

*На правах рукописи*

КИРИЛЛОВА Ирина Владимировна

**ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИНФОРМАТИВНОСТЬ  
НЕИНСИТНЫХ ОСТАТКОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ  
МАМОНТОВОЙ ФАУНЫ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ**

**1.6.14. – Геоморфология и палеогеография**

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата географических наук

Москва – 2022

Работа выполнена в лаборатории эволюционной географии  
Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Институт географии Российской академии наук (г. Москва)

**Научный руководитель:** Янина Тамара Алексеевна, доктор географических наук, старший научный сотрудник, ведущий научный сотрудник лаборатории эволюционной географии ФГБУН Институт географии Российской академии наук (г. Москва)

**Официальные оппоненты:** Бородин Александр Васильевич, доктор биологических наук, доцент по специальности экология, зав. лабораторией филогенетики и биохронологии ФГБУН Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (г. Екатеринбург);

Руденко Ольга Владимировна, кандидат географических наук, доцент, доцент кафедры географии, экологии и общей биологии ФГБОУ ВО Орловский государственный университет им. И.С. Тургенева (г. Орел)

**Ведущая организация:** ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва)

Защита диссертации состоится 7 октября 2022 г. в 11:00 час. на заседании Диссертационного совета 24.1.049.02 в ФГБУН «Институт географии РАН» по адресу: 119017 Москва, Старомонетный пер., 29, стр. 4.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке и на интернет-сайте Института географии РАН:

<http://www.igras.ru/defences>

Автореферат разослан « » « » 2022 г.

Отзывы в 2–х экземплярах, заверенные печатью учреждения, просим направлять по указанному адресу Учёному секретарю Диссертационного совета и по E-Mail [d00204603@igras.ru](mailto:d00204603@igras.ru)

Ученый секретарь  
диссертационного совета 24.1.049.02,  
кандидат географических наук



Е.А. Белоновская

## ВВЕДЕНИЕ

### Актуальность работы

Несмотря на относительно хорошую изученность природной обстановки позднего плейстоцена (Герасимов, Марков, 1939, 1941, 1960; Марков, Величко, 1967; Величко, 1973, 1980, 2012; Evolution of the European Ecosystems..., 2019), её реконструкции, динамика численности и ареалы основных представителей мамонтовой фауны, а также временные рамки их существования нуждаются в дальнейшем уточнении, что показано последними работами (например, Kosintsev et al., 2019, 2020; Шпанский, Боескоров, 2018 и др.). Чаще работа ведётся с находками *in situ* (лат. — «на месте»), обнаруженными в месте их захоронения, информативными и надёжными при палеорекострукциях. Одновременно с этим известно большое количество не привязанных к разрезам (= неинситу) остатков крупных млекопитающих, которые специалисты используют в основном как вспомогательный материал при исследованиях. Их включают в статистические данные, но не опираются на них как на важный источник информации.

Актуальность данного исследования заключается в развёрнутом доказательстве ценности и информативности неинситу остатков млекопитающих и в палеогеографическом, и в палеобиологическом отношении при комплексном подходе к их изучению.

**Объектами исследования** являются обнаруженные вне геологического контекста, неинситу остатки крупных представителей мамонтовой фауны С-В России (п-в Таймыр Красноярского края, Республика Саха (Якутия) и Чукотский автономный округ): пещерного льва *Panthera leo spelaea* Goldfuss, 1810, шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), носорога Мерка *Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger, 1839, древнего бизона *Bison priscus* Vojanus, 1827, гигантского *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1799), благородного *Cervus elaphus* Linnaeus 1758 и северного *Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758 оленей и некоторых других видов. Основной источник материала – коллекция Национального альянса Шидловского «Ледниковый период», г. Москва.

**Основная цель** работы – разработка методики и на её основе реконструкция среды обитания мегафауны позднего плейстоцена северо-восточной Азии на основе изучения их неинситуальных остатков и сопутствующих источников информации (включённых грунта, органических остатков,  $^{14}\text{C}$  возраста, состава стабильных изотопов, тафономии и т.д.). Для её достижения поставлены и решены следующие **задачи**:

1. Разработать методику комплексного изучения неинситуальных остатков крупных млекопитающих, оценить перспективы её использования для установления стратиграфического контекста и геологического возраста; показать значимость и возможности использования подъёмного материала для палеогеографических реконструкций

2. На ряде модельных объектов (ключевых образцов) непосредственно реконструировать условия обитания крупных млекопитающих путём комплексного изучения этих объектов и сопутствующих источников информации. Выявить и изучить характеристики палеосреды в местах находок, мало используемые при масштабных реконструкциях;

3. На основании анализа неинситуальных данных определить ранее неизвестные адаптации шерстистого мамонта, древнего бизона и пещерного льва к условиям жизни на С-В Азии в позднем плейстоцене.

4. Выявить и объяснить ранее не исследованные тафономические особенности остатков млекопитающих (мокрое озоление) и известные признаки (вивианитизация, прокрашенность солями металлов), указывающие на условия и время захоронения;

5. Расширить возможности применения редко используемых (например, экскременты мамонта) источников палеогеографической информации и введение в практику исследований новых источников информации (шерсть крупных млекопитающих).

