

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Институт географии Российской академии наук

Лаборатория эволюционной географии

На правах рукописи

КИРИЛЛОВА Ирина Владимировна

ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИНФОРМАТИВНОСТЬ НЕИНСИТНЫХ
ОСТАТКОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ МАМОНТОВОЙ ФАУНЫ
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Специальность 1.6.14. – Геоморфология и палеогеография

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата географических наук

Научный руководитель:

доктор географических наук

в.н.с. Янина Тамара Анатольевна

Москва, 2022

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	6
ГЛАВА 1. Обзор литературы: состояние изученности среды обитания мамонтовой фауны Северо–Востока Азии	13
1.1. Современные природные условия Приморских низменностей	13
1.2. Изменения среды обитания в позднем плейстоцене	14
1.3. История изучения мамонтовой фауны	16
1.4. Изученность неинситуальных остатков крупных млекопитающих	18
ГЛАВА 2. Материалы и методы исследования	20
2.1. Материалы, территория сборов и места находок ключевых образцов	20
2.2. Ключевые образцы	22
2.2.1. Скелет пещерного льва с р. М. Анюй	22
2.2.2. Череп носорога Мерка с р. Чондон	22
2.2.3. Труп бизона с р. Раучуа	23
2.2.4. Метаподии древнего бизона	24
2.2.5. «Алазейские мамонты» (мелкие зубы последней смены)	25
2.2.6. Экскременты мамонта	26
2.2.7. Шерсть мамонта с р. Б. Чукочья	27
2.2.8. Обугленные остатки представителей мамонтовой фауны	28
2.3. Методологический подход к исследованию материалов и интерпретации полученных данных в палеогеографии	30
2.4. Методы изучения образцов	33
2.5. Пример комплексного изучения подъёмного материала	43
ГЛАВА 3. Результаты изучения неинситуальных позднеплейстоценовых остатков млекопитающих Северо-Востока Азии	45
3.1. Анюйский лев	45
3.2. Чондонский носорог	47

3.3. Бизон с р. Раучуа	49
3.3.1. Тафономические наблюдения и возможные причины гибели	49
3.3.2. Изотопные сигналы бизона с р. Раучуа	50
3.4. Метаподии бизонов как источник информации по биологии и среде	51
3.4.1. Контрфорсы	51
3.4.2. Изменения периоста на метаподиях	52
3.4.3. Патологии пястной кости	53
3.4.4. Патологии плюсневой кости	54
3.5. Мелкие алазейские мамонты	56
3.5.1. Морфолого-морфометрические особенности	57
3.5.2. Эволюционный уровень алазейских мамонтов	59
3.5.3. Результаты изучения стабильных изотопов в эмали образца F-3327.....	60
3.5.4. Микростирание эмали на жевательной поверхности образца F-3326	61
3.6. Экскременты мамонта	62
3.6.1. Об условиях сохранения экскрементов мамонта	62
3.7. Шерсть крупных позднплейстоценовых млекопитающих (адаптации)	63
3.8. Обугленные остатки крупных млекопитающих	65
ГЛАВА 4. Результаты изучения грунта, заполнявшего остатки млекопитающих	67
4.1. Гранулометрический состав грунта из черепов и зубов	67
4.2. Палеоботанические и микропалеозоологические характеристики образцов	69
4.2.1. Череп чондонского носорога Мерка	69
4.2.2. Череп шерстистого носорога из торфяного слоя	72
4.2.3. Остатки шерстистого носорога из низовьев р. М. Куропаточья	72
4.2.4. Состав пищевого кома из желудка бизона с р. Раучуа	73
4.2.5. Алазейский мамонт	74
4.2.6. Экскременты мамонта.....	76
4.2.7. Органические включения из шерсти мамонта с р. Б. Чукочьа	78

ГЛАВА 5. Реконструкция палеоэкологических обстановок и тафономических условий по изученным образцам	81
5.1. Реконструкция среды в долине р. Чондон по растительным остаткам	84
5.1.1. Диета ископаемых носорогов как отражение среды обитания	85
5.1.2. Дискуссия по поводу геологического возраста и среды обитания чондонского носорога	86
5.2. Реконструкция природных условий в среднем течении рек Индигирка и М. Анюй по растительным остаткам из образцов	88
5.2.1. Экскременты мамонта	88
5.2.2. Ископаемые эфиппиумы как индикаторы палеосреды	89
5.2.3. Пастбища и среда обитания крупных фитофагов средней Индигирки и М. Анюя в позднем плейстоцене	90
5.3. Палеогеографическая обстановка на побережье Восточно-Сибирского моря во время существования/погребения мелких алазейских мамонтов	92
5.4. Среда обитания шерстистого носорога из низовьев р. М. Куропаточья	94
5.5. Среда обитания бизона с р. Раучуа и анюйского льва	95
5.5.1. Среда обитания голоценового бизона с р. Раучуа	95
5.5.2. Размеры и состояние метаподий ископаемых бизонов как показатели здоровья и комфортности среды	96
5.5.3. Окружение и диета анюйского льва	97
5.6. Палеоэкологическая характеристика органических остатков из шерсти мамонта	97
5.6.1. Экологический комплекс остатков насекомых	97
5.6.2. Растительные остатки	98
5.6.3. Дафнии как инструмент экологической реконструкции среды	98
5.6.4. Общие тафономические замечания и история тафоценоза	99
5.7. Некоторые тафономические характеристики остатков млекопитающих как признаки времени, среды и условий осадконакопления	101
5.7.1. Обугливание за счёт кислотного озоления	102
5.7.2. Вивианитизация	104
5.7.3. Сочетание обугливания и вивианитизации на одном образце	106

ЗАКЛЮЧЕНИЕ	107
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	109
ПРИЛОЖЕНИЯ	145
Приложение 1. Современные физико-географические условия в местах находок ключевых образцов	145
Приложение 2. Природные палеогеографические архивы позднего плейстоцена региона	147
Приложение 3. Начало изучения мамонтовой фауны Северо-Востока России	153
Приложение 4. Описание и промеры костей скелета анюйского льва	165
Приложение 5. Идентификация и возраст чондонского носорога	174
Приложение 6. Описание остатков бизона с р. Раучуа	177
Приложение 7. О половом диморфизме метаподий бизона	183
Приложение 8. Контрфорсы на плюснах других крупных парнопалых	185
Приложение 9. Причины почернения остатков крупных млекопитающих	187
Приложение 10. Термины и сокращения	192

ВВЕДЕНИЕ

Изменения растительного покрова, ландшафтов и природной среды в целом в плейстоцене, как и в другие этапы развития Земли, влияли как на разнообразие фауны, так и на отдельные виды и включающие их сообщества. Поиск закономерностей в реакциях млекопитающих на изменения окружающей среды представляет одну из задач палеоэкологических реконструкций, проведение которых является самостоятельным и очень востребованным направлением современной биологии и палеогеографии. Каждая новая находка, ревизия известного материала, применение новых методов дают новую информацию, подтверждающую и уточняющую существующие представления о состоянии среды в прошлом.

Эта информация не только дополняет существующие реконструкции климатов и экологической обстановки прошлого, но позволяет обосновывать прогноз о характере и последствиях циклических изменений климата и природной среды в будущем, с учётом устойчивого тренда к похолоданию, выявленному по палеогеографическим данным (Величко, 1973, 1980, 1991, 2012; Динамика..., 2002; Климанов, 1989; Марков и др., 1965; Хотинский, 1977; *Evolution of the European Ecosystems...*, 2019 и др.).

Среди ископаемых животных именно млекопитающие являются наиболее подходящими объектами для подобных работ, поскольку они характеризуют среду обитания, время, динамику развития природной среды и природные процессы. Это обусловлено частой встречаемостью их остатков в рыхлых отложениях плейстоцена, разнообразием занимаемых экологических ниш, экологической и поведенческой пластичностью и относительно хорошей изученностью. Ископаемые остатки млекопитающих отличаются разнообразием форм, включая кости скелета, черепа, зубы, рога и проч. Они обладают устойчивостью к разрушению в ходе тафономических преобразований. На Севере и Северо-Востоке Азии, в многолетнемёрзлых отложениях нередко находки мягких тканей, шерсти и других дериватов, исследование которых позволяет получать уникальные данные о строении и экологии млекопитающих позднего плейстоцена.

В позднем плейстоцене, начавшемся около 130 тыс. лет назад (Lisiecki, Raymo, 2005), на территории северо-восточной Азии сформировалось и широко распространилось сообщество млекопитающих, которое получило название «мамонтная фауна» (или мамонтовый фаунистический комплекс = ФК), или мамонтово-целодонтная фауна (Kahlke, 2014). Исходно для Восточной Европы был выделен «верхнепалеолитический» ФК (Громов, 1948), нижний возраст которого определяли в пределах одинцовского межледникового горизонта, т. е. между двумя среднеледниковыми ледниковьями: днепровским и московским (Вангенгейм, Тесаков, 2008). В.И. Громов (1948) использовал филогенетическую линию слонов для выделения основных ФК в биостратиграфии плейстоцена.

В связи с пересмотром геологического возраста для начала позднего палеолита названию «верхнепалеолитический ФК» был введён синоним «мамонтный ФК», который делили на раннюю и позднюю стадию, соответственно, с ранней и поздней формами шерстистого мамонта. К 60 гг. XX века утвердилась биохронологическая схема В.И. Громова по крупным млекопитающим, принимаемая до настоящего времени, но с внесением поправок по возрасту и объёму (Вангенгейм, Тесаков, 2008). ФК Русской равнины стали выделять и на других территориях России. Таким образом, понятие мамонтового ФК довольно условно, но удобно для обозначения сообщества крупных млекопитающих позднего плейстоцена. По современным представлениям, мамонтовый ФК сформировался на значительной части Северной Евразии после микулинского межледниковья в начале позднего плейстоцена как следующая стадия развития хазарского ФК (Застрожнов и др., 2018; Puzachenko et al., 2021).

Появлению мамонтовой фауны предшествовала длительная история эволюции и адаптации видов к общей тенденции нарастающего похолодания в плейстоцене и циклично менявшимся условиям среды, за счёт чередования холодных и тёплых стадий (Марков и др., 1965, 1967; Величко, 1973).

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* (с лат. — «на месте»), как называют остатки, обнаруженные в месте их захоронения, не подвергшиеся переотложению, наиболее информативные и надёжные при палеорекострукциях. Одновременно с этим известно большое количество подъёмных (= неинситуальных), «не перспективных» 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 того, что неинситуальные остатки млекопитающих являются очень информативными источниками и в палеогеографическом, и в палеобиологическом отношении при комплексном подходе к их изучению.

Объектами исследования являются обнаруженные вне геологического контекста, остатки крупных представителей мамонтовой фауны с Северо-Востока Сибири (п-в Таймыр Красноярского края, Республика Саха (Якутия) и с-з часть Чукотского автономного округа):

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. Основным источником материала для данной работы была научная коллекция Национального альянса Шидловского «Ледниковый период», г. Москва.

Основная цель работы заключалась в разработке методологии по реконструкции среды обитания мегафауны позднего плейстоцена северо-восточной Азии на основе изучения их неинситуальных остатков и сопутствующих источников информации (включённых в полости грунта и органических остатков, абсолютного (^{14}C) возраста, состава стабильных изотопов, тафономических признаков и т.д.). Для её достижения поставлены и решены следующие **задачи**:

1. Разработать методологию комплексного изучения неинситуальных остатков крупных млекопитающих, оценить перспективы её использования для установления стратиграфического контекста и геологического возраста; показать значимость и возможности использования подъёмного остеологического 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 методологии изучения инситуальных 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 термохроны 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 инситу 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 международного 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 компакты 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, прежде всего, описательным, сравнительно-морфологическим, морфометрическим и методом регистрирующих структур (РС), подбирал материал, осуществлял отбор проб для разных видов анализа, координировал выполнение исследований, обобщал результаты всех соавторов.

Автор летом 2011 г. участвовал в экспедиции на место находки скелета пещерного льва на р. Малый Анюй, Билибинский район Чукотского автономного округа.

Апробация работы

Изложенные в работе результаты исследований были представлены на российских и международных конференциях, включая:

2010 г. Vth International Conference on Mammoths and their Relatives. Le Puy, France.

2011 г. (1) Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий», Москва. (2) Совместное заседание РГО и Четвертичной Комиссии. Москва. (3) IX Съезд Териологического общества. Москва.

2014 г. VIth International Conference on Mammoths and their Relatives. Greece.

2015 г. Международный симпозиум по пещерному медведю. Leiden, the Netherlands.

2017 г. (1) X Всероссийское совещание по изучению Четвертичного периода «Фундаментальные проблемы квартера». Москва; (2) Открытый семинар «AMS–радиоуглеродное датирование в исторических исследованиях» по результатам сотрудничества с Лабораторией ¹⁴C-датирования Грёнингена (Нидерланды). ИГ РАН, Москва.

2018 г. INQUA-SEQS: Q-stratigraphy on the surface and in caves. Postojna, Slovenia.

2019 г. (1) International Conference “Solving the puzzles from Cryosphere”. Пушкино; (2) Всероссийская научная конференция к 90–летию Л.Д. Сулержицкого. Москва. (3) Расширенное заседание Учёного совета ИПЭЭ РАН, посвящённое 80–летию А.В. Шера, Москва.

2021 г. 09.04. 67 сессия ВПО на базе ВСЕГЕИ (по скайпу).

2022 г. 04.02. Доклад в Лаборатории палеогеографии ИГ РАН по теме диссертации.

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 списке ВАК 30, основные приведены здесь в Списке литературы: Чернова, Кириллова, 2010, 2013; Чернова и др., 2015; Kirillova et al., 2012, 2015, 2016a, b, 2017, 2018, 2020, 2021.

Благодарности

Диссертант благодарен Географическому факультету МГУ и его высочайшей квалификации преподавателям, сформировавшим географическое и экологическое мировоззрение. Среди них А.Г. Воронов, С.С. Воскресенский, Н.Н. Дроздов, Г.И. Лазуков, О.К. Леонтьев, А.А. Лукашов, С.В. Лютцау, В.Ф. Максимова, К.К. Марков, А.И. Попов, Г.И. Рычагов, Ю.Г. Саушкин, А.И. Спиридонов, Г.К. Тушинский, И.С. Щукин и другие. Автор выражает глубокую благодарность своим учителям В.П. Данильченко и В.Е. Гарутту, которые лично или своими публикациями способствовали моему становлению как специалиста.

Автор искренне признателен Ф.К. Шидловскому за многолетнее сотрудничество и его коллекцию, с которой работал как хранитель и исследователь. Диссертант чрезвычайно благодарен руководителю диссертации Т.А. Яниной и научному консультанту А.Ю. Пузаченко

за ведение процесса написания работы, постоянную доброжелательность и терпение при обсуждении вопросов. За конструктивное и направляющее обсуждение работы автор искренне благодарен О.К. Борисовой, О.Г. Заниной и А.В. Панину. Отдельная благодарность моим коллегам, принявшим участие в обсуждении диссертации на разных стадиях её готовности.

Автор благодарит соавторов, специалистов по разным дисциплинам естествознания, сотрудничество с которыми обеспечило комплексность и высокий научный уровень проведённых исследований: О.А. Батурину (ИХБ и ФМ СО РАН), Г.Г. Боескорова (ИГАиБМ СО РАН), О.К. Борисову (ИГ РАН), С.В. Губина (ИФХиБПП РАН), А.А. Жарова (ИЭиЭ РАН), А.Ю. Журавлёва (МГУ), Э.П. Зазовскую (ИГ РАН), О.Г. Занину (ИФХиБПП РАН), В.Н. Звягина (РЦ СМЭ), А.В. Зиновьева (ТвГУ), Е.В. Зиновьева (ИЭРиЖ УрО РАН), М.Р. Кабилова (ИХБ и ФМ СО РАН), Г.А. Клевезаль (ИБР РАН), О.М. Корону (ИЭРиЖ УрО РАН), П.А. Косинцева (ИЭРиЖ УрО РАН), А.А. Котова (ИПЭЭ РАН), В.В. Кукарских (ИЭРиЖ УрО РАН), Е.Г. Лаптеву (ИЭРиЖ УрО РАН), В.С. Лебедева (Зоомузей МГУ), Н.В. Нарину (РЦ СМЭ), А.В. Панина (ИГ РАН), А.Ю. Пузаченко (ИГ РАН), А.В. Тиунова (ИПЭЭ РАН), В.В. Титова (ЮИЦ РАН), С.С. Трофимову (ИЭРиЖ УрО РАН), Е.О. Фадееву (ИПЭЭ РАН), О.Ф. Чернову (ИПЭЭ РАН), В.Г. Юдина (ИБСН ДВО РАН), J. Argant (Marseille Universite, CNRS), R. Barnett (Centre for GeoGenetics, Natural History Museum of Denmark), F. Bertuch (ANSTO), G. Haynes (University of Nevada), P.D. Heintzman (Museo Nacional de Ciencias Naturales), Th. van Kolfshoten (Leiden University), V.A. Levchenko (ANSTO), J.H.J.L. van der Lubbe (Vrije Universiteit), J. van der Made (Museo Nacional de Ciencias Naturales), P. Peřnerová (Swedish Museum of Natural History), J. van der Plicht (Groningen University), B. Shapiro (University of California), A. Soares, A. Vershinina (University of California) и других. Хочу особо выделить О.Ф. Чернову, интенсивная работа с которой во многом обеспечила выполнение задач исследования. Отдельная благодарность сотрудникам Зоологического музея МГУ (Москва) за доступ к коллекциям.

