яка *Roëphagus mutus baicalensis*; 9 – проксимальный конец лучевой кости гигантского оленя *Megaloceros giganteus*.

зубов. Пригодные для промеров зубы принадлежали относительно некрупным особям. Их показатели меньше средних значений промеров зубов *Megaloceros giganteus* из долины р. Чумыш (в скобках): длина/ширина P_2 – 22,5/14,3 мм (22,0–23,9–26,6 мм, $n = 11$) / 16,6–41,0–18,3 мм, $n = 9$); длина/ширина M_3 – 40,2/21,2 мм (39,5–42,4–46,0 мм, $n = 17$ / 20,0–22,4–23,8 мм, $n = 15$). Верхний конец лучевой кости (ширина/поперечник – 97,5/52,5 мм) также меньше средних значений соответствующих промеров выборки из долины Чумыша (90,3–99,8–110,5 мм, $n = 13$ / 48,5–54,2–61,0 мм, $n = 18$). На территории Горного Алтая гигантский олень находил благоприятные условия для обитания в пойменных лугах по долинам рек. В пещере Логово Гиены в отложениях МИС 3 обнаружены

небольшие серии ($n = 5$) астрагалов и центральнокубовидных костей этого оленя. Их промеры в средних и максимальных значениях заметно превосходят выборки одноименных костей *Megaloceros giganteus* с Предалтайской равнины.

Северный олень *Rangifer tarandus*. Три неполных зуба и третья фаланга бокового пальца обнаружены в нерасчлененных осадках. Единичные остатки этого вида были найдены ранее в слоях 11, 12 и 16 (табл. 3).

Тур *Bos primigenius*. Его остатки впервые обнаружены в плейстоценовых отложениях Денисовой пещеры. Дистальный конец пястной кости из слоя 12 принадлежит крупному представителю подтрибы Bovina (рис. 1, 4). По набору основных морфологических признаков – плавному, без выраженных над-

Таблица 3. Видовой состав и количество костных остатков из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры, коллекция 2017–2024 гг.

Таксоны	Слой										Всего
	11	11/12*	12	13	14	15	16	17	18	19	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Asioscalops altaica</i>	57	23	82	18	24	8	12	35	3	5	267
<i>Chiroptera</i> gen. indet.	67	12	2	1	–	–	3	1	–	2	88
<i>Lepus tanaiticus</i>	68	16	38	20	15	5	7	22	–	3	194
<i>Lepus tolai</i>	98	52	107	8	–	–	3	1	1	3	273
<i>Ochotona</i> sp.	25	18	29	13	10	2	6	9	2	17	131
<i>Spermophilus</i> sp.	87	115	276	53	29	3	12	41	7	9	632
<i>Marmota baibacina</i>	95	21	87	4	7	2	14	75	12	35	352
<i>Castor fiber</i>	–	1	5	2	–	–	1	1	–	–	10
<i>M. myospalax</i>	180	230	482	155	215	18	54	164	16	32	1 546
<i>Arvicola terrestris</i>	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	2
Rodentia gen. indet.	291	179	457	122	144	23	52	117	13	22	1 420
<i>Canis lupus</i>	131	55	123	36	29	7	54	91	14	9	549
<i>Vulpes vulpes</i>	133	43	104	47	18	8	24	62	6	14	459
<i>Vulpes corsak</i>	8	9	16	2	2	1	5	8	1	6	58
<i>Cuon alpinus</i>	22	23	28	16	5	4	19	90	4	19	230
<i>Ursus arctos</i>	106	23	52	8	9	3	31	32	9	37	310
<i>Ursus rossicus</i>	–	–	–	1	–	–	–	4	1	13	19
<i>Martes zibellina</i>	1	2	3	–	1	–	–	–	–	–	7
<i>G. gulo</i>	1	2	–	1	–	–	–	–	–	–	4
<i>Mustela erminea</i>	4	–	3	–	3	1	6	1	–	–	18
<i>Mustela nivalis</i>	–	–	1	–	–	–	–	–	–	1	2
<i>Mustela sibirica</i>	3	–	4	–	–	–	–	–	1	1	9
<i>Mustela altaica</i>	1	2	5	–	1	–	1	4	–	–	14
<i>Mustela eversmanni</i>	4	2	8	2	2	–	1	6	–	1	26
<i>Crocota spelaea</i>	177	146	328	89	54	37	129	71	4	–	1 035
<i>Panthera spelaea</i>	7	2	3	1	1	–	1	–	1	4	20
<i>U. uncia</i>	3	–	2	–	–	–	2	–	–	1	8
<i>L. lynx</i>	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	2
<i>Felis manul</i>	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Mammuthus primigenius</i>	2	5	28	20	5	–	15	14	2	1	92
<i>Equus (E.) ferus</i>	18	17	39	6	3	2	15	11	1	2	114
<i>Equus ovodovi</i>	50	35	112	26	16	12	20	7	–	–	278
<i>E. ovodovi / ferus</i>	73	65	215	74	20	24	139	52	17	2	681
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	72	37	97	59	16	11	79	45	11	1	428
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1
<i>Cervus elaphus sibiricus</i>	4	8	29	11	18	8	22	24	9	3	136
<i>Megaloceros giganteus</i>	1	–	9	3	–	–	7	3	–	–	23
<i>Alces alces</i>	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Capreolus pygargus</i>	11	11	29	18	20	18	47	51	26	3	234
<i>Rangifer tarandus</i>	4	4	8	–	–	–	1	–	–	–	17
<i>Bos primigenius</i>	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Poëphagus mutus baicalensis</i>	–	3	6	–	–	–	1	–	–	–	10
<i>Bison priscus</i>	95	109	273	101	33	31	83	52	3	3	783
<i>Spirocerus kiakhtensis</i>	3	–	–	–	–	–	–	–	1	1	5
<i>Procapra gutturosa</i>	15	4	26	11	9	6	38	62	–	7	178
<i>Saiga borealis</i>	1	1	11	3	–	–	2	3	2	–	23
<i>Procapra / Saiga</i>	15	18	35	12	7	3	9	3	4	–	106