**Научная новизна работы** заключается: (1) в разработке комплексной методики изучения неинситуальных остатков млекопитающих, которая может быть применена также и для остатков, имеющих стратиграфическую привязку. (2) В выявлении новых признаков адаптации крупных плейстоценовых млекопитающих, возникающих в ответ на изменения среды в позднем плейстоцене, в том числе: выявление промежуточного

этапа эволюционного развития мамонта на пути уменьшения размеров на континенте в ответ на уменьшение пространства ресурсов; соотнесение признаков/маркеров стресса на метаподиях древнего бизона с условиями среды обитания; доказательство связи процессов мокрого озоления и вивианитизации остатков млекопитающих со сравнительно тёплыми климатическими условиями в момент жизни животных и захоронения их остатков.

В результате проведённого исследования получены следующие **новые для науки результаты**:

1. Расширены представления о хронологических рамках и географии носорога Мерка. Установлено, что экологические условия позднего плейстоцена в высоких широтах Азии были более благоприятны для него, чем это считалось ранее.

2. Выявлена высокая информативность ископаемой шерсти крупных млекопитающих для палеоэкологических и тафономических реконструкций.

3. Показана информативность мало изучаемых экскрементов мамонта для палеоэкологии и биологии вида.

4. Впервые показано, что в термохронах позднего плейстоцена имело место непирогенное обугливание костей, как и отложение вивианита на остатках млекопитающих.

5. Установлена связь между формированием маркеров стресса на метаподиях бизона – показателями высокой нагрузки – и условиями среды: приспособлении к движению по твёрдому субстрату и насту, столкновения с членами стада.

6. По материалам с побережья Восточно–Сибирского моря впервые установлена континентальная мелкая форма шерстистого мамонта; палеогеографические реконструкции позволяют увязать ее формирование с адаптацией к изменению среды в МИС 5е.

**Теоретическая значимость.** На основе новой информации расширены и детализированы реконструкции палеосреды и биологии ряда видов мамонтовой фауны высоких широт с-в Азии. Обоснован алгоритм комплексного анализа неинситу остатков.

**Практическая значимость.** Полученные результаты могут быть использованы при реконструкции адаптаций к среде у крупных млекопитающих мамонтовой фауны. Результаты диссертации позволяют актуализировать студенческие курсы в профильных вузах. Некоторые выявленные тафономические

признаки у подъёмных остатков позволяют предположить их исходное положение в разрезе и время захоронения.

**Степень достоверности результатов.** Степень достоверности полученных данных определяется значительным объёмом исследованного материала, комплексным подходом и взаимопроверяемостью результатов, полученных разными методами, сочетанием традиционных и современных методов анализа. Проверка достоверности результатов неоднократно осуществлялась в процессе апробации, включая публикации в ведущих международных специализированных журналах, где они прошли рецензирование специалистами высокого уровня.

### **Положения, выносимые на защиту**

1. Неинситуальные остатки крупных млекопитающих, включающие грунт и органические материалы, при комплексном подходе являются ценным источником палеогеографической информации и стратиграфического контекста.

2. Промежуточная форма шерстистого мамонта с чётко выраженными морфологическими чертами («полукарлики») как результат незавершённого процесса дворфизации образовалась на континентальном побережье Восточно-Сибирского моря в «тёплую» стадию МИС 5е в результате изменения среды обитания (сокращение пространства ресурсов). Уменьшение размеров зубов мамонта ускорялось за счёт утраты дентиново-эмалевых пластин, чему способствовала структура зуба. На островах в других регионах этот процесс приводил к образованию карликовых форм.

3. Остатки млекопитающих из межледниковых и межстадиальных отложений верхнего плейстоцена нередко несут тафономические отличия от таковых из отложений криохрона: непирогенное обугливание, вивианитизация, прокрашенность твёрдых тканей солями Fe и Mn.

4. Метаподии позднеплейстоценовых бизонов, при «здоровом» состоянии компактны и малой доле патологических изменений, предполагающих благополучие организма в целом, указывают на адаптацию к открытой среде обитания и высокую активность через следы интенсивных нагрузок (стрессов).

5. Шерсть мамонта и других видов из мёрзлых пород, будучи сорбентом органических остатков, является ценным источником информации о палеосреде. Равно как экскременты

служат архивом информации не только по диете и среде, но также по биологии (потребность в минералах, болезни), и о других организмах (позвоночные, беспозвоночные, бактерии).

**Личный вклад автора.** Автор лично изучил все представленные в работе образцы традиционными методами исследования: сравнительно-морфологическим, морфометрическим и методом регистрирующих структур (РС), подбирая материал, осуществлял отбор проб для разных видов анализа, координировал выполнение исследований, обобщал результаты всех соавторов.

**Апробация работы.** Результаты работы представлены на конференциях: «Динамика экосистем в голоцене» (Москва, 2006); 16th ICBS (Slovakia, 2009); INQUA-SEQS Conference (Ростов-на-Дону, 2010); Vth International Conference on Mammoths and their Relatives (Le Puy-en-Velay, 2010); Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий», IX Съезд Териологического общества (Москва, 2011); VIth International Conference on Mammoths and their Relatives (Greece, 2014); X Всероссийское совещание «Фундаментальные проблемы квартера» (Москва, 2017); заседание Учёного совета ИПЭЭ РАН к 80-летию А.В. Шера (М., 11.2019); 67 сессия ВПО (М., 2021) и др.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из Введения, 5 глав, Заключения, Списка литературы, Приложений. Общий объём – 192 страницы. Основная часть изложена на 144 страницах. Работа иллюстрирована 31 рисунком (+ 15 в Приложении) и 4 таблицами (+ 3 в Приложении). Список литературы включает 450 названий, в т.ч. 204 на иностранных языках.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 42 работы (2012-2021), из них в журналах по списку ВАК 30, основные приведены в конце Автореферата.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность преподавателям Географического факультета МГУ, сформировавшим географическое и экологическое мировоззрение; своим учителям в палеобиологии В.П. Данильченко и В.Е. Гарутту; Ф.К. Шидловскому за многолетнее сотрудничество и его коллекцию, с которой работал как хранитель и исследователь; руководителю диссертации Т.А. Яниной и научному консультанту А.Ю. Пузаченко, а также О.К. Борисовой, О.Г. Заниной и А.В.