Диссертант благодарен Г.П. Гончаровой и П.Е. Колесникову за техническую помощь и Е.М. Тесаковой (МГУ), инициировавшей написание этой работы. Сердечная благодарность моим близким за поддержку.

ГЛАВА 1. Обзор литературы: состояние изученности среды обитания мамонтовой фауны Северо–Востока Азии

«Сибирь... в пространстве и разнообразии своем представляет необозримое поле для наблюдений, изысканий и открытий по всем частям человеческих познаний. И сия важнейшая часть Российской Империи, – особенно для будущих времен, – остаётся еще во всех отношениях краем малоизвестным или худо понимаемым».

М. Геденштром, 1830, с. 3

На протяжении плейстоцена на всей территории с-в Азии шло направленное изменение климата в сторону похолодания и уменьшения влажности, что влияло на все природные элементы, от рельефа до растительности и животного мира. Спецификой региона было отсутствие покровного и преобладание подземного оледенения, в сочетании с горно-долинным в горных районах; накопление на большой площади сильно льдистых тонкодисперсных рыхлых пород, осушение шельфа в эпохи похолодания, формирование единой территории с севером Северной Америки при падении уровня Мирового океана, формирование специфического сообщества млекопитающих и фаунистический обмен между материками. В этой главе приведена краткая характеристика современных природных условий Приморских низменностей, расположенных на С-В России, от р. Лены до Берингова пролива. Изложены представления о природной среде в позднем плейстоцене для понимания условий обитания представителей мамонтовой фауны, а также история её изучения.

1.1. Современные природные условия Приморских низменностей

Регионы сбора основной массы изученных остатков млекопитающих находятся в высоких широтах азиатской части России, севернее широты Северного Полярного Круга (66°33'44"). Согласно традиционному физико-географическому районированию (Физическая география СССР, 1978), для территории характерен резко континентальный климат, обусловленный расположением преимущественно в пределах арктического и субарктического климатических поясов: малое количество осадков – 200-250 мм в год; сильные ветра; полярный день и полярная ночь; среднегодовые температуры ниже –10°. Суровый климат обуславливает интенсивное промерзание пород и сплошное развитие многолетней мерзлоты, оказывающей существенное влияние на формирование ландшафтов. Современная растительность тундры отличается по регионам, в целом состоит из низких кустарников, кустарничков, ассоциаций травяного и мохово-лишайникового покрова. Кустарниковая берёза (*Betula exilis*), карликовые тундровые ивы (*Salix* spp.), кустарниковая ольха (*Alnus fruticosa*) и разреженные лиственничные

(*Larix gmelinii*) леса распространены к югу от 70° с. ш. (Атлас Арктики, 1985). Характеристика современных физико-географических условий в местах находок ключевых образцов приведена в Приложении 1.

Источниками информации по экологии и палеообстановкам позднего плейстоцена являются главные природные архивы: (1) рыхлые отложения, (2) мерзлота и подземные льды; (3) рельеф; (4) остатки животных и растений (Приложение 2).

1.2. Изменения среды обитания в позднем плейстоцене

Поздний плейстоцен характеризовался существенными изменениями климата и природной среды, с нарастающим похолоданием и чередованием холодных и тёплых стадий (Величко, 1973, 1991; Марков и др., 1968; Атлас Арктики, 1985; Atlas of Paleoclimates..., 1992; Динамика... 2002; Начала четвертичной геологии, 2008). В криохроны береговая линия значительно сдвигалась к северу (Atlas of Paleoclimates..., 1992; Sher et al., 2005).

В нашем распоряжении не было данных по стратиграфии разрезов, из которых происходят изученные остатки млекопитающих. Основу современной стратиграфии Приморских низменностей составляют решения Межведомственного стратиграфического совещания по четвертичной системе Востока СССР (Решения..., 1987). В качестве международной шкалы для обозначения отрезков времени взяты универсальные Морские Изотопные Стадии, МИС (Emiliani, 1957, 1970). Для позднего плейстоцена принято следующее деление, с указанием возраста нижних границ (Lisiecki, Raymo, 2005):

- МИС 5 – 130000 лет назад, обычно подразделяют на:

МИС 5e – 123000 л.н. (микулинское=казанцевское=сангамонское межледниковье)

МИС 5d – 109000 лет назад

МИС 5c – 96000 лет назад

МИС 5b – 87000 лет назад

МИС 5a – 82000 лет назад

- МИС 4 – 71000 лет назад

- МИС 3 – 57000 лет назад (каргинский межстадиал)

- МИС 2 – 29000 лет назад (максимум оледенения)

- МИС 1 – сейчас началом голоцена принята 11,7 тыс. лет назад (Walker et al., 2009).

Чередование тёплых и холодных стадий сопровождалось изменением составляющих физико-географической обстановки. По прежним представлениям, при потеплении происходил сдвиг к северу природных зон (лесотундра, северная тайга), который составлял до 100–200 км (Фишер и др., 1990). Более поздние исследователи подвергали сомнению сдвиг зон и отмечали отступление шельфа (Sher et al. 2005). Временные интервалы, отвечающие изотопным стадиям

(МИС) 4 и 2 шкалы (Lisiecki, Raymo, 2005), отличались холодными условиями и наиболее широким распространением открытых ландшафтов (Начала четвертичной геологии, 2008). В казанцевское межледниковье МИС 5 в его последний межледниковый максимум МИС 5e, среднегодовая температура воздуха была выше современной до 10° и более (Kienast et al., 2011). В это время древесная растительность продвигалась на север, что отмечено по разным разрезам (Алексеев, Друщиц, 2001). Природная среда на разных участках побережья Северного Ледовитого океана С-В Азии имела региональные различия. Так, в ледниковье МИС 5d-a пролив Дмитрия Лаптева и вся южная и юго-восточная часть моря Лаптевых были осушены, береговая линия проходила на сотни километров севернее, так что в районе нынешних побережий был резко континентальный климат (Kienast et al., 2011). Так, разрез Ойогосский Яр формировался практически во "внутриконтинентальных" условиях. Остатки наземных и пресноводных организмов, в том числе растений, жесткокрылых, хирономид, кладоцер, остракод и моллюсков, сохранились в мерзлых отложениях неглубокого палеозера и указывают на бореальный климат. Судя по остаткам жуков и растений, в МИС 5 здесь была лесотундра с участием лиственницы (*Larix dahurica*), ольхи (*Alnus incana*), ольховника и кустарниковых берез (*Duschekia fruticosa*, *Betula fruticosa*, *Betula divaricata*, *Betula nana*), а также участки степи и луга. Ареалы древесных пород были смещены как минимум на 270 км к северу от нынешнего положения. О наличии мелководного озера свидетельствуют водные организмы: хирономиды, кладоцеры, остракоды, моллюски и гидрофиты. Степные растения и жуки предполагают малое количество осадков. Средняя температура воздуха самого теплого месяца была выше 13°C, что выше минимальных требований для роста деревьев (в настоящее время менее 4°C). Остатки наземных и пресноводных организмов обнаружены в береговом обнажении всего на 3,5 м выше уровня моря. Мировой уровень моря был на 6–10 м выше современного. Во время последней тёплой стадии Ойогосский Яр находился внутри суши, а его современное прибрежное положение является результатом тектонического опускания (Kienast et al., 2011). В это же время на территории низовьев Алазеи и в её окрестностях береговая линия была близка к современной. В Европе и Западной Сибири в это время развивались эмская/бореальная/казанцевская трансгрессия.

Не менее разнообразны были природные условия в разных частях Берингии в межстадиал МИС 3. Палеоботанические данные указывают на значительные региональные различия. Лиственничные леса были относительно обычны в центральных и западных районах западной Берингии на протяжении большей части среднего и позднего висконсина, МИС 3-2, тогда как тундровые сообщества преобладали в большинстве ландшафтов восточной Берингии. В межстадиал западная Берингия была более покрыта лесами (время от времени достигая

современного распределения лесов), чем восточная, где леса были ограничены низменностями внутренней Аляски и территории Юкон (Puzachenko et al., 2021).

Период максимального тепла и древесной растительности имел место между ок. 35 и 33 тыс. л.н., но леса также присутствовали в восточной Берингии на территории Юкон между ок. 39 и 33 тыс. л.н. Значительная региональная изменчивость характерна и для других интервалов, с различиями во времени климатических изменений и в их трендах (например, потепление на Верхней Колыме, похолодание на Внутренней Аляске) (Anderson, Lozhkin, 2001).

1.3. История изучения мамонтовой фауны

Подробнее про изучение мамонтовой фауны с-в России, включая находки замороженных трупов, см. Приложение 3.

Среди базовых работ, посвящённых исследованиям природы Северо–Востока России, следует назвать отчёты И.Д. Черского (1891, 1893). Его коллекция положила начало систематическому изучению мамонтовой фауны и развитию геологических исследований с-в территорий России. Описано 2500 костных остатков четвертичных млекопитающих, собранных за годы экспедиции. В этой работе впервые отмечена находка кости крупной пантерины (пещерного льва) на С-В азиатской части России.

Начало XX века отмечено публикацией результатов обстоятельного изучения скелета мамонта и его сравнения с современными слонами (Заленский, 1903). После на смену энциклопедистам пришли специалисты узких специальностей, которые изучали вид или группу, проводили обобщения. Среди последних уникальных специалистов – исследователей мамонтовой фауны – следует назвать Николая Кузьмича Верещагина, чей кругозор охватывал разные сферы научной, культурной и просветительской деятельности. Ему принадлежит не превзойдённый по охвату труд «Млекопитающие Кавказа» (1959), многочисленные публикации по ископаемым животным: пещерному льву, мамонту, яку, древнему бизону, лошади и др., а также по современной фауне и археозоологии (см. список литературы в: Боескоров, 2005). Центром изучения мамонтовой фауны являлся и является Зоологический институт АН СССР и Зоологический музей РАН в Ленинграде, в котором, кроме Н.К. Верещагина, работали также В.Е. Гарутт, посвятивший жизнь изучению исключительно представителей слоновых (Garutt, 1964), И.М. Громов, создавший школу палеомикротириологов, палеобиолог и археозоолог Н.М. Ермолова и др. В Геологическом институте РАН работали/продолжают работать Л.И. Алексеева, Э.А. Вангенгейм, В.В. Зажигин, М.В. Сотникова, в Палеонтологическом институте РАН – И.А. Дуброво и др. Благодаря упомянутым учёным, многие специалисты со всего Советского Союза стали работать над материалами четвертичного периода; организовывались центры, например, в Якутске, где появились свои специалисты (П.П. Лазарев, Г.Г. Боескоров и

др.). Выросли следующие поколения палеотериологов, изучающих мамонтовую фауну, которое, в свою очередь, способствовало воспитанию новых кадров (М.Г. Барышников, И. Н. Белолобский, С.Е. Григорьев, С.В. Лещинский, Е.Н. Мащенко, П.А. Никольский, А.В. Протопопов, М.В. Саблин, А.Н. Тихонов, А.В. Шпанский, М.В. Щелчкова, и др.). Истории изучения четвертичной мегафауны с-в Азии стали посвящать специальные исследования (Фёдоров, 2017). Отправной точкой в создании школы исследователей мамонта и мамонтовой фауны Сибири стал скелет Таймырского мамонта, найденный в 1948 г. (Тихонов, 2005).

В 1948 г. в Зоологическом институте АН СССР создан Мамонтовый Комитет. Его целью было не только изучение находок мамонта, поиск и вывоз, но и координация усилий специалистов разных профессий и организаций, просветительская деятельность. Специальные листовки, распространяемые по организациям и среди местных жителей, агитировали сообщать в инстанции о подобных находках. Необходимость этого была вызвана находками замороженных трупов, мумий мамонтов и других древних млекопитающих, известных ещё с XIX века, но редко доходивших до учёных (Тихонов, 2005). При изучении мамонтовой фауны стали применять новые методы; радиоуглеродный (Гейнц, Гарутт, 1964) впоследствии получил широчайшее применение. В научных центрах организованы свои радиоуглеродные лаборатории (Москва, Ленинград, Новосибирск).

В советское время исследование и освоение северных регионов было одним из важных направлений государственной деятельности. Наряду с экономическими, ставились большие научные задачи. В результате резко увеличилось число находок и исследований.

Начиная со второй половины XX века, в палеогеографии более активно используют физические методы исследований: радиоуглеродный, уран-ториевый, аргоновый, палеомагнитный, спектральный, повысившее качество палеоклиматических и палеоландшафтных реконструкций. Особенно выделяется изотопно-кислородный метод, с помощью которого получают ценную информацию о глобальных изменениях температур и климатов прошлого, а также радиоизотопные методы и стабильных изотопов, с выходом на диету древних организмов.

В последние десятилетия при исследовании многолетнемёрзлых осадочных отложений помимо остатков млекопитающих и (в меньшей степени) птиц, а также традиционно изучаемых остатков растений, большое внимание уделяют беспозвоночным (Киселёв, 1981; Шатилович и др., 2010; Киселёв, Назаров, 2009; Sher et al, 2005; Zanina et al., 2011), среди которых основное внимание уделялось ископаемым жукам; позже оно охватило также ископаемых мелких ракообразных (van Geel et al., 2011a, b; Kosintsev et al., 2012 и др.). С пониманием их ценности для палеоэкологических реконструкций пришло подробное изучение. Находка остатков дафний

с другими органическими остатками в шерсти мамонта на р. Б Чукочьа стала отправной точкой мультидисциплинарного исследования ископаемого сообщества.

Постоянно увеличивается количество методов и сотрудничество с отечественными и зарубежными исследователями разных организаций и специальностей: палеотериологов, геоморфологов, криолитологов, палеопочвоведов, палеоботаников, палеоэнтомологов и т.д. Основным подходом к изучению стал комплексный.

Направленность исследований в настоящее время носит более аналитический и инструментальный, чем традиционно описательный характер. Ведущими организациями России в изучении животных и природы позднего плейстоцена, известными работами своих сотрудников в России и за рубежом, помимо отмеченных Зоологического института РАН и Зоомузея в Санкт-Петербурге, являются Институт экологии растений и животных УрО РАН в Екатеринбурге, Томский государственный университет, Новосибирский научный центр, Географический, Геологический и Палеонтологический институты РАН, МГУ в Москве и др.

Международное сотрудничество, особенно усилившееся в последнее время, взаимовыгодно при огромных территориях России, в том числе арктических и субарктических, многочисленности остатков ископаемых животных, и современной инструментальной базе зарубежных коллег. Сейчас техническая оснащённость научных организаций нашей страны значительно расширена. Усовершенствование генетических методов уточнило вопросы происхождения и эволюции мамонта (например, Rogaev et al., 2006); впервые изучен его замороженный мозг (Kharlamova et al., 2015).