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Capra sibirica</i>	332	171	596	148	93	15	77	92	13	17	1 554
<i>Ovis ammon</i>	92	62	138	43	10	1	9	17	4	1	377
<i>Capra / Ovis</i>	142	104	227	71	34	7	67	53	10	–	715
Pisces	–	–	4	–	–	–	6	12	–	–	22
Amphibia	–	1	1	2	2	–	2	6	–	–	14
Aves	181	131	261	102	121	21	72	83	12	20	1 004
Неопределенные фрагменты	29 069	15 206	43 196	19 391	10 196	6 146	19 442	38 286	4 837	2 201	187 970
<i>Всего костных остатков</i>	31 751	16 969	47 587	20 701	11 172	6 427	20 591	39 712	5 047	2 496	202 453

* Нерасчлененные отложения на уровне слоев 11 и 12

суставных бугров (как у бизона или яка) перетеканию нижнего эпифиза в диафиз, характерному строению суставных валиков и др. [Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980], эта кость принадлежит, скорее всего, туру. Такое определение подтверждается прямым сравнением этого образца с тремя пястными костями тура из местонахождений на реках Чумыш и Чик, а также из пещеры Фанатиков в Хакасии. Пясть принадлежала относительно некрупной особи, вероятно, самке. Ширина/поперечник дистального конца составляют 77/са41 мм. Для сравнения, ширина дистального конца у раннеголоценового тура с Варфоломеевской стоянки в степном Приволжье составляет 64,6–73,2–88,6 мм, n = 11 [Гасилин, Косинцев, Саблин, 2008]. В средне-верхнеплейстоценовых отложениях равнинной части юга Западной Сибири остатков тура пока не обнаружено. На этой территории он появляется только в раннем голоцене, вместе с исчезновением бизона [Пластеева и др., 2020].

Байкальский як *Poëphagus mutus baicalensis*. Единичная находка – погрызенный дистальный конец пястной кости (рис. 1, 8) обнаружен в слое 16. Пясть принадлежала крупной самке, по ширине дистального конца (71,5 мм) несколько превосходящей данные выборки самок байкальского яка из горных районов Южной Сибири и Монголии (63,5–67,35–69,7 мм, n = 12) [Васильев, 2021]. Остатки яка в южной галерее пещеры ранее были отмечены в слоях 11 и 12 (табл. 3). Основные местообитания байкальского яка находились на абсолютной высоте от 1 до 2 тыс. м. Крайняя малочисленность его остатков в отложениях Денисовой пещеры связана, скорее всего, с сезонными миграциями или с переходами с одного горного хребта на другой.