Панину за терпение и доброжелательность при обсуждении разных вопросов; коллегам, с которыми обсуждала работу на разных стадиях её готовности; соавторам, российским и иностранным, которые разными методами сделали исследования объёмными и разносторонними, особенно О.Ф. Чернову, интенсивная работа с которой во многом обеспечила выполнение задач исследования; сотрудникам Зоомузея МГУ за доступ к коллекциям; Г.П. Гончаровой и П.Е. Колесникову за техническую помощь; Е.М. Тесаковой, инициировавшей работу. Сердечная благодарность близким за поддержку.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

**Глава 1.** Обзор литературы: состояние изученности палеосреды и мамонтовой фауны Северо-Востока Азии

В Главе 1 рассмотрена изученность палеосреды и мамонтовой фауны региона и основные природные архивы. Регионы сбора изученных остатков древних млекопитающих находятся в высоких широтах азиатской части России, севернее широты Северного Полярного Круга ( $66^{\circ}33'44''$ ). Согласно физико-географическому районированию (Физическая география СССР, 1978), для территории характерен резко континентальный климат, обусловленный расположением в пределах арктического и субарктического климатических поясов, малое количество осадков (200–250 и менее мм в год), среднегодовыми температурами ниже  $-10^{\circ}$ . Суровый климат обуславливает сплошное развитие многолетней мерзлоты, оказывающей существенное влияние на формирование рельефа (криогенный, сочетающийся с аллювиальным и др.) и ландшафтов. Наиболее распространены едомные комплексы, покровные верхнеплейстоценовые тонкодисперсные льдистые отложения. Растительность арктической тундры состоит в основном из низких кустарников, кустарничков, ассоциаций травяного и мохово-лишайникового покрова, с локальным распространением деревьев.

Поздний плейстоцен характеризовался существенными изменениями климата и природной среды, с большой амплитудой климатических колебаний, нарастающим похолоданием и чередованием холодных стадиалов и относительно тёплых интерстадиалов, что сопровождалось изменениями ландшафтов,



состава флоры и фауны (Величко и др., 1968; Величко, 1973); в максимум последнего оледенения (МИС 2) эвстатический уровень мирового океана опускался до отметки ниже  $-125$  м, приведя к осушению арктического шельфа (Atlas of Paleoclimates and Paleoenvironments of the Northern Hemisphere 1992; Sher et al., 2005) и расширению на север потенциальной области обитания мамонтовой фауны. Стадии МИС 4 и, особенно, МИС 2 отличались холодными условиями и расширением открытых ландшафтов (Астахов, 2006). В последнее, казанцевское межледниковье (МИС 5e, 130–112 тыс. лет назад), средняя температура июля в северной Сибири превышала современную до  $10^{\circ}$  (Frenzel et al., 1992).

Сохранившиеся в мёрзлых отложениях кости, скелеты и трупы несут ценную информацию о самих животных, биоте в целом и окружающей среде. За прошедшие почти 300 лет с публикации первой научной статьи по мамонту (Татищев, 1725) от чисто описательных работ исследователи пришли к анализу природной среды плейстоцена в целом. Однако исследования касаются преимущественно инситу находок.

Неинситу находки, помимо музейной востребованности, ценны при изучении инситу материалов как вспомогательные, но в ряде случаев – как основные источники информации, как было с врангелевскими мамонтами (Vartanyan et al., 1993, 2008). Примером является также труп мамонтёнка «Люба», найденный вдали от разрезов и изученный комплексом методов (Косинцев и др., 2010). Изучение серийных материалов с п-ова Быковский позволило выделить группы образцов по надёжности привязки к обнажению, при контроле  $^{14}\text{C}$  датирования, и по сохранности (Кузнецова и др., 2019). Хотя любые обнаруженные остатки исследователи измеряют, фотографируют и приобщают к общему массиву данных, учитывая статистически, значительная часть информации по объектам обычно остаётся за пределами внимания. В этой работе мы расширяем методологию изучения подъёмного материала и рассматриваем последний как самостоятельный источник палеогеографической информации.

## **Глава 2. Материалы и методы исследования**

Во второй главе приведена характеристика изученных материалов и методов исследования.

## Материалы и территория сборов

Изучены неинсцитные черепа, кости, скелеты, труп, зубы, кератиновые производные кожи, экскременты и др. представителей мамонтовой мегафауны: пещерного льва, шерстистого носорога, носорога Мерка, древнего бизона, лося, гигантского, благородного и северного оленей, шерстистого мамонта и др., собранных местными жителями, от нижнего течения р. Яна до устья р. Раучуа (Рис. 1). Обработано 315 образцов и свыше 257 проб из научной коллекции Национального альянса Шидловского «Ледниковый период» (г. Москва).



Рис. 1. Места находок ключевых образцов

Комплексом методов изучены следующие остатки крупных млекопитающих, включённые в них грунт и органические остатки:

- (1) *Череп носорога Мерка* с р. Чондон (образец F-4160).
- (2) *Экскременты мамонта* (F-552; F-3447) с рр. Индигирка и М. Анюй.
- (3) *Зубы мамонта последней смены* (F-3327, F-3326 и др.) с побережья Восточно-Сибирского моря между устьями рр. Алазея и М. Куропаточья (далее «алазейские мамонты»).