1.4. Изученность неинситуальных остатков крупных млекопитающих

Обычно любые обнаруженные неинситуальные остатки исследователи измеряют, фотографируют и приобщают к общему массиву данных, учитывая статистически, но значительная часть информации по таким объектам часто остаётся за пределами внимания. Неинситуальные материалы служат не только признаком костеносности разрезов, рядом с которыми найдены, но и предвестниками интересных открытий. Например, зубы мелких голоценовых мамонтов с о-ва Врангеля (Гарутт и др., 1993), последних мамонтов Евразии, в большинстве неинситуальные, стали отправной точкой комплексного изучения островной палеофауны (Vartanyan et al., 1993, 2008; Fox et al., 2003, 2007; Arppe et al., 2019). Правда, ограниченная площадь острова гарантировала соотнесение с геологическими разрезами, изученность которых давала успешную корреляцию (что не всегда достижимо на материке). Изучение серийных материалов с п-ова Быковский позволило выделить группы образцов по точности привязки к обнажению, при контроле ^{14}C датированием, и по сохранности (Кузнецова и др., 2019). На континенте неравномерность палеобиологической и палеогеографической изученности территории не

всегда обеспечивают возможность и надёжность привязки к разрезам. Кроме того, если сбор материалов производят местные жители, точность даже географической привязки бывает весьма приблизительной. Однако последний факт при обширности территории менее значим. Важно доказать, что найденный неинситуальный образец не был перенесён на значительное расстояние. Этот вопрос решается для каждого конкретного случая. Примером перенесённой находки является труп мамонтёнка «Люба», найденный далеко от разрезов и изученный комплексом методов (Косинцев и др., 2010). Однако подобные образцы уникальны. В этой работе мы расширяем методологию изучения подъёмного материала и рассматриваем последний как самостоятельный источник палеогеографической информации.

Изучение мамонтовой фауны и среды её обитания на С-В Азии имеет длительную историю, огромный объём накопленной информации и публикаций, частично процитированных в этой главе. Задействованы обширные природные архивы: геологические разрезы разных регионов, геоморфологические свидетельства прошлого, сохранившиеся в разрезах и рельефе, вещественный состав слагающих отложений, остатки растений и животных, преимущественно инситуальные; их изучают комплексом методов. Отсутствие геологического контекста у неинситуальных остатков снижает их ценность, затрудняет реконструкции. При научной или музейной ценности неинситуальных находок единственным способом восполнения недостающей информации является комплексное изучение, что и было сделано в данной работе, раскрывающей резервы и потенциальные возможности «неперспективных» образцов.

ГЛАВА 2. Материалы и методы исследования

Во второй главе приведена информация о ключевых находках и методах исследования.

2.1. Материалы, территория сборов и места находок ключевых образцов

Материалом для диссертации послужили остатки плейстоценовых животных: скелеты, черепа, разрозненные и ассоциированные кости, труп, рога, шерсть, экскременты следующих представителей мамонтовой фауны, в порядке значимости для исследований: шерстистого мамонта *M. primigenius*, шерстистого носорога *C. antiquitatis*, бизона *B. priscus*, пещерного льва *P.(L.) spelaea*, носорога Мерка *St. kirchbergensis*, гигантского *Megaloceros*, благородного *C. elaphus* и северного *R. tarandus* оленей и др. Материалы собраны местными жителями на территории от нижнего течения р. Яна на западе до с-з Чукотки на востоке (Рис. 1, Табл. 1).



Рис. 1. Регионы основных находок. (1) р.Чондон: череп носорога Мерка. (2) рр. Индигирка и М.Анюй: черепа шерстистого носорога и пещерного льва, экскременты мамонта. (3) побережье Восточно-Сибирского моря: зубы мамонта. (4) р. М. Куропаточья: череп, нижняя челюсть и рога шерстистого носорога. (5) р. Б. Чукочьа: шерсть мамонта. (6) р. М. Анюй: скелет пещерного льва, экскременты мамонта. (7) р. Раучуа: труп бизона. (1 – 7) от Индигирки до М. Анюя в среднем и нижнем течении: метаподии бизона

Таблица 1. Ископаемые остатки крупных млекопитающих, изученные в данной работе

Образцы		
Таксон	Материал	Экземпляров
Шерстистый мамонт	зубы	70
	шерсть	2
	экскременты	5
Шерстистый носорог	носовой рог	1
	Череп, нижняя челюсть, оба рога	4 (одна особь)
	череп	1
Носорог Мерка (Чондонский носорог)	череп	1
Бизон	труп; череп	2
	метаподии (МП)	150
Гигантский олень	МП	4
Благородный олень	МП	2
Северный олень	МП	2
Пещерный лев	скелет, шерсть	70 (одна особь)
	череп	1
Всего образцов		315
Пробы тканей		
Пещерный лев, бурый медведь, волк, шерстистый мамонт, шерстистый носорог, лошадь, северный олень, благородный олень, бизон, овцебык, снежный баран	кости, шерсть, состав ЖКТ, экскременты	Свыше 200 изотопных проб: диета, сезон и палеотемпературы
Пещерный лев, шерстистый мамонт, шерстистый носорог, носорог Мерка, бизон	то же	19 АМС дат
Алазейский мамонт, шерстистый носорог и пещерный лев	грунт	5 проб: состав, генезис
То же	растительные остатки	15 проб: среда, сообщества
Шерстистый мамонт, носорог Мерка	Зубы, шерсть	8 проб для СЭМ
Шерстистый носорог	Рог, челюсть	4 пробы: ИК спектр
Носорог Мерка и бизон	Череп, зубы	6 проб ДНК
Всего		Свыше 257

Особенности изученного материала

У всех исследованных образцов отсутствует геологическая и точная географическая привязка.

Принадлежность. Все изученные образцы с шифром *F*-...(ископаемые) и *F(R)*-... (рецентные) принадлежат Ф.К. Шидловскому («НАШ «Ледниковый период», Москва). Метаподии современных бизонов (24 экз.) и скелет лошади XI в. из фондов Зоомузея МГУ.

2.2. Ключевые образцы

2.2.1. Скелет пещерного льва с р. М. Анюй

Летом 2008 г. житель пос. Анюйск (Билибинский район ЧАО) Лев Месхе обнаружил компактное скопление, близкое к анатомическому, костей скелета в 14 км выше посёлка (около 68,18 с.ш., 161,44 в.д., Рис. 1) ниже уровня воды. По изогнутой фаланге когтей, покрытой роговым чехлом, коллектор опознал пещерного льва. Для улавливания костей размываемого скелета он расположил частую сетку из металлической проволоки непосредственно под местом находки. Полученные таким образом материалы включали 67 костных остатков пещерного льва хорошей сохранности (образец *F-2678*), окатанный позвонок лошади и небольшой клочок рыжеватых волос, по виду похожих на шерсть плотоядных. Остатки кератиновых дериватов кожи пещерного льва (шерсть, роговой чехол) ранее не были известны. На следующий год на этом же месте после половодья были обнаружены две нижнечелюстные кости пещерного льва. Цвет и сохранность всех собранных костей, а также анатомические особенности указывали на принадлежность остатков одной особи.

Местонахождение известно как разрез Красивое (Михалёв и др., 2006; Николаев и др., 2010), впервые изучено экспедицией ПНИИС в 1973 г. (Каплина и др., 1978) и повторно обследовано в 1977–86 гг. Северной экспедицией географического факультета МГУ (Архангелов, Коняхин, 1978; Михалёв, 1990). Речная эрозия обнажила отложения аккумулятивной поверхности высотой 15–17 м, в основном алевриты. В верхней части разреза наблюдаются крупные линзы торфа мощностью до 2–3 м и длиной до нескольких метров.

Впервые найденный в России скелет пещерного льва исследован комплексом методов: морфолого-морфометрическим, рентгенографическим, ^{14}C , методом стабильных изотопов. Поскольку помимо львиных костей, единично присутствовали лошадиные, идентификация волос проведена по стабильным изотопам и по палеодНК.

2.2.2. Череп носорога Мерка с р. Чондон

Летом 2014 г. в среднем течении р. Чондон, 70°12'с.ш., 137° в.д. у подножия берегового обнажения обнаружен крупный череп носорога (образец *F-4160*; Рис. 1, 2), морфологически отличный от шерстистого, хорошей сохранности, с полными зубными рядами. По данным коллектора, местного жителя Валерия Кривошапкина, в месте находки берег р. Чондон имеет высоту до 12 м и сложен льдистыми отложениями.

Полости черепа включали крупный хорошо окатанный уплощённый гравий и мелкую гальку (диаметром до 1,8 см) тёмно-серого цвета, а также тонкозернистый песок серовато-жёлтого цвета, свидетельствующие о пребывании в активной водной среде. Пазухи зубов были забиты «пробкой» из размельчённых остатков древесных растений, которая «запечатала» хорошо сортированный тонкозернистый песок. Признаки окатанности не выражены, однако

белёсо-зеленоватый налёт (следы деятельности микроорганизмов) на некоторых участках черепа свидетельствует о его пребывании какое-то время в субаэральных условиях или до попадания в мерзлоту, или после вытаивания.

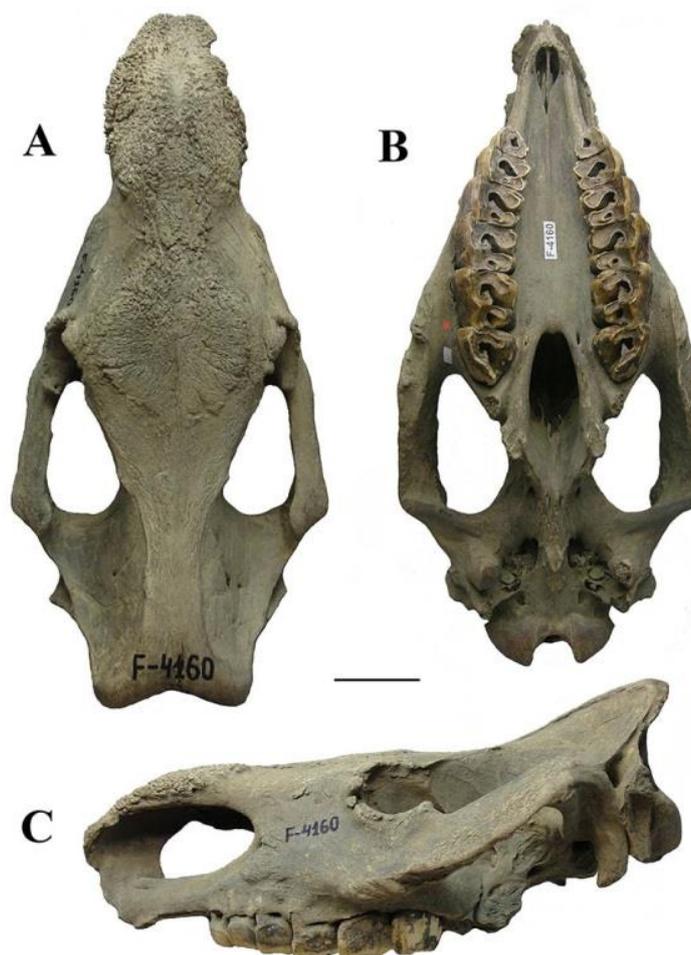


Рис. 2. Череп Чондонского носорога. А, В, С – вид сверху, снизу и сбоку

2.2.3. Труп бизона с р. Раучуа

В 2012 г. житель г. Билибино ЧАО Аркадий Репин, направлявшийся на моторной лодке в сторону метеостанции в устье р. Раучуа, обнаружил в 2 км выше устье возле низкого берега останки крупного парнопалого без головы (Рис. 1, 3).

Находка включала обе задние конечности до голени, а также большой (примерно 1,2 × 0,8 м) кусок шкуры, который ранее покрывал брюхо и частично бока животного. Часть внутренностей, отдельные погрызенные кости конечностей и позвоночника, а также ком шерсти лежали компактной группой. Шкура была мягкой и эластичной, не мумифицированной, т.к. мумия из-за полной дегидратации не поддаётся быстрому размачиванию.

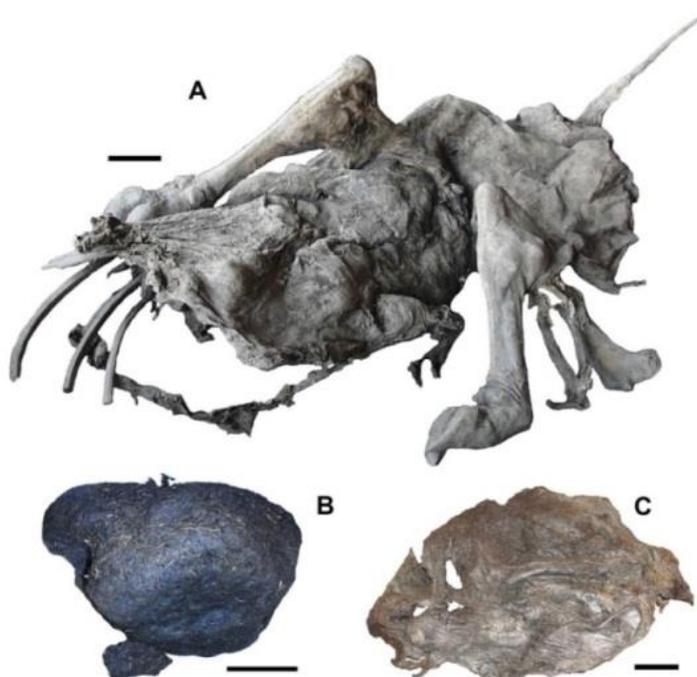


Рис. 3. Бизон с р. Раучуа, крупные фрагменты. А – круп с конечностями. В – содержимое желудка. С – брызжейка. Шкала: 10 см (Kirillova et al., 2015c, Fig. 2)

До высыхания шкура была неравномерной, в основном светло-коричневой окраски с пятнами пепельного цвета. После высыхания цвет стал тёмно-коричневым с чёрными пятнами, сама шкура усохла. Спустя примерно полгода хранения в гараже правая нога была на 2 дня замочена в воде для извлечения костей, шкура снова размягчилась, но оказалась менее гибкой, чем при поступлении. Это может указывать на то, что туша не таяла с момента от её попадания в мерзлоту до момента обнаружения.

Роговые чехлы копытных фаланг отделены от копыт. Правая бедренная кость была отдельно от туши, а левая соединена сухожилиями с большеберцовой костью. На шкуре держались семь ребер левой стороны, дистально соединенных с грудиной и неравномерно сломанных (три задних под суставной головкой, три передних и одно заднее – в верхней трети), несколько позвонков, половина тазовой кости и хвост. Брызжейка местами разорвана. Ткань желудка с содержимым имела площадь до $0,5 \text{ м}^2$, а основной фрагмент – $45 \times 45 \text{ см}$. Местами по периферии ткани сохранился слизистый слой и узкая полоса жировых отложений длиной до 40 см и площадью $14 \times 15 \text{ см}^2$, в мягких тканях и под шкурой местами достигая 8 см толщины.

2.2.4. Метаподии древнего бизона

Метаподиальные кости (МП) полорогих, называемые также «кости бегуна», представляют собой сросшиеся на первой неделе жизни в одну массивную кость третью и четвертую основные кости пясти (МК) и плюсны (МТ). Внутри МП сохраняется разделяющая

перегородка. Дистально сросшиеся эпифизы образуют единую валикообразную суставную поверхность, разделённую надвое в месте срастания костей (Рис. 4).



Рис. 4. Внешний вид и промеры пясти бизона. Для плюсны промеры те же: 1 – основная (полная) длина кости; 2 – ширина проксимального конца; 3 – ширина дистального конца; 4 – ширина диафиза (минимальная). Шкала: 10 см

Изучено 175 МП, в том числе 105 метакарпов и 75 метатарсов ископаемого бизона (№№ образцов приведены в главе 3), визуально и статистически разделённые на самцов и самок региона, собранные от междуречья рек Индигирка и Колыма в их среднем и нижнем течении (с-в Якутия) до долины р. М. Анюй (с-з Чукотка). Выборка с с-в Якутии полнее, в основном месте, в устье р. Тирехтях они отобраны полностью; материалы с с-з Чукотки взяты выборочно, исходя из максимальной сохранности и с учётом стоимости перевозки. Для сравнения изучены несколько МТ крупных оленей, современных и ископаемых: *Megaloceros* (*F-807*, *F-810*, *F-878*, *F-1443*), *Cervus* (*F-880*, *F-882*, *F-958*, *F-1424*), *Alces* (*F-879*, *F-1442*, *F-2612*, *F(R)-316*), *Rangifer* (*F-590*, *F(R)-274*, *F(R)-275*, *F(R)-303*, *F(R)-305*, *F(R)-306*, *F(R)-307*, *F(R)-308*) из регионов с-в России и Алтайского края. Все исследованные МП принадлежали взрослым и матерым особям (прирастание эпифизов полностью завершено).