Бизон *Bison priscus*. Его остатки отмечены во всех стратиграфических подразделениях разреза, за исключением небольших по объему коллекций из слоев 18 и 19. Среди них преобладают (63 %) изолированные зубы и их обломки, в том числе со следами кислотной коррозии, а также мелкие кости дистальных отделов конечностей (28,6 %). На долю фрагментов крупных трубчатых костей приходится 4 %. Наиболее крупный образец – обломок диафиза бедренной кости длиной

188 мм – найден в слое 14, а целая *centrotarsale* – в слое 16. Два дистальных конца берцовой кости и еще одна центральнокубовидная кость обнаружены в нерасчлененных отложениях. Для позднеплейстоценовых бизонов Алтая характерны крупные размеры тела, не уступающие бизонам с территории Верхнего Приобья. По средним значениям промеров отдельных элементов скелета они практически идентичны, вместе с тем по ряду максимальных значений бизоны Алтая превосходят *Bison priscus* из равнинных популяций [Там же].

Дзерен *Procapra gutturosa* и сайгак *Saiga tatarica borealis*. Фрагментарные остатки этих двух видов антилоп найдены во всех слоях разреза (см. табл. 1, 3). Большинство костей дистальных отделов конечностей и изолированных зубов сильно повреждено кислотной коррозией, из-за чего около трети костных остатков антилоп не удалось определить до вида. Остатки дзерена представлены в отложениях намного чаще, чем сайгака. Количество костных остатков из слоя 11 дзерена превосходит сайгака в 15 раз, из слоев 12 и 13 – в 2,4 и 3,6 раза, а из слоев 16 и 17 – в 19–20 раз (табл. 3). В позднем плейстоцене на Алтае и в Забайкалье обитала особая форма дзерена, отличающаяся от современного *Procapra gutturosa* более мелкими размерами тела и укороченными костями дистальных отделов конечностей. При этом алтайские позднеплейстоценовые дзерены были немного крупнее забайкальских [Васильев, Клементьев, Кирилук, 2023].

Сибирский горный козел *Capra sibirica* и архар *Ovis ammon*. Их остатки наиболее многочисленны среди всех видов копытных и составляют 25,3 % от числа определяемых костей крупных млекопитающих. Количество костей сибирского козерога в среднем почти в 3,5 раза больше, чем архара. В целом среди них преобладают изолированные зубы и их обломки (58,5 %), мелкие кости дистальных отделов конечностей (36,7 %), менее представительны фрагменты крупных трубчатых костей (5 %). Большинство зубов (68 %) разъедено кислотной коррозией.

Анализ расширенной коллекции остатков крупных млекопитающих из южной галереи, включающей

помимо новых материалов находки 2017–2021 гг. (табл. 3), позволил проследить динамику изменений природной среды в окрестностях Денисовой пещеры во второй половине среднего и в верхнем плейстоцене. Виды млекопитающих были разделены на четыре биотопические группы: степные, лесостепные, лесные и скальные (рис. 2). Интразональные виды (лисица, серый волк, россомаха, пещерный лев, мамонт) при подсчетах не использовались.

Доля видов степных биотопов в период формирования слоев 11–13, 15 и 16 составляет 56,2–65,4 %. В слое 14 она сокращается до 48,6 %, в слое 17 – до 52,4%, а в слоях 18 и 19 – до 41,5 и 45,5 % соответственно. В то же время на долю обитателей лесных массивов (бобр, соболь, бурый медведь, рысь, косуля, лось, носорог Мерка) приходится в слое 15 – 13,2 %, в слое 17 – 12,5 %, а в слоях 18 и 19 она существенно возрастает до 33 и 25,6 % соответственно. Доля лесостепной компоненты (донской заяц, красный волк, кабаллоидная лошадь, марал) колеблется в слоях 11–15 и 18 от 6,5 до 13,2 %, а в слоях 16, 17 и 19 возрастает до 17,3–21,6 %. Доля представителей скальных биотопов (сибирский козерог, снежный барс, солонгой) в слоях 11–14 составляет 25–29 %, а в слоях 15–19 – снижается до 9,4–13,5 %.