- (4) *Череп, нижняя челюсть и рога шерстистого носорога* с р. М. Куропаточья (F-506–F-509).
- (5) *Шерсть мамонта* с р. Б. Чукочьа (F-2362).
- (6) *Скелет пещерного льва* с р. М. Анюй (F-2678).
- (7) *Труп древнего бизона с реки Раучуа* (F-3246).
- (1 – 7) *Метаподии древнего бизона* с Приморских низменностей.

#### Методы изучения образцов

При изучении ископаемых остатков млекопитающих применён комплексный подход. В работе использованы результаты следующих методов исследований остатков млекопитающих и включённых в них материалов: морфологический и морфометрический для идентификации и сравнения объектов; метод регистрирующих структур Г.А. Клевезаль для определения возраста и биологического статуса; палеоботанические методы для реконструкции флоры и среды обитания (15 проб), палеоэнтомологический (2), гранулометрический (5) для определения состава и генезиса осадков; анализ палеодНК (6), метод стабильных изотопов (С, N, H, O) для анализа диеты, палеотемператур и сезона: свыше 200 проб. Геологический возраст образцов определён  $^{14}\text{C}$  методом (19 проб) или косвенно, по методу совмещённых ареалов палеоботанического анализа, на основе региональных стратиграфических схем рыхлых отложений (Gibbard, West, 2000). Микроструктура шерсти/перьев, следы на эмали зубов исследованы методом сканирующей электронной микроскопии СЭМ (4) в ИПЭиЭ РАН. Палеоботанические исследования (спорово-пыльцевой, фитоолитный, тканевый, макроостатков, совмещённых ареалов: (15 проб) выполнены в: 1) Aix Marseille Université, CNRS, Франция, 2) Институте физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, 3) Институте экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург и 4) Институте географии РАН, Москва. Анализ радиоактивных и стабильных изотопов выполнен в: 1) Groningen, Netherlands, 2) Australian Nuclear Science and Technology Organisation, 3) Институте географии РАН, Москва, 4) Институте экологии и эволюции РАН, Москва, 5) Geology and Geochemistry cluster, Vrije Universiteit (VU), Амстердам, 6) Институте географии РАН, Москва. Инфракрасная спектрофотометрия (5 проб)

проведена в Российском центре судебно-медицинской экспертизы, Москва. Анализ палеодНК выполнен в University of California, США и Институте химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН, Новосибирск.

**Глава 3.** Результаты изучения неинситуальных позднеплейстоценовых остатков млекопитающих Северо-Востока Азии

*Ануйский лев.* Размерами несколько мельче, чем пещерные львы Западной Европы.  $^{14}\text{C}$  возраст запредельный. Анализ изотопов  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  предполагает питание мясом крупных копытных, прежде всего бизона и лошади.

*Чондонский носорог (ЧН).* Микроследы на эмали зубов ЧН свидетельствуют о питании травянистым и древесно-кустарниковым кормом; предполагаемый (45–70 т.л.) возраст вызвал дискуссию (Гл. 5).

*Бизон с реки Раучуа.*  $^{14}\text{C}$  дата около 9 т.л. Пропорции костей отличаются от пропорций других бизонов Северо-Востока России относительной грацильностью. По мтДНК отнесён к новой кладе.

*Метаподии (МП)* ископаемых бизонов. Впервые изучены маркеры стресса на МП древних бизонов: контрфорсы на плюснах (МТ, Рис. 2) положительно увязанные с возрастом, весом, чаще отмечаемые у самок как следствие беременности, и периоститы, развитые почти на всех МП, чаще у самцов, как следствие большей двигательной активности и агрессии по отношению к членам стада.



Рис. 2. Контрфорсы на МТ бизона.

*Алазейские мамонты.* По частоте пластин и толщине эмали зубов они близки к сибирским мамонтам МИС 3, но  $^{14}\text{C}$  даты запредельные. Отличие от голоценовых мамонтов о-ва Врангеля – в более толстой эмали и, главное, в меньшем числе пластин. Образцы восполняют отсутствие материалов по континентальным верхнеплейстоценовым мамонтам региона и показывают уменьшение размеров у регионально обособленной группы. Мы полагаем, что у алазейских мамонтов шёл процесс дворфикации, который остался не завершённым. По микростиранию эмали в рацион входили и травянистые растения, и ветви кустарников и деревьев. Согласно  $\delta^{18}\text{O}$  сигналу в эмали зуба F-3327, мамонт жил в межледниковых условиях.

*Экскременты мамонта.* Скопления экскрементов приурочены к древним пастбищам в понижениях рельефа с луговой растительностью (аласах), где были благоприятные условия и для захоронения.  $^{14}\text{C}$  образца F-522 – около 42 т. лет (MIS 3); образец F-3447 > 45000 лет.

*Морфоадаптации шерсти* крупных млекопитающих. Выявлены адаптационные признаки шерсти льва и бизона. Пещерный лев имел разнообразные хорошо дифференцированные волосы, включая четыре типа защитных волос (как у современного льва) и два типа пуховых. Функция шёрстного покрова сдвинута в сторону защиты от внешних воздействий, при увеличенной доле подшёрстка. При общем сходстве строения волосяного покрова древнего бизона, рецентных бизона, зубра и быка первый обладал более плотной и сильнее дифференцированной шерстью. Особенно сильно была развита подпушь. У исследованных представителей крупных бовид наиболее крупные и складчатые чешуйки имел ископаемый бизон.