2.2.5. «Алазейские мамонты» (мелкие зубы последней смены)

Серия из 24 полных верхних зубов М3 шерстистого мамонта (далее именуемые «алазейские мамонты»), включая пару очень мелких изолированных зубов *F-3326* и *F-3327* (Рис. 1, 5) одной особи, у которых корни были заполнены илистым осадком. Зубы собраны бригадой сборщиков бивня под руководством Алексея Виноградова на побережье Восточно-Сибирского моря между устьями рек Алазея и Малая Куропаточья. Коллекция включает М3 разного размера, в том числе другие некрупные экземпляры: *F-3889* и *F-1959*. Все образцы хорошей сохранности, содержат следы вивианита и местами окрашены солями железа.



Рис. 5. Зуб последней смены *F-3327* мелкого алазейского мамонта, вид буккально и с жевательной поверхности. Шкала: 10 см

2.2.6. Экскременты мамонта

Конечные продукты жизнедеятельности крупных млекопитающих из многолетнемёрзлых пород не являются копролитами, поскольку фоссилизации не происходит, причём их сохранность часто бывает превосходной. Этот распространённый тип находок, на наш взгляд, используют недостаточно полно. Нами комплексом методов изучены экскременты мамонта из двух удалённых друг от друга долин рек, в их среднем течении (образцы *F-552* и *F-3447*): 1) р. Индигирка в устье правого притока р. Тирехтях (Рис. 1, б), Республики Саха, в 40 км ниже пос. Белая Гора; 2) р. М. Анюй, Чукотский автономный округ, в 14 км выше пос. Анюйск (Рис. 1, б).

Образцы со Средней Индигирки (*F-552*, Рис. 6, А) обнаружены в торфяной линзе, расположенной в толще льдистых алевроитов, на высоте 3–4 м от уреза воды.

Образцы *F-3447* (Рис. 6 С) вытаяли из линзы тёмного льда, расположенной в основании торфяной линзы, оттуда во время весенних половодий на протяжении нескольких лет они вымывались, участвуя в формировании береговой осыпи и своеобразного шлейфа вдоль береговой линии М. Анюя (данные коллектора, местного жителя А. Месхе). Кости млекопитающих отсутствовали. Линза полностью разрушена боковой эрозией реки.

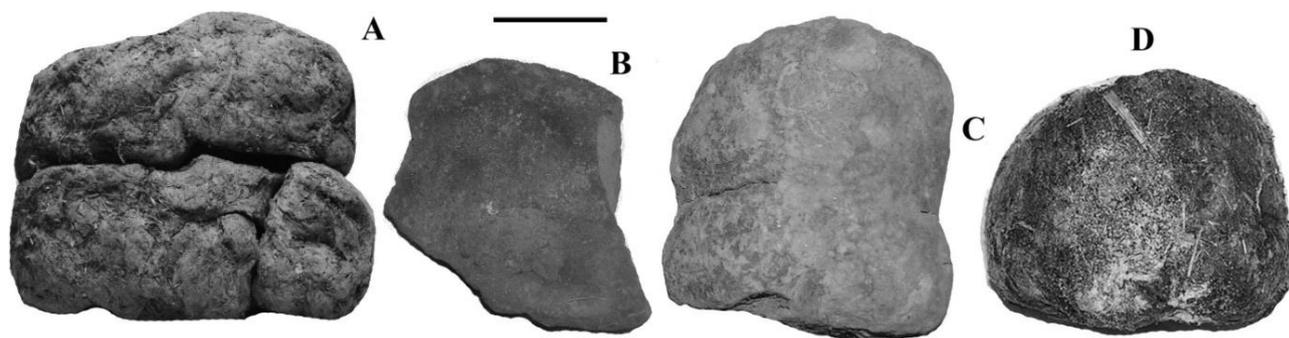


Рис. 6. Экскременты слонов и вмещающая порода. Экскременты: А, С – мамонта; D – крупного самца слона из Московского зоопарка; А – образец *F-552*; С – образец *F-3447*; В – торфяная плитка из этого же слоя. Шкала: 10 см (Kirillova et al., 2016a, Fig. 2)

2.2.7. Шерсть мамонта с р. Б. Чукочьа

В конце 1990-х годов житель пос. Андрюшкино Иван Христенко в среднем течении р. Б. Чукочьа обнаружил большое количество желтовато-серой шерсти мамонта (объёмом около 100 л), скатанной в крупные колтуны (Рис. 1), образец *F-2362*. В районе находки мёрзлая толща в основании берегового разреза сложена отложениями ледового комплекса, на котором залегают таберальные осадки – протаявшие под днищем термокарстового озера алевроиты ледового комплекса. Их возраст соответствует МИС 2 и МИС 3 (Каплина, Ложкин, 1979; Каплина, 2009). На уровне таберальных слоёв сохранились остатки озёрной террасы. Эти отложения спускаются к руслу р. Б. Чукочьа мощным мёрзлым оползнем, подрезаемым рекой. В месте находки высота берега составляет до 1,5, в межень до 1,8 м.

Шерсть и колтуны содержали большое количество органических и минеральных включений. При лабораторной разборке шерсти остатки объёмом 2 л выбраны/вычесаны вручную под биноклем. Одну часть составили мелкие фрагменты волос, другую — растительный детрит, остатки беспозвоночных и позвоночных животных и мелкие (5–10 мм) глинистые окатыши сероватого цвета. Исследовано 50 волос и 8 перьев птиц из внутренней части колтунов. Споры и пыльцевые зерна получены из средних частей четырех самых плотных (вероятно, прижизненных) колтунов. Большинство образцов состояло из разложившегося растительного детрита; в некоторых пробах содержалось до 50% минеральных частиц.

Остатки растений идентифицированы из разных фракций. Фракцию менее 0,5 мм использовали для поиска фитоцитов и пыльцы, а крупнее 0,5 мм – для макроскопического изучения. Обнаружены остатки водных беспозвоночных.

¹⁴C даты получены по шерсти, крупным остаткам растений и перьям птиц (Табл. 2).

2.2.8. Обугленные остатки представителей мамонтовой фауны

Приуроченность значительной части находок остатков крупных млекопитающих к отложениям «тёплых» межледниковий и межстадиалов (Томская, 2000) необходимо предполагает их участие в тафономических процессах, происходящих до и после захоронения. Мы предположили, что выглядящие как обугленные остатки (1) обуглены не обязательно именно огнём, но могли приобрести эти свойства иным путём и (2) являются показателями относительно тёплых условий осадконакопления. Для исследования специально отобрано и изучено комплексом методов несколько обугленных образцов из разных мест (Рис. 1, 7).

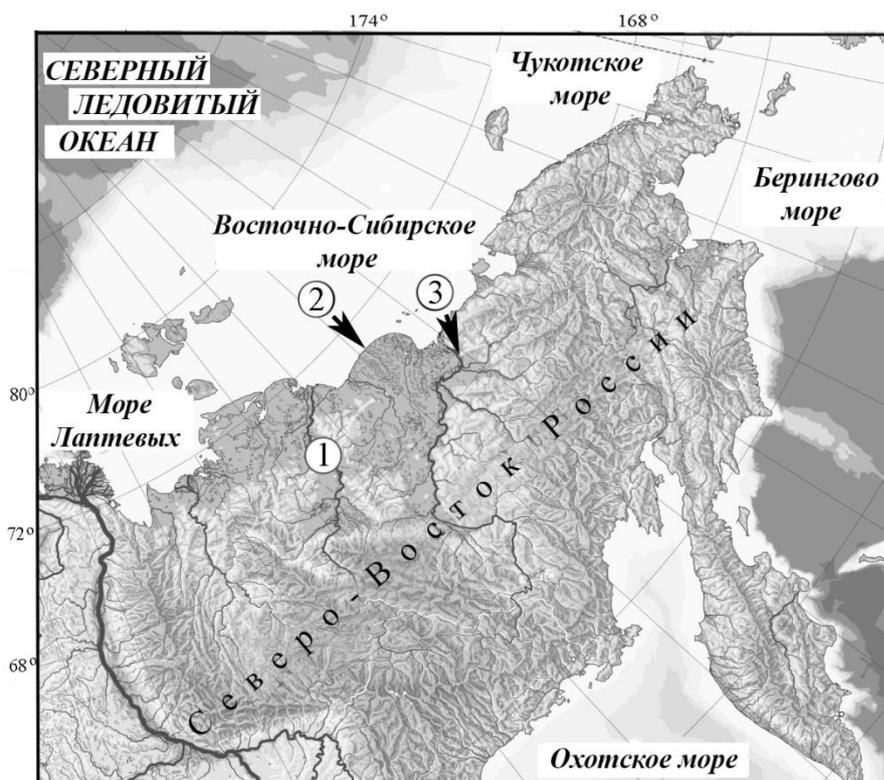


Рис. 7. Места находок обугленных образцов: 1 – р. Индигирка: черепа шерстистого носорога (*F-61*), бизона (*F-4236*) и пещерного льва (*F-4299*). 2 – р. М. Куропаточья: остатки одной особи шерстистого носорога (*F-506–F-509*). 3 – р. Колыма: рог шерстистого носорога (*F-1990*)

Череп, нижняя челюсть и оба рога от одной особи шерстистого носорога (Рис. 1, 8 А), без остатков мягких тканей, обнаружены в глубокой яме русла р. М. Куропаточья. В мокром состоянии рога и костные ткани были пластичны и легко деформировались, однако при высушивании затвердели. Цвет всех остатков в мокром состоянии был чёрный; в сухом – чёрно-бурый. Максимальная интенсивность окраски черепа была на его поверхности, тогда как ткань кости светлее. Носовой (естественным образом уплощённый) рог, утративший боковые филаменты, целиком угольно-чёрного цвета; его поверхность неровная, шершавая из-за беспорядочно ориентированных деформированных филаментов, особенно у основания. Лобный (максимально сохранивший округлую форму) рог в основании прокрашен неравномерно, что

подчёркивает его строение: наружная, наиболее обугленная часть, самая тёмная; внутренняя светлее, а центральная плотная часть (Чернова, Кириллова, 2010) выделяется более тёмным цветом (Рис. 8 А'). Ассоциированные череп и рога шерстистого носорога от одной особи чрезвычайно редки (Shidlovskiy et al., 2012), они свидетельствуют об отсутствии переноса и близости нахождения посткраниального скелета. Однако в данном случае скелет не был обнаружен, очевидно, из-за трудностей поиска в иле под водой.

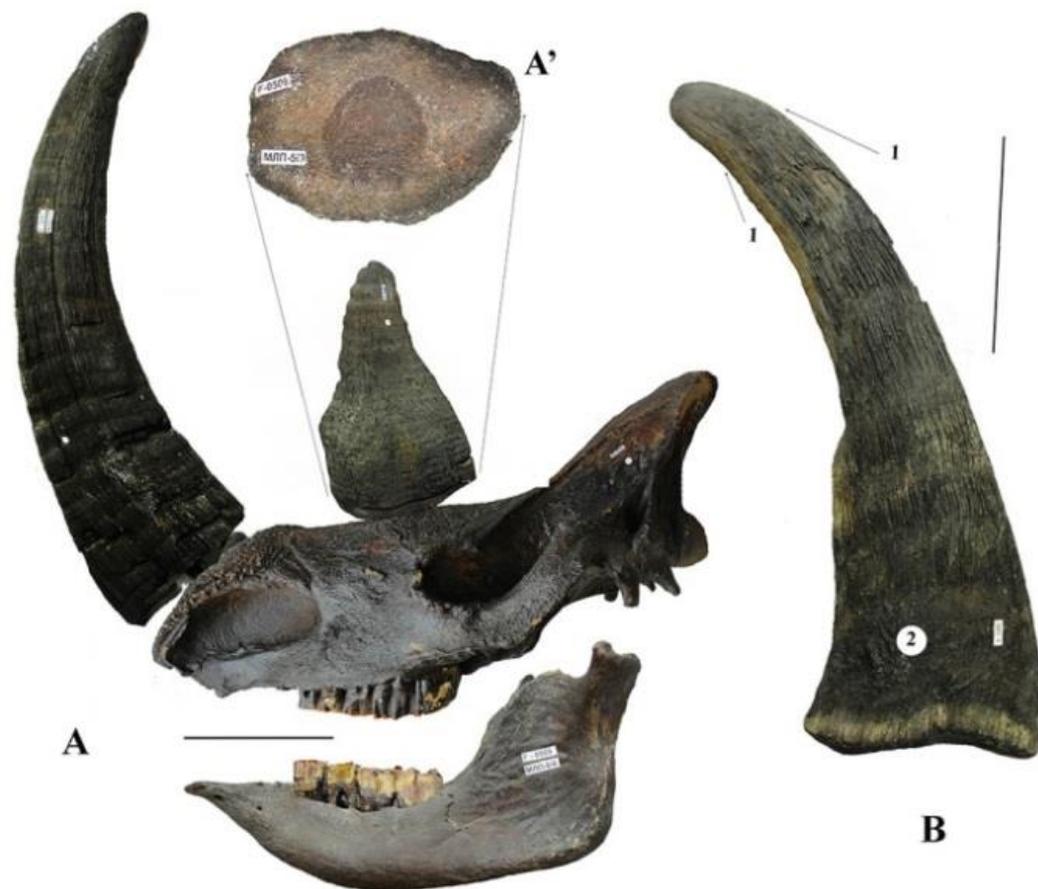


Рис. 8. Обугленные остатки шерстистого носорога. А – ассоциированные: череп *F-506*, носовой рог *F-507*, лобный рог *F-508* и нижняя челюсть *F-509*; А' – лобный рог, вид снизу. В – носовой рог *F-1990*: 1 – наружная (серая) часть; 2 – внутренняя (тёмная) часть. Шкала: 20 см.

Визуально схож с ним, т.е. выглядит обугленным, носовой рог шерстистого носорога *F-1990* (Рис. 8 В). Местами на его неповреждённой поверхности сохранились светлые участки (тонкая, до 1–2 мм корочка) серого цвета, под которыми, однако, ткань также почерневшая. Менее яркие, но очевидные следы обугливания несут также черепа пещерного льва *F-4299* (на лицевой части) и дистальные части роговых чехлов древнего бизона *F-4236*. У последнего череп покрыт тонким слоем вивианита синего цвета (Рис. 9 В), а зубы прокрашены местами до тёмно-коричневого цвета. Череп шерстистого носорога *F-61*, судя по примазкам и наполнению полостей, выпал из торфянистых отложений, его «обугленность» была наименьшей.

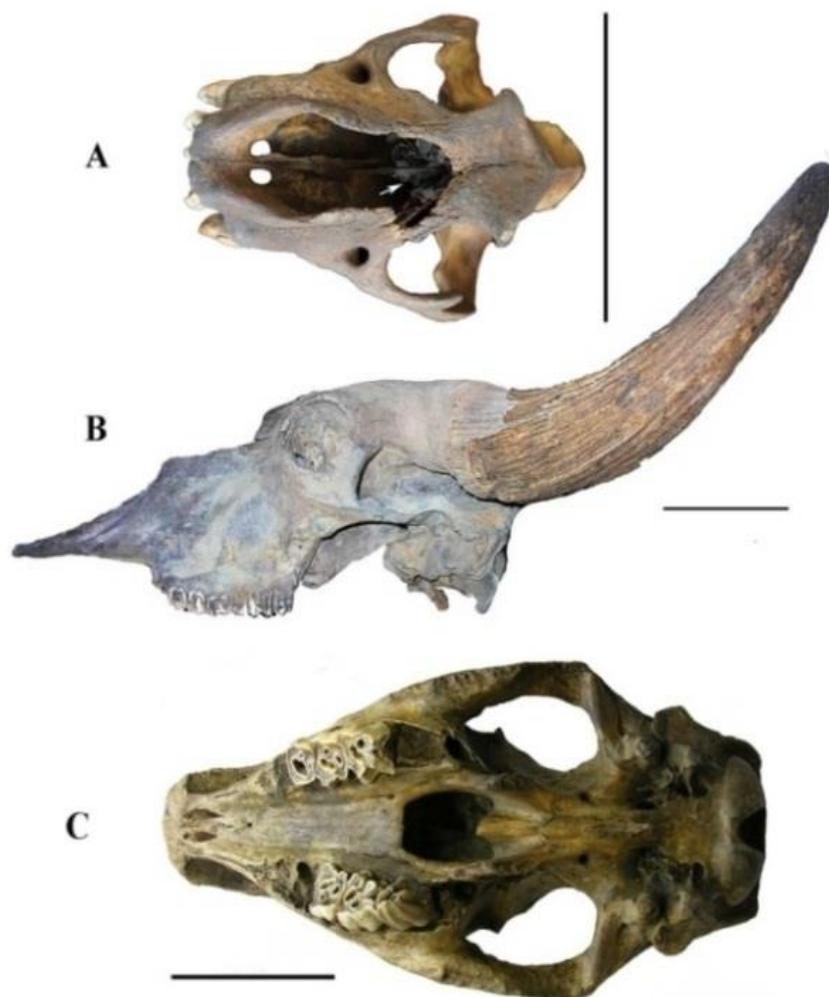


Рис. 9. Следы обугливания: А – на черепе пещерного льва *F-4299* (вид сверху). В – на роговых чехлах бизона *F-4236* (вид сбоку); видны также следы вивианита на костях черепа. С – на черепе шерстистого носорога *F-61* (вид снизу). Шкала: 20 см (Kirillova et al., 2021, Fig. 3)

2.3. Методологический подход к исследованию материалов и интерпретации полученных данных в палеогеографии

В работе применён *комплексный* подход к изучению объектов, т.е. использование нескольких взаимодополняющих и взаимопроверяющих методов. Также мы использовали традиционный для подобных исследований *принцип актуализма* при биологической и экологической интерпретации результатов.