Судя по составу мегафауны, наиболее холодные и аридные степные ландшафты получили распространение в период формирования слоя 12 в ермаковское время (МИС 4). В эту эпоху наблюдается максимальное увеличение степной и скальной биотопических групп при минимальном участии лесной

и лесостепной компоненты. Примечательно, что в это время максимального значения достигает также численность сайгака – обитателя аридных степных ландшафтов (табл. 3). Менее выраженное похолодание и остепнение территории отражает состав тафоценоза из слоя 16, формирование которого соответствует тазовской эпохе МИС 6. В казанцевское время МИС 5, когда накапливались слои 15–13, соотношение биотопических групп в целом мало отличается от состава фауны из слоя 11, формировавшегося в каргинскую эпоху МИС 3. Богатая и разнообразная териофауна из слоев 18 и 17 с относительным обилием остатков красного волка, крупной кабаллоидной лошади, косули, гигантского оленя, дзерена, присутствием носорога Мерка при заметном сокращении численности остатков пещерной гиены отмечена для ширтинского межледниковья МИС 7. Сходные условия характерны для эпохи накопления слоя 19 на рубеже тобольского и самаровского времени МИС 9–8.

Таким образом, анализ остатков крупных млекопитающих позволяет предположить, что во второй половине среднего и в верхнем плейстоцене в окрестностях Денисовой пещеры сохранялась характерная для горной страны мозаичность ландшафтов. Степные и лесостепные ландшафты, поддерживаемые в т.ч. интенсивным выпасом крупных стадных копытных, занимали более половины территории в периоды как климатических оптимумов, так и похолоданий. В то же время участки лесной растительности, даже в периоды их наибольшего распространения, занимали, видимо, менее трети окрестных ландшафтов.

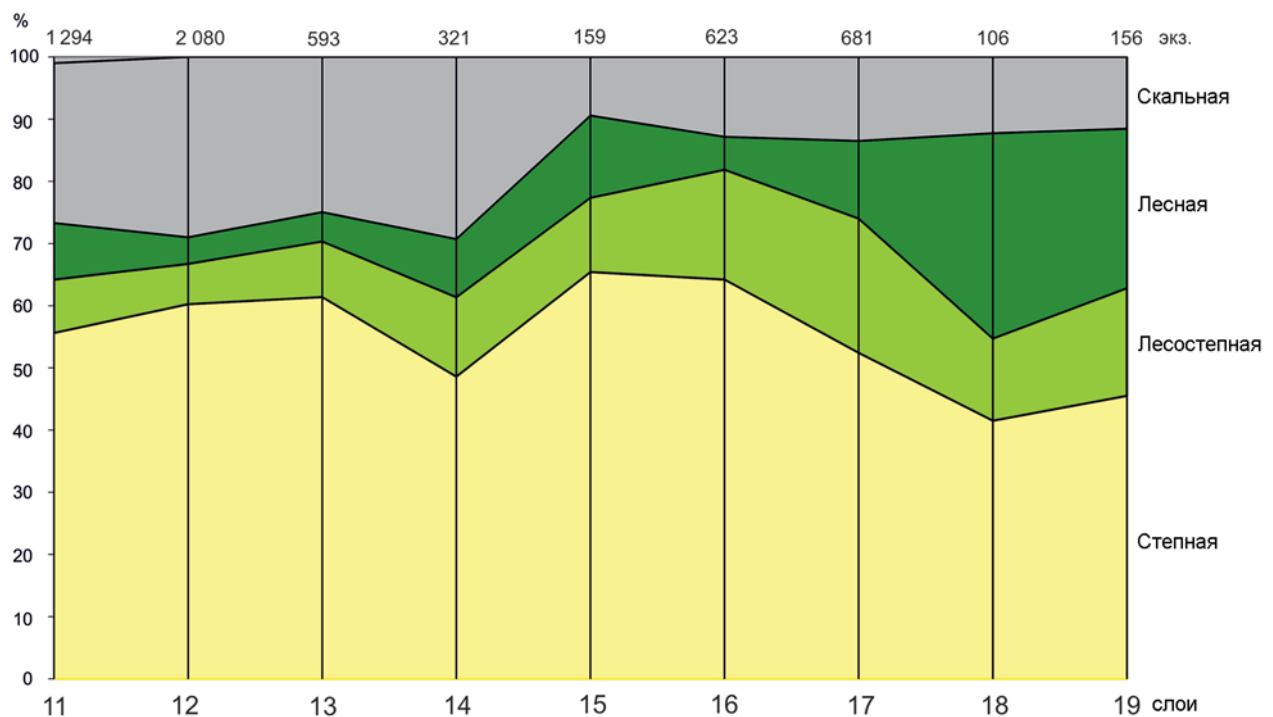


Рис. 2. Распределение костных остатков крупных млекопитающих разных биотопических групп по слоям плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры, коллекция 2017–2024 гг.