*Обугленные остатки* крупных млекопитающих. ИКС (инфракрасные спектры) тканей показали хорошую сохранность всех трёх групп амидов, отсутствие липидов, заметную деструкцию неорганической части, особенно ортофосфатов. В криминалистике это признаки кислотного озоления.  $^{14}\text{C}$  возраст обугленных черепов бизона (ок. 37 т.л.), льва (ок. 25 т.л.) и носорога (ок. 40 т.л.) соответствует «тёплым» эпизодам МИС 3.

#### Глава 4. Результаты изучения грунта, заполнявшего остатки млекопитающих

В главе 4 приведены результаты исследования (1) гранулометрического состава грунта из мозговой камеры черепов пещерного льва F-4299, шерстистых носорогов F-506 и F-61 и полостей зуба мамонта F-3327. (2) палеоботанических остатков из грунта тех же образцов, кроме F-4299, (3) органических остатков из шерсти мамонта F-2362, из зубов носорога F-4160 и содержимого желудка бизона с р. Рауча F-3246. Замкнутость полостей зубов и черепов доказывает, что грунт в них является частью исходных вмещающих отложений.

Грунт из черепов F-4299, F-506 и F-61 (Рис. 3) имеет сходные гранулометрические спектры, с пиком на фракции крупного алеврита (10 – 50  $\mu\text{m}$ ), около половины осадка; на весь алеврит приходится до 2/3 осадка. Состав аналогичен едому и пойменному аллювию, второе более вероятно, учитывая включения водных организмов.

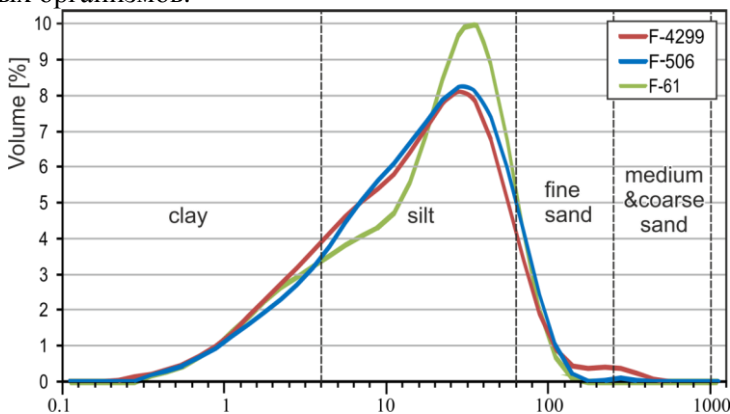


Рис. 3. Гранулометрические спектры

#### Характеристика органических включений

*Череп чондонского носорога Мерка.* Преобладает растительный детрит, забивший полости зубов, многочисленны остатки коры веток лиственницы. Судя по малой ширине годовых колец, деревья росли в неблагоприятных условиях, с коротким и холодным вегетационным периодом. Определены остатки мхов и злаков.

*Череп шерстистого носорога из торфяного слоя.* Пыльца деревьев и кустарников в торфянистом мелкозёме из полости черепа F-61 составляет 45% наземных растений, трав и кустарничков 48%. Доля лиственницы до 5%. Среди травянистых преобладают осоки и злаки.

*Остатки шерстистого носорога из низовьев р. М. Куропаточья*

Пыльца древесных пород составляет треть всей пыльцы и спор наземных растений, доля деревьев (в основном *Betula sect. Albae*) 10%. Среди кустарниковых форм преобладают ольха, берёза и виды ив. Доля трав и кустарников 63%, преобладают злаки и полыни, заметна доля осоковых, гвоздичных и камнеломковых. Травянистые растения представляют более 15 семейств. Спор 7%, преобладает сфагнум, заметна доля печёночника. Существенная доля спектра приходится на обитателей луговых сообществ. Обнаружены редкая пыльца водных и прибрежных растений, талломы зелёных водорослей, спикулы губок, створки диатомей, споры грибов.

*Состав пищевого кома из желудка бизона с р. Раучуа*

Преобладают остатки осок и луговых злаков; кроме них, отмечены багульник, вахта, сабельник болотный, лютик и хвощ. Комплекс микрофоссилий включает большое количество фитоцитов (553–620), ткани мха и кустарников, слепки кутикулы трав и кустарников, эпидермис травы и осоки, эпидермис со стомой и целые раковины диатомовых водорослей. Остатки древесных растений не обнаружены. О низкорослости растений свидетельствуют мелкие размеры фитоцитов. Мхов до 50% среди фитоцитов, которых бизоны обычно избегают. Вероятно, бизон захватывал их попутно.

*Алазейский мамонт.* Пыльца древесных форм составляет до 29% СПС, травянистых до 76%, спор до 5%. Доля лиственницы, до 7%, с учётом её неустойчивости к разрушению, свидетельствует о её значительном присутствии в растительных сообществах, наряду с берёзой. Споры и пыльца очень многообразны, включают многие луговые, болотные и прибрежные виды лесной зоны; ареалы некоторых видов в настоящее время расположены гораздо южнее. Спикулы пресноводных губок, створки диатомей свидетельствуют о формировании отложений в водной среде. Болотные и водные

зелёные мхи родов *Drepanocladus* и *Hylocomium* маркируют повышенное количество растворённых в воде минеральных веществ. Раковины амёб рода *Diffugia* указывают на заболоченность.