Комплексный подход в географии появился давно. Ещё в древности были заложены основы комплексного изучения как природных объектов, так и социально-экономических связей и процессов. Одной из наиболее продвинутых стран был Китай, достигший самых больших успехов в естествознании ещё в IX–VIII вв. до н.э. Уже в это время при выборе места для крепости составляли карты для предполагаемых участков строительства с учётом

особенностей местности и занятия населения (Кобзев, 2007). Комплексный подход в своих исследованиях применял А. Гумбольдт, В.В. Докучаев и многие другие учёные.

С философской позиции, «в комплексном подходе объектом изучения является конкретная сущность явлений и процессов в аспекте ее привязанности к месту и времени. ... Так как одним методом (инструментом, источником сведений) ... можно обойтись не всегда, то происходит объединение усилий разных наук и методологий с учетом требования разносторонности информации. На практике подобный синтез может означать совместную работу специалистов разного профиля, использование методов и данных разных наук, соединение разных методологий и пр.» (Бакулина, 2011, с. 171).

Комплексный подход предполагает разбиение общей задачи изучения какого-либо объекта на более узкие и конкретные задачи, для решения которых должно привлекать разные методы исследования; результаты суммируют и анализируют, и получается объёмная, насколько возможно, всесторонняя характеристика объекта или явления. Для каждого конкретного исследования набор привлекаемых методов отличается; их сочетание и успех проекта во многом зависит от характеристики объекта, целей, квалификации специалистов и их готовности неформально и творчески подойти к работе.

Для географии и геологии необходимость комплексного подхода отмечал А.П. Павлов, автор термина «антропоген»; он указывал на важность изучения в комплексе четвертичных отложений: сравнительно-литологический метод дополнить изучением руководящих ископаемых и археологических данных (Карлов, 1949). В.И. Громов в классическом труде (1948, с. 46) указал *«единственно надёжный и правильный путь к обоснованию стратиграфии континентальных послетретичных отложений: это — путь комплексного изучения органических остатков и памятников материальной культуры доисторического человека; петрографический состав вмещающих пород должен рассматриваться как важный вспомогательный, но отнюдь не как единственный и основной критерий геологической датировки континентальных фаций антропогена»*.

После А.П. Павлова и В.И. Громова комплексный метод изучения новейших отложений развивал и внедрял К.К. Марков – выдающийся специалист в области палеогеографии, геоморфологии, физической географии. К.К. Марков продолжил традиции своих великих учителей – путешественников и исследователей – Б.А. Федченко, А.А. Борисяка, Л.С. Берга, Ю.М. Шокальского, Г.Е. Грум-Гржимайло, А.А. Григорьева, В.Н. Сукачева. В 1954 г. по его инициативе на географическом факультете МГУ организована Лаборатория палеогеографии (в 1968 г. преобразована в Лабораторию новейших отложений и палеогеографии плейстоцена). К.К. Марков впервые применил метод сопряжённого анализа в палеогеографии для

комплексного изучения опорных разрезов, используемый его учениками на практике (Руководство по изучению новейших отложений, 1987; Ербаева и др., 2019).

Основу палеогеографических исследований составляет реконструкция ландшафтно–климатических обстановок отдельных эпох на локальном, региональном и глобальном уровнях, а также последовательный анализ изменений природных условий в прошлом для понимания современной природы Земли» (Величко, Свиточ, 2014, с. 117).

Основным подходом к изучению палеогеографических объектов и древних физико–географических обстановок является принцип актуализма, позволяющий реконструировать прошлое на основании знаний о современных процессах и явлениях (Методы палеогеографических реконструкций, 2010). Дж. Хаттон полагал, что настоящее есть ключ к прошлому и будущему (Hutton, 1788), позже его идею развил в геологии Чарльз Ляйель. Принцип актуализма может быть принят как рабочая гипотеза до тех пор, пока факты не опровергают её. Однако он применим с учётом двух допущений.

Первое. В прошлом действовали те же силы, что и сейчас, поэтому знания о современных процессах и явлениях можно распространять на события минувших эпох, с одной стороны, и на будущее, с другой. Во многих случаях это справедливо. Современные процессы в горных ледниковых ландшафтах и зоне распространения многолетнемерзлых пород те же, что происходили в сходных природных условиях около 2 млн. лет назад и даже ранее. Поэтому известные сейчас процессы справедливо переносить на эпоху оледенений четвертичного периода и трактовать их, опираясь на опыт современных наблюдений.

Второе. В более давние эпохи природные составляющие могли быть уникальны, и современную обстановку нельзя переносить на них автоматически. Иллюстрацией служат реконструкции для палеозоя, обстановки которого существенно отличались от плейстоценовых. В данном случае использовать метод актуализма следует с осторожностью. Чем старше страницы геологической летописи, тем меньше записей об ушедших эпохах и организмах в них из-за больших изменений вмещающих пород, и тем важнее тафономический подход (Ефремов, 1950). Чем дальше от современности, тем с большими вероятностью и значимостью могут проявляться различия.

Актуалистический метод надёжен в применении к палеогеографии четвертичного периода. Независимо от того, считать её географической (К.К. Марков и его школа), геологической (Л.Б. Рухин, А.А. Борисяк, В.В. Белоусов, А.А. Богданов), либо пограничной между географией и геологией (В.И. Славин, Н.А. Ясаманов, Г.И. Лазуков) дисциплиной (по: Свиточ и др., 2004), она использует в комплексе и географические методы исследования (геоморфологические, палеоботанические, палеозоологические, палеопедологический, картографический), и геологические (палеонтологии, исторической геологии, литологии,

геофизики, геохимии и т.д.), и методы других естественных наук (физика, химия, математика, статистика). Специфику ландшафтов и климатов прошлого реконструируют, опираясь на принципы современной физической географии. Это подразумевает исследование отдельных составляющих географической оболочки, сочетание которых формирует данный тип ландшафта, и установление связи этого ландшафта с климатом.

Таким образом, применение принципа актуализма в рамках комплексного подхода к изучению палеогеографических объектов, реконструкции среды обитания и к интерпретации полученных результатов позволили нам компенсировать исходную «неполноценность» (отсутствие привязки к разрезу), которая при ближайшем рассмотрении оказалась кажущейся, многих из изученных образцов.

Далеко не все остатки организмов имеют шанс попасть в геологическую летопись (Guthrie, 1990), но и в ней в отложениях чаще всего сохраняются лишь фрагментарные свидетельства отдельных компонентов природных комплексов: почв, рельефа, ландшафта, растительного покрова, животного мира. В этих случаях палеогеографическая интерпретация опирается на географические закономерности сопряжённости. Полученные пространственные реконструкции служат основой для анализа динамики ландшафтной оболочки и климата в процессе эволюции биосферы. Такой подход используется при региональных и глобальных палеогеографических реконструкциях. Анализ последовательного и взаимосвязанного во всех аспектах развития природы проявился в исследованиях эволюции биосферы и климата; особенное значение он приобрёл, когда события на континентах получили чёткую корреляцию с эколого–климатическими обстановками в океане, для более общих реконструкций.

2.4. Методы изучения образцов

Учитывая отсутствие важнейшей компоненты – геологического тела, разрезов и привязки к ним, сопряжённый анализ в исходном широком понимании (Марков, Зорин, 1967; 1978; Методы палеогеографических..., 2010; Палеогеографические методы исследований, 2012) не мог быть выполнен, а результаты кажутся обеднёнными по сравнению с теми, которые достигаются при полном наборе данных. Однако этот существенный минус во многих случаях компенсирован привлечением набора методов, восполняющих информацию о вмещающих породах и среде. Основная часть их проведена моими глубокоуважаемыми соавторами, которые уже упомянуты с благодарностью во Введении. Выбор методов и Лабораторий определялся целями исследования, сложившейся традицией применения и доступностью.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ:

Метод ускорительной масс-спектрометрии (Accelerator Mass Spectrometry = радиоуглеродное АМС–датирование). Автор У. Либби. Метод используют для определения

абсолютного возраста органических остатков возрастом до 55000 кал. лет (Reimer et al., 2020). Измеряется по соотношению содержания радиоактивного изотопа ^{14}C к стабильным изотопам углерода. В природе углерод встречается в трёх видах, с массами атомов 12, 13 (стабильных) и 14 (радиоактивный). ^{14}C , образующийся в верхних слоях атмосферы под воздействием космического излучения из атомов азота, попадает в круговорот вещества Земли и включается в наземные пищевые цепочки в процессе фотосинтеза. После смерти организма поступление радиоактивного углерода прекращается, и его доля в организме со временем уменьшается в результате радиоактивного распада. Существуют международные соглашения (допущения) метода: (1) изучаемое вещество было в равновесии с CO_2 современной ему атмосферы; (2) концентрация ^{14}C в атмосфере постоянна, т.е. сейчас такое же, как и в древности; (3) применяется исходный период полураспада Либби, равный 5568 лет; (4) поправка на изотопное фракционирование вводится путем измерения $\delta^{13}\text{C}$ образца и приводится к стандартному значению -25 ‰; (5) даты считают от 1950 г. и выражают отметкой ВР (лет назад); (6) концентрация ^{14}C в атмосфере в 1950 г. определяется относительно первичного стандарта (щавелевой кислоты).

Содержание ^{14}C в обменном резервуаре Земли меняется из-за изменений интенсивности космического излучения, а также в результате испытаний ядерного оружия и сжигания топлива в больших масштабах. Результаты ^{14}C датировок важно проверять независимым методом, например, дендрохронологическим, возможности которого, однако, ограничены длительностью жизни деревьев. Для корректировки полученных данных построена т.н. калибровочная кривая, охватывающая 50000 радиоуглеродных лет (Зазовская, 2016; Reimer et al., 2020).

Датирование образцов проведено методом АМС в четырёх лабораториях: (1) Center for Isotope Research, Groningen University, г. Грёнинген, Нидерланды, (2) Australian Nuclear Science and Technology Organisation, Австралия и (3) ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” Института географии РАН, Москва, (4) NSF-Arizona AMS Laboratory. Выделение коллагена для АМС-датирования соответствовало стандартному протоколу (Brown et al., 1988); он был дополнен ультрафильтрацией (Bronk Ramsey et al., 2004). В двух первых лабораториях произведено измерение ^{14}C возраста полученных образцов. В третьей Лаборатории выполнена графитизация образцов с использованием системы AGE3, совмещенной с элементным анализатором vario ISOTOPE select (Elementar, Великобритания) (Nemes et al., 2010). Определение изотопного состава и графитизация исследуемого коллагена сделаны из одной навески. Полученные графиты спрессованы в мишени NEC пневматическим прессом (PSP, Ionplus). Измерение радиоуглеродного возраста проведено в Центре прикладных изотопных исследований Университета Джорджии, США (CAIS). Соотношение $^{14}\text{C}/^{13}\text{C}$ в графите измерено на 0.5 MeV тандемной системе ускоритель-масс-спектрометр 1.5SDH-

1Pelletron AMS. Все измерения проведены относительно ОХП стандарта, ^{14}C возраст рассчитан с использованием значения периода полураспада Либби. Даты скорректированы для естественного изотопного фракционирования. Опубликованные датировки наших исследований калиброваны по шкале IntCal20 А.Ю. Пузаченко (согласно Reimer et al., 2020) и приведены в Табл. 2. Остальные датировки в тексте приведены согласно источникам. Метод использован для определения абсолютного возраста остатков животных и, соответственно, времени их жизни, что в геологическом отношении совпадает.

Таблица 2. ^{14}C датировки изученных образцов

Образец, коллекционный №	^{14}C возраст, стандартное отклонение, лет назад до 1950 г	Код Лаборатории	Калиброванная дата, IntCal 20: среднее, стандартное отклонение, 95% интервал, лет назад до 1950 г.	Материал	Источник
F-4160	> 45000	GrA-64648	-	Дентин	Kirillova et al., 2017
F-522	41490 -480/+600	GrA-60516	44350±530, 45340-43210	Экскременты	Kirillova et al., 2016a
	42030 -460/+550	GrA-0624	44840±430, 45820-44050		
F-3447	> 45000	GrA-60514	-		
F-3326	>48000	GrA-64660	-	Дентин	Kirillova et al., 2020
F-3889	>48000	GrA-64666	-	Дентин	
F-4299	25030±70	IGAN _{AMS} -6916	29240±110, 29550-29070	Кость	Kirillova et al., 2021
F-4236	36805±170	IGAN _{AMS} -6921	41690±170, 42000-41360	Дентин	Kirillova et al., 2021
F-509	39500±180	IGAN _{AMS} -6917	42840±180, 43060-42610	Дентин	Puzachenko et al., 2021
F-3246	9497±92	AA-101271	10830±170, 11160-10520	Ребро	Kirillova et al. 2015
F-2678/48	>61000	OZQ-290	-	Ребро	Kirillova et al., 2015
F-2678/66	-	OZQ-291	-	Когт. чехол	
F-2678/70	28690 ±130	OZQ-292	32980±350, 33590-32250	Шерсть	
F-2362/1	>45 000	GrA-60510	-	Шерсть	Kirillova et al., 2016
F-2362/2	12750±50	GrA-60511	15210±80, 15380–15020	Растения	
F-2362/3	4115±40	GrA-60221	4660±90, 4830–4450	Перья	

Метод стабильных изотопов углерода, водорода, кислорода и азота

Метод широко применяется в естественных науках, в том числе географии, биологии, археологии. Основан на сравнении химических и биологических свойств тяжелых и лёгких изотопов. Изотопно-кислородный метод возник как метод определения температур древних морей (Методы палеогеографических реконструкций, 2010) по морским организмам, прежде всего, раковинам моллюсков. Позже его стали применять для районов с развитием ледниковых процессов и для стратиграфии (там же). В данном исследовании в качестве объекта климато-стратиграфических реконструкций по стабильному кислороду использовали эмаль зуба мамонта. Результаты метода стабильных изотопов углерода использованы для реконструкции диеты животных ледникового периода, чьи остатки были исследованы (около 180 экз.). Отбор проб весом 2–4 г проводился для всех изученных образцов. В двух случаях были взяты последовательные серии из одной и той же ткани: (1) из 40-см пряди хвостовых волос бизона с р. Раучуа (F-3246), нарезка ножницами через 1 см, и (2) из полосы эмали длиной 7,2 см с

боковой части пластины зуба алазейского мамонта (*F-3327*), отбор через 0,2 см. В первом случае выяснялась диета, во втором – температурные условия. Для отбора фрагментов кости или зуба использована косторезная машинка со сменными насадками, обычно с микродиском.

Для разделения изотопов используют метод изотопной спектрометрии. Анализируемое вещество, коллаген, извлекают и очищают в соответствии с протоколом ультрафильтрации (Brown et al., 1988; Bronk Ramsey et al., 2004). В среднем значения $d^{13}C$ и $d^{18}O$ обработанных образцов на 0,21‰ ниже и 0,26‰ и выше, соответственно, чем у необработанных образцов. Хотя обработка используется для удаления органических веществ и экзогенного карбоната, она потенциально может вызвать неожиданные химические эффекты и изотопные сдвиги даже при использовании современных материалов (Pellegrini, Snoeck, 2016). Учитывая в целом хорошую сохранность вещества зуба в условиях вечной мерзлоты, как было отмечено в исследованиях мамонтов северной Сибири (Genoni et al. 1998; Fox et al. 2007), возможно, разумно избегать химической обработки. Тем не менее, при изучении образца *F-3327* (алазейский мамонт) был проведён анализ и обработанных, и не обработанных проб (результаты одинаковы).