Исследование выполнено за счет гранта РФФИ № 24-18-00069, <https://rscf.ru/project/24-18-00069/>.

Список литературы

Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К. Палеобиологическая история позднекайнозойских быков Кавказа. – Тбилиси: Медниереба. – 1980. – 91 с.

Васильев С.К. Остатки байкальского яка (*Poehpagus mutus baikalensis* N. Verestchagin, 1954) из позднеплейстоценовых местонахождений Южной Сибири // Труды Зоологического института РАН. – 2021. – Т. 325, № 4. – С. 384–408. – doi:10.31610/trudyzin/2021.325.4.384

Васильев С.К., Клементьев А.М., Кирилюк В.Е. Дзерен (*Procapra* cf. *gutturosa* Pallas, 1777) в плейстоцене Забайкалья и Алтая // Труды Зоологического института РАН. – 2023. – Т. 327, № 2. – С. 202–225. – doi:10.31610/trudyzin/2023.327.2.202

Гасилин В.В., Косинцев П.А., Саблин М.В. Фауна неолитической стоянки Варфоломеевская в степном Поволжье // Фауна и флора Северной Евразии в позднем кайнозое. – Екатеринбург; Челябинск: Рифей, 2008. – С. 25–100.

Пластева Н.А., Гасилин В.В., Девяшин М.М., Косинцев П.А. Голоценовое распространение и вымирание копытных в Северной Евразии // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99, № 5. – С. 554–568. – doi:10.31857/S0044513420050104

Fernández-Jalvo Y., Andrews P. Atlas of Taphonomic Identification. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. – N. Y.; L.: Springer, 2017. – 359 p.

Merriam J.C., Stock G. The Felidae of Rancho La Brea. – Washington: Carnegie Inst., 1932. – 232 p.

Burchak-Abramovich N.I., Vekua A.K. Paleobiologicheskaya istoriya pozdnokainozoiskikh bykov Kavkaza. Tbilisi: Metsniereba, 1980. 91 p. (In Russ.).

Fernández-Jalvo Y., Andrews P. Atlas of Taphonomic Identification. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. N. Y.; L.: Springer, 2017. 359 p.

Gasilin V.V., Kosintsev P.A., Sablin M.V. Fauna neoliticheskoi stoyanki Varfolomeevskaya v stepnom Povolzh'e. In *Fauna i flora Severnoi Evrazii v pozdnem Kainozoe*. Ekaterinburg; Chelyabinsk: Rifei, 2008. P. 25–100. (In Russ.).

Merriam J.C., Stock G. The Felidae of Rancho La Brea. Washington: Carnegie Inst., 1932. 232 p.

Plasteeva N.A., Gasilin V.V., Devyashin M.M., Kosintsev P.A. Holocene distribution and extinction of ungulates in Northern Eurasia. *Zoologicheskii Zhurnal*, 2020. Vol. 99, No. 5. P. 554–568. (In Russ.). doi:10.31857/S0044513420050104

Vasiliev S.K. Remains of the Baikal yak (*Poehpagus mutus baikalensis* N. Verestchagin, 1954) from Late Pleistocene localities of Southern Siberia. *Trudy Zoologicheskogo instituta*, 2021. Vol. 325, No. 4. P. 384–408. (In Russ.). doi:10.31610/trudyzin/2021.325.4.384

Vasiliev S.K., A.M. Klementiev A.M., Kirilyuk V.E. Mongolian gazelle (*Procapra* cf. *gutturosa* Pallas, 1777) in the Pleistocene of Transbaikalia and Altai. *Trudy Zoologicheskogo instituta*, 2023. Vol. 327, No. 2. P. 202–225. (In Russ.). doi:10.31610/trudyzin/2023.327.2.202

Васильев С.К. <https://orcid.org/0000-0002-6883-7900>

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

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

Дата сдачи рукописи: 24.10.2024 г.