*Экскременты мамонта.* Образцы состояли в основном из полупереваренных растений. Образец F-552 включал оторфованный алеврит; остатки растений коричневатого цвета; жуков и эфиппии дафний, а также крупные фрагменты слизистой ЖКТ. В обоих образцах доминируют злаки, менее многочисленны осоки, кустарничковые ольха и берёза. Определены мезофитные растения тундровых луговых сообществ с умеренным увлажнением, типично степные растения не отмечены. Образец F-3447 содержал перья птиц.

*Органические включения из шерсти мамонта с р. Б. Чукочья*

Крупные колтуны шерсти мамонта были насыщены растительным детритом, включали перья птиц, волосы бизона и носорога, остатки жуков и ракообразных. Макроостатки растений представлены в основном злаками, преобладал дикий ячмень *Hordeum brevisubulatum*, доминирующий на современных аласных лугах Колымы. Присутствуют трёхреберник, маревые, спорыш и лапчатка, индикаторы нарушенных участков и береговых склонов. Водные растения представлены обитателями мелководья. Кустарники были широко распространены в пойме (ольха *Alnus fruticosa*) и на водоразделах (карликовые ивы рода *Salix*). Многочисленны эфиппии и нижние челюсти дафний. Разный <sup>14</sup>C возраст шерсти (запредельный), растительных остатков (13 тыс.лет) и перьев (4 тыс. лет.) предполагает сложную историю, один из возможных сценариев представлен в Главе 5.

**Глава 5.** Реконструкция палеоэкологических обстановок и тафономических условий по изученным образцам

В Главе 5 сделаны методические обобщения по работе с неинсцитным материалом и приведены палеоэкологические выводы по временным срезам некоторых участков с-в Азии по результатам изучения ключевых образцов и объединения результатов исследования остатков млекопитающих и включённых материалов. При выполнении палеореконструкций соблюдена определённая этапность работы, которую можно представить и как методические



рекомендации при изучении неинситуального материала. Приведена классификация информационной насыщенности образцов.

Благодаря находке *носорога Мерка* за пределами Полярного Круга на р. Чондон, севернее ранее реконструированного ареала, восстановлена палеосреда палеонтологически малоизученного региона. Пастбища включали луга со злаково-разнотравно-моховыми ассоциациями и редкие лиственничники. Диета была смешанная, травянисто-веточная. Последняя трапеза включала ветки лиственницы. Небольшой годовой прирост её веток свидетельствует о неблагоприятных климатических условиях, аналогичных современным. Приведена дискуссия о возрасте ЧН.

Остатки растений из *эксскрементов мамонта* указывают на злаково-разнотравные и осоковые тундровые сообщества с карликовыми кустарниками. Пастбищные угодья включали также мелкие озёра с околородными растениями, заросли карликовых кустарников и злаковники на склонах, пойму и понижения рельефа с луговой растительностью. Присутствие крупных фрагментов слизистых тканей в образце F-552 предполагает заболевание ЖКТ, подтверждаемое повышенным содержанием ДНК клостридий. Включение глинистых частиц предполагает намеренную литофагию, вызванную потребностью в минеральных веществах. Эфиппии дафний, насекомые, птичьи перья в эксскрементах мамонта дополняют представления о пастбищах и среде позднего плейстоцена.

Растительность, окружавшая *алазейских мамонтов* на побережье Восточно-Сибирского моря, состояла из лиственничных и берёзовых лесов с кустарниковыми формами ольхи, березы и ивы, стланиками сосны, можжевельника и рододендрона; влажных лугов со злаковым разнотравьем, травяных и моховых болот. Осадконакопление шло в прибрежной части озера, судя по остаткам водных организмов. Метод ареалов по современным растениям (чьё распространение контролирует климат) оценивает превышение температуры июля над современной минимально на 8° С. По стабильным изотопам, превышение достигало 11°. Это соответствует условиям последнего межледниковья позднего плейстоцена (МИС 5е).

### Среда обитания *носорога из низовья р. М. Куропаточья*

Состав грунта, пыльца водных растений и водные организмы указывают на флювиальный генезис вмещающих отложений. СПС указывает на присутствие южной (кустарниковой) тундры и березовой лесотундры, местами с небольшим участием лиственницы. В зоне тундры, даже в самой южной ее полосе, такое разнообразие разнотравья существует только на пойменных лугах. Травяные и моховые болота также были широко распространены. Климатические условия несколько теплее современных (потепление интерстадиального ранга).

Согласно содержанию желудка, *голоценовый бизон* с р. Раучуа пасся на мезофитных лугах с преобладанием осоки и злаков и на относительно осушенных землях с растительностью, состоящей из разнотравья, осок и полукустарников, кустов ив, карликовых берез. Основными летними пастбищами у раннеголоценового бизона Чукотки были влажные несколько угнетённые осоково-злаковые луга со смешанным травостоем и кустарниками. В целом состав растительных сообществ схож с современными. Среда обитания *анюйского льва* может быть реконструирована через состав добываемых жертв. Основной пищей были, очевидно, бизоны и лошади, обитатели открытых пространств. О суровых условиях обитания свидетельствует специфическое строение и структура шерстного покрова, обеспечивающие защиту от холода и механического воздействия.