Элементарные и стабильные изотопы определяли с помощью EA-IRMS (Elementar varioMICRO CUBE, соединённого с Micromass Isoprime). Изотопные измерения образцов выполнены на Elementar varioMICRO Cube, соединённом с Isoprime PrecisiON IRMS (Elementar, Германия / Ionplus, Швейцария) и проанализированы в ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” ИГ РАН, Москва, Faculty of Science, Geology and Geochemistry cluster, Vrije Universiteit (VU), Амстердам.

Сходная задача возникла и при подготовке проб со скелета пещерного льва с М. Анюя.

Из примерно 107 образцов костей и 12 образцов волос, когтей, мышц, кожи разных представителей мамонтовой фауны и остатков растений экстрагировали костный коллаген модифицированным методом R. Longin (1971). Образцы промывали, сушили и взвешивали, затем обрабатывали в HCl до полной деминерализации. Затем промывали до нейтральной реакции дистиллированной водой, оставляя нерастворимый коллаген в слабокислом растворе (pH ~ 2,5). Раствор, содержащий нерастворимый остаток, нагревали в пластиковых пробирках при 90°C 24–36 ч для желатинизации коллагена, после чего центрифугировали, помещали в герметичную печь до полного испарения воды при 80°C. Затем экстрагированный без NaOH коллаген переносили в жестяные чашки для изотопного анализа. Образцы волос, когтей, мышц, кожи и растительных остатков промывали дистиллированной водой и затем сушили.

Метод инфракрасной спектрофотометрии (ИКС)

Метод основан на определении степени поглощения излучения ИК-волн исследуемым (облучаемым) веществом. Энергии колебаний при прохождении ИК-волн через образец зависят от типов атомов и функциональных групп. Инфракрасный спектр содержит ряд полос

поглощения; по их положению и относительной интенсивности делается вывод о составе изучаемого образца. Применяются специальные экспериментальные таблицы, связывающие частоты поглощения с наличием в образце определённых фрагментов молекул. С их помощью трактуют полученные данные. Этим методом исследованы визуально обугленные образцы: нижняя челюсть шерстистого носорога *F-509* (проба 1 – фрагмент 24x20 мм, с сильно обугленной стороны; проба 2 – фрагмент 24x20 мм с менее обугленной стороны; проба 4 – фрагмент 24x20 мм с торцевой стороны, минимальные внешние изменения) и носовой рог той же особи *F-507* (проба 3 – фрагмент 11x46 мм). Исследование произведено на ИК–Фурье спектрометре «Nicolet iS10» в Российском центре судебно-медицинской экспертизы, с целью изучения состояния органических и неорганических компонентов тканей для определения характера тафономических повреждений. Для контроля, согласно существующей в практике криминалистов методике, взята проба нативной кости мужчины 25–30 лет, давность наступления смерти 3 года, земляное захоронение: за этот срок изменения костной ткани минимальны. Подготовка проб велась по принятой в криминалистике методике Л.Л. Шафранского (Судебно-медицинское значение..., 1987).

В ИК-спектрах свежей нативной кости обычно наблюдаются интенсивные полосы поглощения, связанные с колебаниями PO_4^{3-} области $500\text{--}650\text{ см}^{-1}$ (деформационные колебания) и $900\text{--}1150\text{ см}^{-1}$ (валентные колебания), полосы поглощения аниона CO_3^{2-} $880, 1430$ и 1460 см^{-1} , а также полосы поглощения, относящиеся к колебаниям белковой части (амид III 1240 см^{-1} , амид II $1540 \pm 10\text{ см}^{-1}$, амид I $1660 \pm 20\text{ см}^{-1}$), включая метильные CH_2 и CH_3 группы ($2850 \pm 30\text{ см}^{-1}$, $2925\text{--}2970\text{ см}^{-1}$), а также полоса поглощения липидов $1740 \pm 15\text{ см}^{-1}$. Полосы поглощения $570, 610, 1050, 1120, 1430$ и 1460 см^{-1} характеризуют кристаллическую решетку апатита кости $[\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$.

ИК-спектр контрольного образца (глава 3) содержит практически все анализируемые пики, кроме липидов (в области 1740). Имеются пики обычной интенсивности амида I ($1659,68\text{ см}^{-1}$), амида II ($1543,58\text{ см}^{-1}$), амида III ($1241,34\text{ см}^{-1}$); пики деформационных ($562,8$ и $603,78\text{ см}^{-1}$) и валентных ($1031,46\text{ см}^{-1}$) колебаний ортофосфатов кальция, полосы поглощения аниона CO_3^{2-} ($871,93; 1417,66$ и $1451,44\text{ см}^{-1}$), метильных CH_2 и CH_3 групп ($2925,06\text{ см}^{-1}$) обычной формы и соотношений. В спектрах исследуемых проб с нижней челюсти и рога шерстистого носорога (*F-507* и *F-509*) анализировали и интерпретировали пики тех же компонентов. Поскольку не было контрольных образцов, адекватных исследуемым (ткань того же вида, сходных давности, внешней сохранности и условий нахождения), интерпретация результатов ИК основана на изменении сохранности в зависимости от времени и внешних воздействий, выявленных в ходе научных и экспертных исследований криминалистов (Звягин, 2009; Звягин и др., 2018, 2019).

МЕТОДЫ СВЕТОВОЙ И СКАНИРУЮЩЕЙ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

Исследования проведены в светооптических микроскопах Leica DMLS при увеличениях 10, 40, 63×, Carl Zeiss Axiostar Plus ('VEB Carl Zeiss', Jena) при увеличениях 100–400×, и Keyence Digital Microscope VHX-1000 ('Keyence Corporation', Japan), при увеличениях 5–50× и 20–200×. Использовали электронный сканирующий микроскоп (SEM): JSM-840A ('JEOL', Japan) с вакуумной установкой Edwards Sf150A ('Edwards High Vacuum International', UK).

Изображения объектов исследования с разрешением от 800 dpi получали при помощи сканера Epson Perfection 2580 PHOTO ('Seiko Epson Corporation', Japan). Анализы проведены в Институте экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Институте географии РАН (Москва), Институте физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН (Пушино), Институте экологии растений и животных РАН (Екатеринбург) и Aix Marseille Universite, CNRS Maison Mediterranee des Sciences de l'Homme (France).

Изучение эмали зуба методом СЭМ

Широко применяемый метод в биологии, криминалистике и т.д. для реконструкции происхождения мельчайших следов на разных поверхностях. В данном исследовании использован для изучения микроследов на эмали жевательной поверхности изученных зубов позднплейстоценовых млекопитающих (носорог Мерка, пещерный лев) для понимания их происхождения и диеты, а также для изучения строения шерсти млекопитающих и перьев птиц. Для анализа мезостирания взяты метрические и качественные данные отработанных методик (Kahlke, Kaiser, 2011). Для изучения микростираний и микроповреждений с помощью светооптической микроскопии выбраны четыре участка эмали хорошей сохранности, расположенные на дорсальных и латеральных стенках коронок. Для стандартного описания микростираний классифицированы на категории в зависимости от конфигурации, размеров и ориентации, согласно известной методике (Solounias, Semprebon, 2002; Semprebon et al., 2004). Выделены следующие основные категории: (1) крупные и маленькие ямки. (2) Параллельные грубые царапины и поперечные мелкие штрихи. (3) Расщепления. Подсчёт общего количества паттернов микростираний произведён на площади 4 мм² путем наложения на микрофотографию квадратной рамки со стороной 2 мм. Полученные данные пересчитаны на площадь в 0,16 мм² для сравнения с данными выше упомянутых авторов. Исследования проведены в ИПЭЭ РАН.

Палеоботанические методы:

– Спорово-пыльцевой

Этот метод является одним из основных при палеогеографических и многих других исследованиях. Широкое применение связано с тем, что многие растения продуцируют огромное количество пыльцы и спор, которые при захоронении могут сохраняться длительное время благодаря стойкости оболочек пыльцевых зёрен и спор, и имеют хорошо

дифференцируемые признаки, позволяющие идентифицировать таксоны разного ранга; наконец, обилие пыльцы позволяет применять статистические методы исследования (Сладков, 1967). Пыльца растений позволяет определять не только таксоны и растительные группировки, но также ландшафты, время, сезон и условия/генезис формирования включающих отложений. Основы метода заложены и развиты В.П. Гричуком (1940). Метод используется при стратиграфических корреляциях и палеоэкологических исследованиях в геологии и географии, а также в криминалистике. К недостаткам метода относится возможность дальнего переноса некоторых видов растений (например, сосны – до нескольких сотен километров). В данном исследовании метод сыграл ключевую роль при реконструкции возраста и среды обитания мелких мамонтов с побережья Восточно-Сибирского моря; кроме того, он применён при изучении экскрементов мамонта. Палинологические анализы выполнены в ИГ РАН, Москва; ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург и Marseille Universite, CNRS, France.

– Карпологический метод

Карпология как раздел морфологии растений изучает форму, строение и классификацию плодов и семян. Начаты и развивались палеокарпологические исследования в 20-х годах в СССР благодаря П.А. Никитину, П.И. Дорофееву, Ф.Ю. Величкевичу и др. (Никитин, 1957, 1969, Зюганова, 2002). В данном исследовании метод применен при определении растительных остатков в шерсти мамонта и пищевом коме бизона с р. Раучуа. Достоинством метода, помимо таксономической идентификации, является определение сезона и жизненного цикла растений, в зависимости от степени зрелости плодов и семян; при больших объёмах можно применять статистические методы. К недостаткам относится приуроченность к определённым типам отложений, развитым локально, и неполнота характеристики растительного сообщества, т.к. растения цветут и плодоносят в разное время.

– Фитолитный метод

Фитолиты («растительные камни») представляют собой кремнезёмные аморфные образования, формирующиеся в межклеточных пространствах и внутри клеток и освобождающиеся при отмирании растений. Они устойчивы к разрушению, сохраняются в процессах диагенеза и после прохождения через ЖКТ, позволяют проводить детальную таксономическую диагностику. В отличие от пыльцы, не подвержены дальнему переносу и, главное, предоставляют наиболее достоверную и детальную информацию о составе локальных растительных сообществ пастбищ. Фитолиты служат хорошим индикатором среды (Sangster, Parry, 1969; Twiss, 1987; Гольева, 2001). К недостаткам метода относится отсутствие индикационных форм в полынях, маревых и большинстве семейств разнотравья (двудольных трав); например, у представителей семейства *Caryophyllaceae* фитолиты вообще не выявлены (Гольева, 2001). Кроме того, по фитолитам трудно диагностировать деревья и кустарники.

Выделение лёгкой биогенной фракции, содержащей фитолиты, детрит, остатки тканей и эпидермиса, проводили с использованием тяжёлой жидкости (KJ + CdJ). Фитолитный анализ выполнен в ИФХиБП РАН, Пущино.

– Диатомовый метод

Диатомеи – одноклеточные водоросли, обладающие кремнезёмным панцирем (раковинками) и обитающие в водной (влажной) среде. Идентификация таксономического состава диатомей позволяет реконструировать биостратиграфические и палеогеографические задачи, в том числе реконструкцию среду обитания, условия накопления осадка. Большое количество створок диатомей в осадках позволяет применять статистический анализ. В данной работе сохранность остатков диатомовых водорослей из мозговых полостей черепов крупных млекопитающих помогла доказать отсутствие переотложения: их неповреждённые тонкие раковинки свидетельствует об отсутствии длительного переноса и переотложения. Это позволило утверждать, что включённый внутри образцов грунт характеризует время захоронения остатков (и жизни животного) и условия осадконакопления. Исследования проведены в ИФХиБП РАН, Пущино и ИГ РАН, Москва.

– Изучение макроостатков

Для изучения измельчённых остатков растений (в частности, детрита из шерсти мамонта с Б. Чукочьей и из зубов чондонского носорога) пробы разделяли просеиванием через сита с отверстиями диаметром 0,5 мм и 0,25 мм. Мелкую фракцию, до 0,25 мм, для фитолитного анализа обрабатывали 38% перекисью водорода и мацерировали провариванием в кислоте без добавления щёлочи и пирофосфата натрия. Необработанная фракция 0,5–0,25 мм просмотрена под биноклем МБС-9. Для древесных остатков применяли методику А.А. Яценко-Хмелевского (1954) и V.E. Venkova and F.H. Schweingruber (2004). Побеги хорошей сохранности из зубов чондонского носорога были залиты в силиконовый герметик; поперечные срезы толщиной 12–16 µm сделаны на микротоме, окрашены сафранином, идентифицированы в проходящем и отраженном свете (Kirillova et al., 2017).

Сочетание в одном исследовании комплекса палеоботанических методов даёт наиболее достоверные и ценные результаты.

Изучение остатков пресноводных ракообразных (дафний)

Обычно в ископаемом виде от них сохраняются только челюсти и эфиппии.

Эфиппий – это модифицированная, сильно хитинизированная, характерно скульптурированная часть спинной раковины гамогенетических самок отряда клadoцер Anomopoda (Котов, 2013). Он выбрасывается вместе с покоящимися яйцами, которые он закрывает и защищает (Green, Figuerola, 2005; Котов, 2013). Эта стадия жизненного цикла клadoцер особенно устойчива и поэтому хорошо сохраняется в породе. Изучение эфиппий из

озёрных отложений является важной частью палеолимнологии. Возможна идентификация кладоцерных эфиппий по родам, а в некоторых случаях даже по видам (Freu, 1964; Smirnov, 2011; Frolova et al., 2014). Для палеоэкологических реконструкций обычно используют остатки кладоцер, крупных жаберных раков используют редко.

Палеоэнтомологический метод

Палеоэнтомология появилась в России в самом начале XX века благодаря инициативе А.В. Мартынова, занимавшегося древнейшими представителями группы. Изучение остатков насекомых из отложений С-В СССР инициировал А.В. Шер, объединявший разные виды анализов. Пример подобного рода исследования – реконструкция палеосреды и её динамики на протяжении 50–12 тысяч лет для п-ва Быковского на побережье моря Лаптевых служит (Sher et al., 2005). Метод позволяет реконструировать среду благодаря обитанию ряда видов в определённых биотопах; использован при изучении экскрементов мамонта и органических остатков из его шерсти. Поскольку остатки насекомых очень хрупки, их наличие указывает на инсцитность. Анализ проведён в ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург.

ГРАНУЛОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГРУНТА МЕТОДОМ ЛАЗЕРНОЙ ДИФРАКТОМЕТРИИ

Гранулометрический метод – один из методов литологического изучения рыхлых отложений – обеспечивает определение соотношений частиц разного размера в породе по скорости осаждения, исходя из чего определяется генезис этих пород. Изучали только минеральную часть осадка, как наиболее устойчивую к диагенезу. Органическое вещество и карбонаты удаляли в процессе предварительной подготовки. Анализ проведён на гранулометре Malvern Mastersizer 3000 в ИГ РАН, Москва. Этот метод наряду с палеоботаническими позволил реконструировать среду обитания мамонта, носорога и пещерного льва, чьи остатки были изучены. Грунт для изучения взят из мозговых полостей их черепов и рассматривается нами как вмещающая порода, несмотря на то, что все образцы подъёмные. Основанием для этого служит, во-первых, замкнутость и защищённость от внешнего воздействия самих полостей; во-вторых, уплотнённость включённого грунта и в-третьих, состав породы и наличие хорошо сохранившихся хрупких остатков водных организмов.

СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Широко применяемые практически во всех отраслях знаний и учёта статистические методы применимы там, где данные выражены в числах и их количество достаточно для проведения разных видов статистического анализа. В нашем случае обработана выборка метаподий бизона (Kirillova et al., 2018) для определения пола и сравнения с определением пола по морфологическим признакам; применён анализ главных компонент в STATISTICA 6.0 на основе ковариационной матрицы для стандартного набора из семи измерений пястных костей

(Lewis et al., 2005). Статистический метод ограниченно применим к ископаемым остаткам крупных плейстоценовых млекопитающих в силу их малочисленности.

МЕТОД палеодНК

Самый молодой метод из применённых в исследовании. Основан на амплифицировании и ограниченном секвенировании ДНК из древних остатков. Образцы из многолетнемёрзлых пород представляют собой наиболее удобный материал в связи с хорошей, как правило, сохранностью. Палеогенетический метод применён в нескольких исследованиях в качестве вспомогательного (чондонский носорог, алазейский мамонт, анюйский лев и др.). Анализ проведён в (1) University of California, Santa Cruz, США, (2) Department of Biological Sciences, University Buffalo, USA и (3) Museum of Natural History, Швеция.

ЗООЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Сравнительно-анатомический метод (морфология и морфометрия) использован при идентификации костных остатков млекопитающих. Идентификация подразумевает определение анатомической принадлежности, таксона (насколько позволяет материал, желательно до вида), по возможности пол и возраст, индивидуальные особенности (включая патологии), целостность кости, наличие погрызов, обугленность, сохранность, цвет и другие признаки. Прижизненные характеристики отделялись от посмертных. Для сравнения использованы современные остатки млекопитающих (коллекции Национального альянса Шидловского и Зоомузея МГУ). Промеры костей и черепов основных представителей мамонтовой мегафауны (мамонт, носорог, бизон, пещерный лев) проведены по общепринятым методикам, как универсальным (von den Driesch, 1976), так и более узким (Guérin, 1980; McDonald, 1981; Argant, 1988, 1991; van der Made, 2010). Крупные объекты промерены стационарным измерителем, сделанным П.Е. Колесниковым по рисунку von Driesch (1976, p. 10).

При изучении зубов мамонта применены общепринятые методики разных авторов (Дуброво, 1960; Громова, 1965; Maglio, 1973; Гарутт, Форонова, 1976; Форонова, Зудин, 1986; Foronova, Zudin, 1999). Для определения генерации зубов использованы наработки В.Е. Гарутта и А.В. Шера (Шер, Гарутт, 1985 а, б). Анализируются размеры коронки (длина, ширина и высота), число пластин на 10 см (частота), толщина эмали. Неполные эмалевые пластины на передней и задней частях коронки, которые не находятся на корнях зуба, талоны, в зубной формуле обозначены буквой “t”. Для сравнимости описываемых материалов с данными западноевропейских работ указано количество полных пластин без талонов. Для случаев, когда передняя часть коронки стёрта, подсчёт пластин проведён с учётом данных о наличии у мамонтов на переднем основном корне зуба трёх пластин, не считая талона (Шер, Гарутт, 1985 а, б). Зубы и другие некрупные объекты промерены (а) измерителями, сделанными С.Т. Слесаревым; (б) штангенциркулями ШЦЦ-1-300, ШЦЦ-1-500.

Метод регистрирующих структур (РС) широко используют для определения индивидуального возраста, сезона гибели и биологического статуса млекопитающих. Термин РС был предложен «для таких анатомических структур организма, которые в процессе своего роста фиксируют изменения физиологического состояния особи, меняя морфологию формирующихся частей, и длительное время сохраняют эти изменения. Основные РС наземных позвоночных – костная ткань и ткани зуба. Эти структуры слоисты по своей морфологии и в разной степени кальцинированы. К РС относятся и роговые образования (кератиновые дериваты кожи)... Хотя отдельные упоминания ростовых слоев известны с 19–го века, их интенсивное изучение началось с середины 20–го века» (Клевезаль, Смирина, 2016, с. 872).

Метод РС основан на неравномерности прироста тканей в течение года, отражающей сезонную периодичность обмена веществ. В результате в костной и зубных тканях, а также в рогах, коже и т.д. формируются ростовые слои. Их число обычно соответствует числу прожитых лет (в случае костных тканей) или возрасту зуба. Для определения возраста млекопитающего необходимо учитывать возраст прорезывания конкретного зуба и время начала формирования в нём годовых слоёв (Клевезаль, 1988, 2007; Клевезаль, Мина, 1973; Клевезаль и др., 1991). При подготовке диссертации исследованы годовые слои в цементе (а) верхнего щёчного зуба шерстистого носорога, с успешной попыткой корреляции жизненных циклов, отражённых в цементе и носовом роге одной особи, и (б) носорога Мерка с р. Чондон.

2.5. Пример комплексного изучения подъёмного материала

Результаты комплексного изучения серии подъёмных зубов МЗ мамонтов с побережья Восточно–Сибирского моря (Kirillova et al., 2020), не могли быть получены ни одним из применённых методов. Для данного участка не известны опубликованные данные по береговым обнажениям, к которым можно бы было привязать находки. Зубы имеют малые размеры и «неполное» число дентиново–эмалевых пластин. По морфологическим и морфометрическим признакам точно установлен вид – мамонт шерстистый, известный со второй половины среднего плейстоцена до середины голоцена. Ожидалось, что мелкие алазейские зубы, как и врангелевские, голоценовые. Однако ^{14}C датировки дали запредельный возраст, свыше 45000 лет. Эволюционный уровень зубов по стандартным параметрам (пропорции коронки, толщина эмали, число пластин/10 см) исключал средний плейстоцен. Сохранность образцов (примазки вивианита на поверхности, прокрашенность солями железа и марганца) предполагала захоронение зубов и существование мамонта в относительно тёплом климате, что требовало дополнительных доказательств (они были получены позже). Важнейший вопрос геологического возраста и генезиса зубов решило изучение вмещающей породы, сохранившейся внутри большого корня зуба, двумя методами.

Спорово–пыльцевой метод показал, что мамонт обитал в стадию межледниковья, одинаково вероятную как для среднего (но он уже исключён, см. выше), так и позднего плейстоцена. Существенным стало обнаружение пыльцы теплолюбивых водных растений (кубышка малая, кувшинка), произраставших в это время далеко за современным Полярным Кругом. Методом совмещённых ареалов видов, представленных в СПС, реконструирована годовая палеотемпература в регионе находки, минимально на 8°C выше современной. Такие условия в позднем плейстоцене здесь были только в последнее – казанцевское МИС 5e – межледниковье. Палеоботаническими и гранулометрическим методами реконструирована среда обитания мамонта и условия осадконакопления: значительная обводнённость территории, распространение луговых ландшафтов, относительно теплолюбивая водная растительность.

Методом стабильных изотопов по $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ зубной эмали реконструирована палеотемпература, показавшая превышение современной примерно на 11°C, подтвердив палинологические данные. Методом СЭМ по микроследам на эмали жевательной поверхности реконструирована травянисто-кустарничковая диета мамонта. Наконец, генетический анализ митохондриальной ДНК, выделенной из зуба, выявил, что, вопреки ожиданию, мелкие мамонты генетически не отличаются от рослых; это один и тот же вид. Исходя из этого, основной причиной уменьшения размеров остаётся изменение условий обитания, сужение пространства ресурсов.

Таким образом, использование десяти методов для изучения одного зуба (с привлечением серии других зубов) позволило не только ответить на традиционные вопросы, ставящиеся при изучении палеогеографических объектов (время, среда, биота), но и выделить особую стадию в развитии мамонтовой линии: незавершённая дворфизация мамонта на континенте (Kirillova et al., 2020).

Аналогично, путём оптимального сочетания наиболее подходящих в каждом конкретном случае методов, были изучены все образцы в данном исследовании.

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

Изучение остатков млекопитающих как таковых и сопутствующих им свидетельств прошлого (грунт, заполняющие полости, включённые органические остатки) позволяют реконструировать генезис отложений, геоморфологию места гибели животного, состав окружающей растительности, климатические условия и время захоронения остатков. Поскольку в геологически последнее соответствует времени жизни млекопитающих, в итоге получаем реконструкцию среды их обитания. В главе 3 приведено описание изученных образцов.

3.1. Анюйский лев

До находки скелета пещерного льва в 2008 г. на р. М. Анюй в России и бывшем СССР были известны в основном редкие не ассоциированные находки. Описание скелета приведено в Приложении 4. ^{14}C возраст приведён в Табл. 2.

Диета анюйского льва, коллекция F-2678, по стабильным изотопам

Исследование остатков пещерного льва из некоторых местонахождений Германии показало их питание преимущественно северными оленями и подсосными пещерными медвежатами (Bocherens et al. 2011; Diedrich, 2011); реконструированы пищевые привычки пещерных львов Восточной Берингии (Fox-Dobbs et al., 2008).

Жертвами анюйского льва были в основном крупные копытные (бизон, овцебык, шерстистый носорог и лошадь). Однако анализ может однозначно определить пищевой объект только тогда, когда изотопный состав пищевого объекта оригинален и находится на границе изотопного поля потенциальной жертвы (Bocherens et al., 2011). В нашем случае несколько пищевых объектов находились точно в центре изотопного поля. Следовательно, анюйский лев мог питаться всеми перечисленными видами копытных.

Относительно низкий диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в нашей выборке пещерных львов с М. Анюя (Рис. 10, 11), по-видимому, показывает, что их рацион был более или менее однородным. Фактор трофического обогащения костным коллагеном у этого вида составляет в среднем 3,8 ‰ для $\delta^{15}\text{N}$ (Bocherens et al., 2015). Используя опубликованные данные (Bocherens et al., 1995, 1996, 2011, 2015; Fox-Dobbs et al., 2008, Kirillova et al., 2015), мы сравнили значения $\delta^{15}\text{N}$ у пещерных львов и потенциальных жертв в разных регионах (Рис. 10, 11, 12А). Этот анализ предполагает, что *P. spelaea* мог есть бизона, овцебыка, лошадь и северного оленя, тогда как регулярное поедание мамонта (который обычно имеет очень высокие значения $\delta^{15}\text{N}$) маловероятно. Коэффициент трофического обогащения $\delta^{13}\text{C}$ составляет около 1,1 ‰. Анализ

значений $\delta^{13}\text{C}$ у *P. spelaea* и потенциальных жертв (Рис. 12 В) подтверждает, что северные олени не были привычной добычей в большинстве регионов.

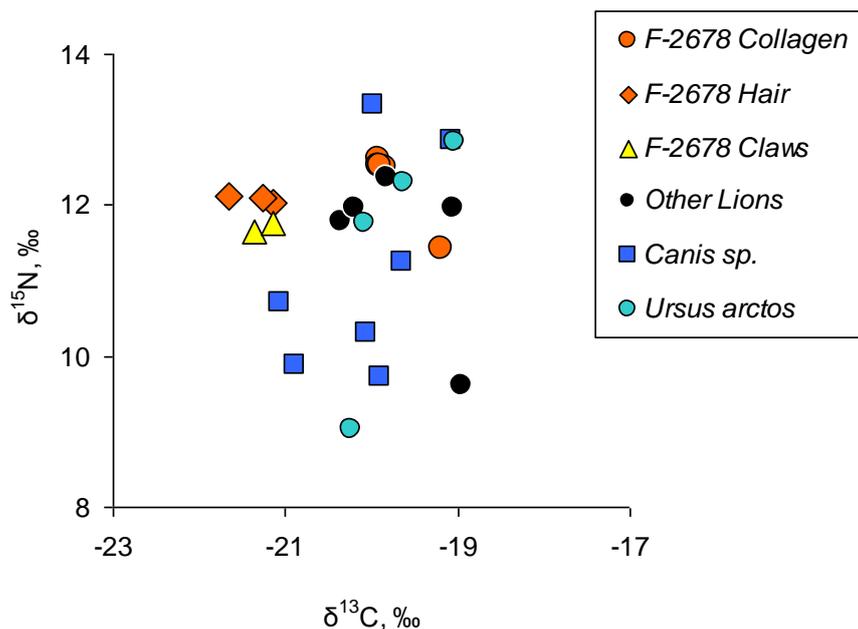


Рис. 10. $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ композиция костей, волос и рогового чехлика от когтя анойского льва, F-2678, и костного коллагена других крупных хищников (Kirillova et al., 2015b, Fig. 11)

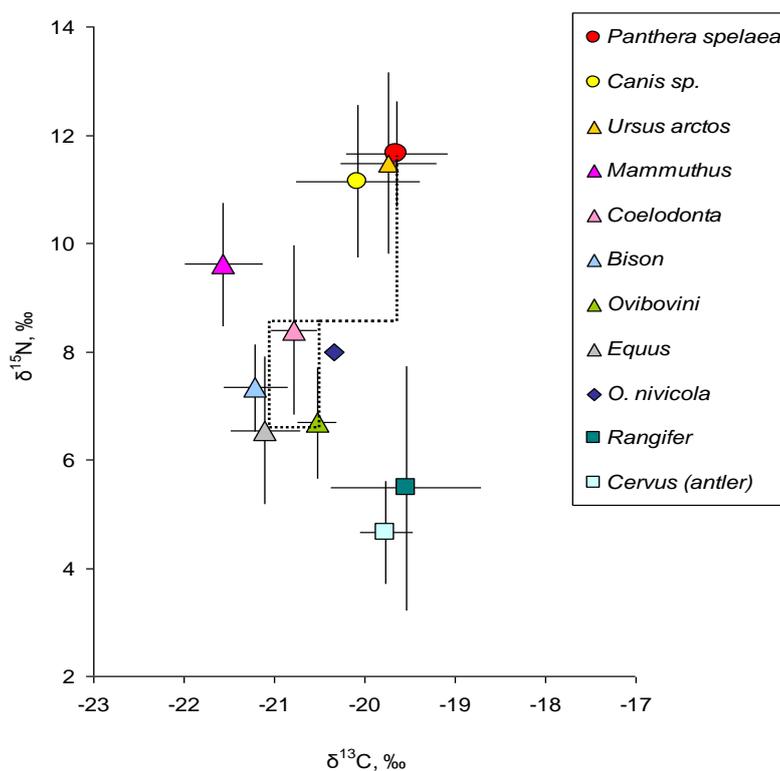


Рис. 11. Средние значения (± 1 SD, $n = 7$) $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для костного коллагена пещерного льва с-в России, других крупных хищников и фитофагов из коллекции Ф.К. Шидловского. Потенциальные жертвы пещерного льва (в прямоугольнике) согласно Bocherens and Drucker (2003) (Kirillova et al., 2015b, Fig. 12)

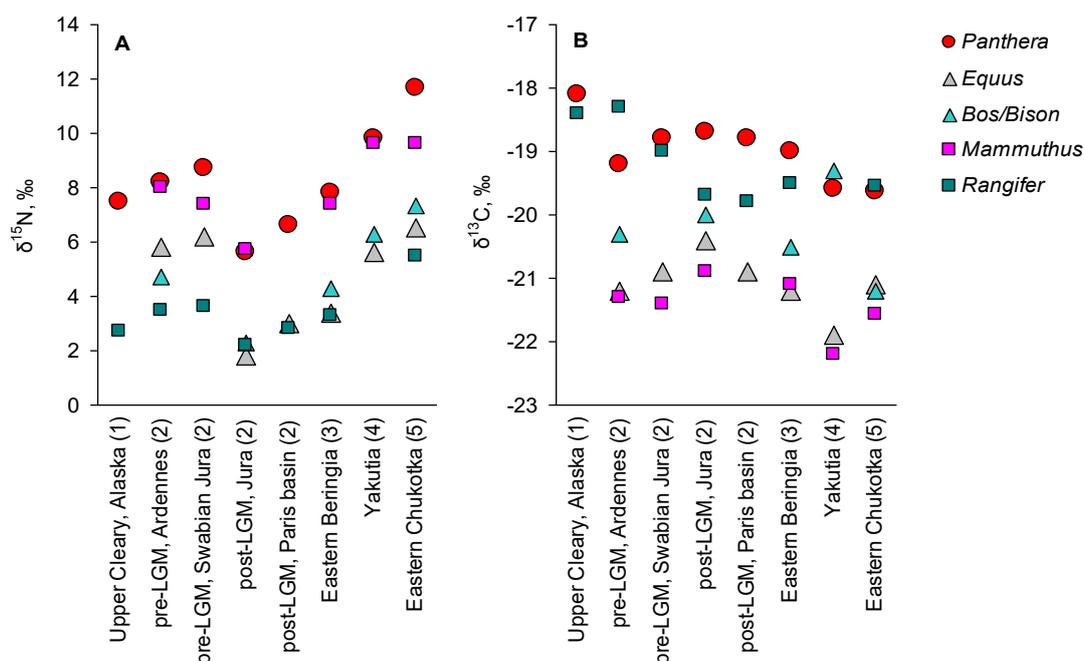


Рис. 12. Значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ пещерного льва и крупных фитофагов, по (1) Vocherens et al., 2011; (2) Vocherens et al., 1995; (3) Fox-Dobbs et al., 2008; (4) Vocherens et al., 2015; (5) Vocherens et al., 1996; (6) Kirillova et al., 2015

Ожидаемое трофическое обогащение ^{13}C между северным оленем и львом наблюдалось только в Западной Европе (Vocherens et al., 2011). Наиболее вероятной добычей анюйского льва мог быть бизон, а также лошадь. Образцы из Якутии (Vocherens et al., 1996) не подтверждают этот вывод, но в его исследовании бизон и лев были представлены по одному экземпляру, образцы сильно разнесены географически. Современные африканские львы могут добывать любую добычу, от мелких антилоп до взрослых слонов: коллективная охота часто является условием успеха. Выбор жертвы определяется её наличием, размером и численностью. Львы нападают на жертвы, которые есть в ближнем доступе. Небольшая доля северного оленя в рационе пещерного льва, скорее всего, свидетельствует о низкой численности этого вида в этом регионе в то время. Действительно, доля их костей среди других древних животных региона, по нашим наблюдениям, невысока.