Органические *остатки из шерсти мамонта* с р. Б. Чукочьа включали растительный детрит, остатки дафний, перья птиц и т.д. В составе растительных сообществ присутствовали злаки, осоки и разнотравье; лесные сообщества не были распространены. Комплексное исследование колтунов мамонтовой шерсти с Б. Чукочьа предполагает нескольких стадий формирования тафоценоза и развития окружающей среды (Рис. 2). Наиболее значимая стадия ландшафтных изменений произошла на границе MIS 2 – MIS 1: массовое образование термокарстовых озёр, накопление в них органических остатков; развитие луговых сообществ в аласах.

*Обугленность* образцов F-509 и др. указывают на мокрое озоление, для которого, как и для вивианитизации, необходимо обилие органики, влага и тепло. СПС грунта из черепа показывает

наличие относительно теплолюбивых растений, подразумевая раннюю, согласно  $^{14}\text{C}$ , «тёплую» фазу МИС 3.

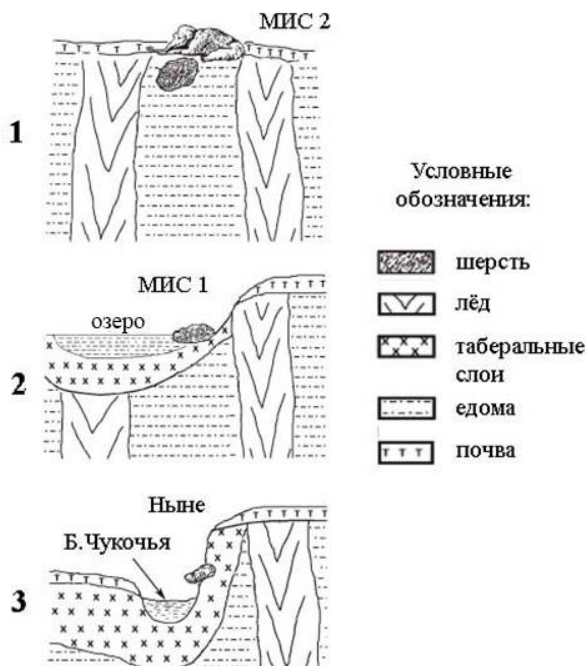


Рис. 4. Возможный сценарий формирования скопления

### Заключение

При изучении неинтактных материалов приходится опираться как на морфологические особенности остатков крупных млекопитающих, позволяющие делать вывод об их эволюционном уровне и вероятном возрасте вмещающих отложений, так и на полученные палеоэкологические характеристики. Неоднозначность трактовки экологической ситуации – дополнительный аргумент в пользу комплексного подхода к реконструкции палеосреды по неинтактным остаткам. Набор привлекаемых методов определялся не только поставленной задачей, но и возможностью их применения в каждом конкретном случае. Для части объектов некоторые методы остались недоступными. Наконец, основным ключом для

палеогеографических реконструкций стало изучение заключённого в остатках млекопитающих грунта с органическими остатками.

#### Основные выводы

1) Разработана комплексная методика для работы с неинситуальными палеобиологическими материалами, являющимися ценными источниками палеогеографической информации. Она включает объединение результатов ряда методов, апробация которых позволила получить необходимые данные. Реконструированы природные условия в местах находок исследованных ключевых образцов: на рр. Чондон, средняя Индигирка, М. Куропаточья, М. Анюй, Раучуа для времени существования и захоронения животных. Прежде реконструкция характеристик природной среды в этих локациях для изучаемых временных срезов осуществлялась в основном без детализации и применения комплекса методов.

2) Доказано существование переходной формы шерстистого мамонта *M. primigenius* на континенте («полукарлики»). В «тёплом» последнее межледниковье позднего плейстоцена шло сокращение кормовых ресурсов за счёт увеличения мозаичности и раздробленности основных стадий, в связи с деградацией мерзлоты и широким распространением водных объектов (озёра, болота, водотоки). Адаптация к сокращению пространства ресурсов/доступных кормов вела к уменьшению размеров мамонта и образованию новых форм, однако для видообразования на изученной территории «не хватило времени», из-за последующего похолодания климата и изменения среды. Выделена переходная форма от «рослых» мамонтов к «карликовым» («полукарлики») на континенте.

3) Изучение обугленных образцов из мерзлоты выявило хорошую сохранность органической компоненты кости при деструкции минеральной, т.е. непирогенную природу процесса (мокрое озоление, впервые показанное для позднего плейстоцена. Условия для мокрого озоления и вивианитизации возникали в тёплые фазы позднего плейстоцена: МИС 5е и МИС 3. Подтверждением «тёплого» времени является пыльца растений, современные ареалы которых простираются гораздо южнее.

4) Среда обитания вызывала у плейстоценовых животных ответные адаптации организмов. Мы выделили маркеры стресса у бизонов: (в) контрфорсы на МП, направленные на усиление конструкции костей для компенсации нагрузки; нарастание признака происходит с увеличением возраста и веса; (б) периоститы, вызванные микротравмами передней части метаподий. Состояние компакты костей у бизонов указывает на здоровье как минимум скелетно-мышечной системы и хороших условиях обитания.

Адаптация к среде выявлена на впервые описанной шерсти пещерного льва *P. l. spelaea*, у которого функция шёрстного покрова была направлена скорее в сторону защиты от внешних физических воздействий при увеличенной доли утепляющего подшёрстка. Шерсть древнего бизона и мамонта также имеет выраженные адаптации: более дифференцированный волосяной покров, более развитый подшёрсток, более крупные кутикулярные чешуи волос по сравнению с представителями видов из более южных регионов. Соотношение разных групп волос и их функции у древних бизонов отличались, от таковых у современных сородичей в сторону лучшей термоизоляции и механической защиты.

5) Показана значимость шерсти позднеплейстоценовых крупных млекопитающих как тафономического агента, накапливавшего органические свидетельства прошлого, и как нового источника информации о природной среде. При оттаивании и переотложении может происходить контаминация шерсти более поздними органическими остатками. Однако это не снижает, а наоборот, повышает ценность её как сорбента, позволяя реконструировать этапы формирования тафоценоза. Остатки жаброногих ракообразных из шерсти дали новые возможности для палеореконструкций временных водоемов. В бассейне р. Б. Чукочья, как и на всей палеарктической части Берингии, представители *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) отсутствуют; ближайшим местообитанием является среднее течение р. Лена, и южнее. В Северной Америке они есть на Юконе и полностью отсутствуют на Аляске. Во время существования берингийского моста некоторые группы имели трансголарктический ареал.

Исследование экскрементов показало сходство как питания мамонтов, живших на удалённых друг от друга территориях с-в

Азии, так и биотопов: злаково-разнотравные и осоковые тундровые сообщества с карликовыми кустарниками на водоразделах и в долинах, понижения с луговой растительностью, мелкие озёра с обильными околоводными растениями, заросли карликовых кустарников и злаковники на склонах водоразделов, и сходные условия для сохранения экскрементов. Включения лоскутов выстилающей ЖКТ слизистой свидетельствуют о заболевании ЖКТ; обилие глинистых частиц предполагает литофагию, пополнявшую запас необходимых веществ и, возможно, лечение. Остатки дафний, насекомых, перьев птиц, костей мелких млекопитающих, шерсти крупных фитофагов дополняют информацию о пастбищах и региональной палеобиоте.

Таким образом, согласно изложенным результатам, неинситуальные позднеплейстоценовые остатки крупных млекопитающих с Северо-Востока Азии как природный архив хранят ценную информацию и представляют собой перспективный ресурс для палеогеографических реконструкций при комплексном подходе к их исследованию.

**Список** основных печатных трудов по теме диссертации в журналах по перечню ВАК:

1. Kirillova, I. V. Estimation of individual age and season of death in woolly rhinoceros, *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799), from Sakha-Yakutia, Russia / I. V. Kirillova, F. K. Shidlovskiy // Quaternary Science Reviews. – 2010. – Vol. 29. – P. 3106–3114.

2. Kirillova, I. V. Kastykhtakh mammoth from Taimyr (Russia) // I. V. Kirillova, F. K. Shidlovskiy, V. V. Titov // Quaternary International. – 2012. – Vol. 276–277. – P. 269–277.

3. Kirillova, I. V. On the discovery of a cave lion from the Malyy Anyui River (Chukotka, Russia) / I. V. Kirillova, A. V. Tiunov, V. A. Levchenko et al. // Quaternary Science Reviews. – 2015. – Vol. 117. – P. 135–151.

4. Kirillova, I. V. The diet and environment of mammoths in North-East Russia reconstructed from the contents of their feces / I. V. Kirillova, J. Argant, E. G. Lapteva et al. // Quaternary International. – 2016a. – Vol. 406. – P. 147–161.

5. Kirillova, I. V. Taphonomic phenomenon of ancient hair from Glacial Beringia: perspectives for palaeoecological reconstructions / I. V.

Kirillova, J. van der Plicht, S. V. Gubin et al. // *Boreas*. – 2016b. – Vol. 45. – P. 455–469.

6. Kirillova, I. V. Morphological and genetic identification and isotopic study of the hair of a cave lion (*Panthera spelaea* Goldfuss, 1810) from the Malyi Anyui River (Chukotka, Russia) / O. F. Chernova, I. V. Kirillova, B. Shapiro et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2016. – Vol. 142. – P. 61–73.

7. Kirillova, I. V. Discovery of the skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) above the Arctic Circle / I. V. Kirillova, O. F. Chernova, J. van der Made et al. // *Quaternary Research*. – 2017. – Vol. 3. – P. 537–550.

8. Kirillova, I. V. Metapodials of ancient bison (*Bison priscus* Boj.) of north-east Russia: “Stress markers”, sex and withers height / I. V. Kirillova, F. K. Shidlovskiy, A. V. Zinoviev // *Integrative Zoology*. – 2018a. – Vol. 14. – No 3. – P. 270–279.

9. Kirillova, I. V. Ancient dna analysis of a holocene bison from the Rauchua River, northwestern Chukotka, and the existence of a deeply divergent mitochondrial clade / A.O. Vershinina, J. D. Kapp, A. E. R. Soares et al. // *Зоологический журнал*. – 2019. – Т. 98. – № 10. – С. 1091–1099.

10. Kirillova, I. V. ‘Semi-dwarf’ woolly mammoths from the East Siberian Sea coast, continental Russia / I. V. Kirillova, O. K. Borisova, O. F. Chernova et al. // *Boreas*. – Vol. 49. – 2020. – P. 269–285.

11. Кириллова, И.В. К вопросу о времени и среде обитания *Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger 1839 (Rhinocerotidae, Mammalia) на Алтае и Северо-Востоке России / И. В. Кириллова, А. О. Вершинина, Э. П. Зазовская и др. // *Зоологический журнал*. – 2021. – Т. 100. – № 5. – С. 558–572.

12. Kirillova, I. V. Nonpyrogenic charring of Late Pleistocene large mammal remains in northeastern Russia / I. V. Kirillova, O. K. Borisova, O. F. Chernova et al. // *Boreas*. – 2021. – <https://doi.org/10.1111/bor.12569>.