3.2. Чондонский носорог (ЧН)

Находка далеко севернее Полярного Круга черепа носорога *F-4160*, хотя и заметно отличающегося от шерстистого, потребовала обоснования идентификации, которое вместе с определением индивидуального возраста приведено в Приложении 5.

Известны всего три вымерших рода четвертичных евразийских носорогов: *Elasmotherium*, *Coelodonta* и *Stephanorhinus*. В последнем роде выделяют четыре вида: *S. etruscus*, *S. hundsheimensis*, *S. hemitoechus* и *S. kirchbergensis* (Fortelius et al., 1993; Lacomat,

2006; van der Made, 2010). Типовой материал *S. kirchbergensis* (=носорог Мерка) включает несколько зубов, однако вид хорошо известен по другим хорошо сохранившимся материалам, включая черепа (Loose, 1975; van der Made, 2010).

Наиболее близки к носорогу Мерка китайские *S. choukoutienensis* среднего и позднего плейстоцена, а также и *S. yunchuchunensis* и *S. lantienensis* раннего плейстоцена. Первого из них первоначально относили к *S. kirchbergensis*, и недавно это снова было предложено, тогда как остальные таксоны считаются валидными (Tong and Wu, 2010).

Остатки *S. kirchbergensis* в России редки, но в последнее время их обнаруживают всё больше (Billia, 2007, 2008; Billia, Zervanová, 2015; Kirillova et al., 2017; Шпанский, 2016, 2017; Шпанский, Боескоров, 2018; Lobachev et al., 2021). Немногочисленность находок в Сибири, по мнению исследователей, связана с отнесением части его остатков шерстистому носорогу.

Микростирание эмали жевательной поверхности

Питание носорогов и хоботных сходно; для последних выявлено, что количественное соотношение основных категорий – ямок и царапин – свидетельствует о комплексной диете (Rivals et al., 2014): ветви, листья, трава. Жевательная поверхность зубов носорога несёт повреждения от трения верхних и нижних зубов о пищу и прихваченные частицы грунта. Крупные прямые длинные и широкие (9–30 μm) царапины-бороздки обычно сгруппированы параллельно друг другу. Кроме них, есть короткие тонкие штриховидные царапины, беспорядочно ориентированные и часто пересекающиеся. Многочисленные ямки разного размера (1–20 μm) и конфигурации (округлые, продолговатые, фестончатые, с выраженным центральным углублением) располагаются беспорядочно или в виде дуги и обнаружены, в основном, на латеральных сторонах зубов.

Количество микроследов разных категорий на разных зубах и участках их эмали отличается. Наиболее редки щербины-сколы и длинные, грубые и глубокие царапины, обычно располагающиеся параллельным пучком. Тонкие поверхностные царапины в виде коротких штрихов также локальны. Наиболее многочисленны индикаторы питания растениями открытых пространств: полиморфные ямки (Semperebon, Rivals, 2007). У ЧН многочисленны ямки и редки царапины, что указывает на преимущественное питание листовым и травянистым кормом, но крупные царапины указывают на присутствие в диете древесно-кустарниковой растительности.

¹⁴C возраст черепа ЧН запредельный (Табл. 2). В среднем течении р. Чондон геологический возраст пород, наиболее часто включающих остатки млекопитающих, по наблюдениям геологов-съёмщиков, соответствует зырянскому времени (Ломаченков, 1957). Исходя из этого, время существования ЧН было обозначено в диапазоне от 45000 до 70000 лет, что соответствует каргинскому межстадиалу, на границе МИС 3 и МИС 4 (Kirillova et al., 2017). В более поздней публикации, посвящённой носорогу Мерка с севера Якутии, один из авторов

настаивает на гораздо более древнем возрасте ЧН (Шпанский, Боескоров, 2018). Наше обоснование возраста ЧН и среды его обитания приведено в Главе 5.

Генетическая классификация ЧН по мтДНК подтвердила принадлежность носорогу Мерка и показала, что он относится к сестринской кладе по отношению к кладе шерстистого носорога (Kirillova et al., 2017).

3.3. Бизон с р. Раучуа

Помимо крупы F-3246/2, сохранились разрозненные кости посткраниального скелета, в основном очень хорошей сохранности, цветом от светло-палевого до коричневатого. Окрас неравномерный и может различаться в пределах даже одной кости. Это связано с разной интенсивностью контакта её разных участков с разлагающимися мягкими тканями. На некоторых костях и местами на мягких тканях примазки аморфного вивианита и белесоватого налёта, обычно появляющегося за счёт действия микроорганизмов в субаэральных условиях мелководья. Описание остатков бизона приведено в Приложении 6.

3.3.1. Тафономические наблюдения и возможные причины гибели

Некоторые кости, в том числе пястная, полностью свободны от мягких тканей, вместе с тем, они не несут на поверхности следов зубов, многочисленных на других костях. Это указывает на то, что мягкие ткани успели подвергнуться процессам разложения, которые, однако, прошли лишь частично. При обнаружении и после перевоза в Москву остатки не имели специфического гнилостного запаха, характерного для размороженной разлагающейся плоти. Это означает, что мацерация произошла до попадания в мерзлоту.

Степень утилизации туши значительна, но не максимальна. Разрушение скелета и его элементов соответствует стадии 1–2 (Haynes, 1982). Первыми волки повреждают область таза, бёдер, рёбра и позвонки (Haynes, 1981), как и в данном случае. Часть костей бизона сохранила следы зубов крупного хищника. Тонкие иногда параллельные следы от клыков на диафизах крупных трубчатых костей, скорее всего, возникли при финальном обгладывании свежей плоти недавно убитой жертвы (когда основной голод уже купирован). По наблюдениям Ф.К. Шидловского на Чукотке, три взрослых волка способны почти полностью обглодать тушу взрослого северного оленя весом около 60 кг в течение 20 минут, оставив только маломясные части дистальных конечностей, часть шкуры, желудок и кишечник. Чтобы добыть и съесть гораздо более крупную жертву – бизона – нужны усилия стаи волков.

Состав и сохранность остатков (как указано выше, кусок шкуры; связно и отдельно расположенные кости конечностей, включая слабо повреждённые передние автоподии с мягкими тканями; практически отсутствие мяса; расщеплённые растерзанные сухожилия; позвонки в анатомической связке и отдельно, с высохшим спинным мозгом и обломанными

остистыми отростками; сломанные мало погрызенные рёбра; желудок с содержимым и отсутствие остальных внутренних органов) дают картину, аналогичную таковой после трапезы волчьей стаи, их охота часто бывает успешной, что известно по современным наблюдениям (Haynes, 1981, 1982, 1988; Fosse et al., 2012). На некоторых костях погрызы весьма значительны, однако ни в одном случае они не разрушили полностью эпифизы крупных костей или позвонки. Это может указывать на насыщение хищников, закончивших трапезу до полной утилизации добычи, как бывает при обилии пищи (Haynes, 1981, 1982), или на внезапную недоступность пищи (например, затягивание трупа илом или попадание в бочажину). Таким образом, бизон съеден именно волками. Два других крупных хищника ледникового периода – медведь и пещерный лев – могли в одиночку управиться с массивной жертвой. Однако от нападения льва (не отмечен в голоцене) остаются следы когтей на коже, как на трупе Blue Babe (Guthrie, 1990), либо следы клыков на костях (например, Kirillova et al., 2009), которые здесь не отмечены. Трапезы медведя сопровождаются сплошным повреждением костей, чего также не выявлено.

3.3.2. Изотопные сигналы бизона с р. Раучуа

Изотопный сигнал по $\delta^{15}\text{N}$ содержимого желудка аналогичен таковому у других крупных фитофагов с-в Азии, кроме северного оленя, поедающего ягель. Изотопные сигналы с пучка хвостовых волос (шаг 1 см) показали повторяющиеся изменения изотопного состава С и N по длине хвостовых волос (Рис. 13).

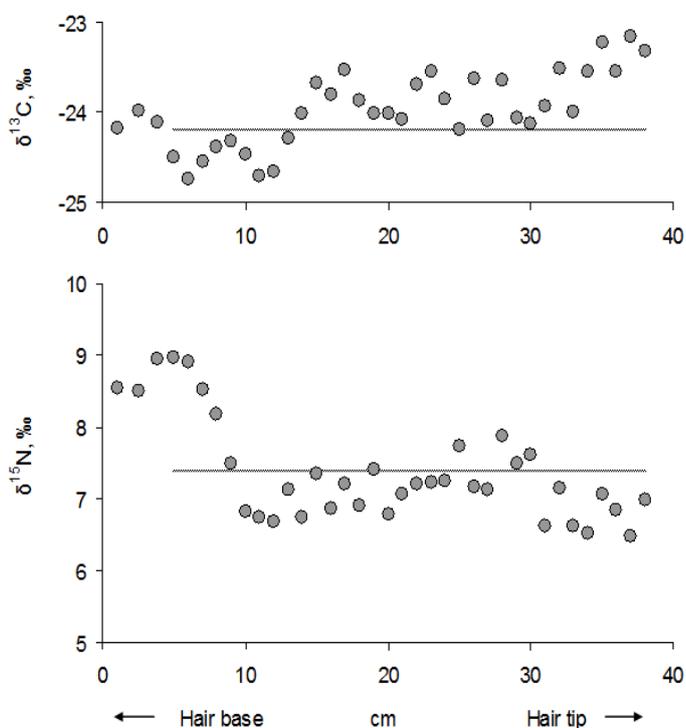


Рис. 13. Композиции стабильных изотопов в хвостовых волосах бизона с р. Раучуа.

A – углерод. B – азот. Одна точка соответствует одной пробе (Kirillova et al., 2015, Fig. 8B)

Резкое увеличение $\delta^{15}\text{N}$ и некоторое снижение значений $\delta^{13}\text{C}$ у основания волос может указывать на изменения в диете или сезонный стресс. Изотопный состав волос у основания соответствует изотопному составу дистальной части волосяного покрова. Это говорит о том, что с момента последней линьки волосы пряди удлинились не менее чем на 10 см. У бизонов основная линька происходит поздней весной (Зубр, 1979); скорость роста волос у крупных травоядных составляет около 1 мм в сутки (Schwertl et al., 2003; Zazzo et al., 2007). Соответственно, зверь погиб минимально через 100 дней после последней линьки.

^{14}C возраст бизона с р. Раучуа (Табл. 2) голоценовый. Пропорции костей отличают его от других бизонов с-в Азии относительной стройностью. Анализ мтДНК показал, что он входит в разнообразие других азиатских и североамериканских степных (и ныне живущих) бизонов, в базальном положении, и относится к новой отдельной кладе (Vershina et al., 2019).

3.4. Метаподии бизонов как источник информации по биологии и среде

МП являются собой очень удобный материал для палеобиологических исследований в силу следующих причин. Благодаря своей изометричности и значительной толщине компакты они устойчивы к разрушению и сохраняются лучше других костей скелета. Они несут основную нагрузку веса тела животного и подвержены влиянию локомоции; реагируют на среду обитания (условия содержания в случае домашних животных), в т.ч. комфортность и обеспечение пищей. МП реагируют как на внутренние процессы организма, возникающие при нагрузке на костно-мышечный аппарат, так и (в большей степени, чем скрытые под массивными мускулами «мясные» кости скелета) на поведенческие факторы (ломка наста, перемещение по пересечённой местности, столкновение с препятствиями, конфликты). Мы выявили наиболее типичные признаки – маркёры стресса, являющиеся реакцией на условия среды и специфику локомоции – контрфорсы на передней поверхности диафиза МТ и периостические изменения компакты на нижнепередней части диафиза МС и МТ. За редким исключением, признаки носят непатологический характер. Распределение этих признаков увязано с полом бизона, определение которого по МП см. Приложение 7.

3.4.1. Контрфорсы

Рассмотрены только явно выраженные признаки в виде островков или полос утолщённой компакты в верхне- и средне- передней части МТ (Рис. 14). У домашних овец исследователи увязывают их в настоящее время с естественными причинами: возрастом, полом и весом тела. Высокий процент встречаемости признака (до 23% взрослых животных, обычно самцов) предполагает его непатологическую природу. Возникновение признака как адаптация к условиям обитания, включая динамические нагрузки, признаётся многими авторами (Brothwell et al., 2005; Thomas, Grimm, 2011).

Контрфорсы отмечены на значительной части исследованных образцов, до трети в разных выборках. Почти все они расположены на внутренней стороне передней поверхности МТ. Только у № *F-4096* признак выражен на обеих сторонах передней части эпифиза; и только у *F-4099* на наружной стороне кости; у остальных – на внутренней (Kirillova et al., 2015c).



Рис. 14. Развитие контрфорсов на МТ бизона (по нарастанию признака). Слева направо: *F-4136*; *F-1659*; *F-4101* (в зеркальном отражении); *F-3806* (А – вид спереди, В – вид сбоку). Экземпляр без контрфорса *F-4248* (вид А – спереди и В – сбоку). Шкала: 10 см

Для сравнения рассмотрены признаки на МП других парнопалых: Приложение 8.

Наши исследования показали, что возникновение и развитие контрфорсов у бизона, как и у домашних овец (Thomas, Grimm, 2011), увязано с возрастными изменениями; однако, в отличие от овец, они отмечены преимущественно у самок бизона, у которых преобладающее развитие признака связано, по-видимому, с повышенной нагрузкой во время беременности. Контрфорсы обнаружены также по небольшим выборкам у ископаемых и современных оленей – благородного и лося; слабо развиты они у северного оленя, у гигантского оленя не обнаружены.

3.4.2. Изменения периоста на метаподиях

Преобразования компакты (периостит и контрфорсы) зарегистрировано на большинстве МП выборки. Нарастание признаков от минимального проявления до очевидной патологии (крайней степени развития) представляет непрерывную «линейку», что затрудняет отнесение к «норме» или «патологии» образцов из средней ее части.

Периостит (воспаление надкостницы), наиболее часто отмечаемое преобразование, может быть вызван воспалением, травмой или интоксикацией (Лукьяновский и др., 1984).

Причиной возникновения могут быть однократные закрытые механические повреждения надкостницы: ушибы, надрывы, разрывы связок в местах крепления, повреждения костей (Лукьяновский и др., 1984). Наиболее часто преобразована периоститом или иными болезнями костей передняя поверхность диафиза МП над суставом (слабо защищённая мягкими тканями).

Из местонахождения «Средняя Индигирка» происходит 39/37 МС, в том числе 18 от самцов (*F-537, F-1155, F-1274, F-1275, F-1277, F-1328, F-1329, F-1330, F-1331, F-1332, F-1333, F-1334, F-1335, F-1336, F-1337, F-1342, F-1343, F-1344, F-1345*: признак выражен на всех МС, особенно на *F-1274* – по всей передней и боковым поверхностям диафиза) и 15 самок (*F-1156, F-1273, F-1276, F-1338, F-1339, F-1340, F-1341, F-1348, F-1349, F-1351, F-1352, F-1353, F-1354, F-1355, F-4245* (*F-1340* и *F-1349* – пара). На МС *F-1156, F-1352, F-1353* и особенно *F-1351* имеется незначительное утолщение компакты по типу контрфорсов («попытка» образовать контрфорс?). Периостит выражен на *F-1156, F-1341* и *F-1273*. На 4/3 признак отсутствует; на 4 МК с визуально неопределимым полом: *F-1153, F-1154, F-1346* (попали в поле самцов на скаттерограмме), *F-1347* (поле самок) признак не обнаружен.

Из остальных местонахождений с-в Якутии происходит 45/45 МС, в том числе 22 от самцов (*Пясть 7, Пясть 14, Пясть 16, Пясть 19, Пясть 21, Пясть 23, Пясть 24, Пясть 28, Пясть 29, F-295, F-773, F-774, F-781, F-3433, F-3434, F-3810, F-3071, F-3072, F-3804, F-4294, F-4295, F-4296*; признак хорошо заметен на всех МС, особенно на *F-781* и *F-4296*); 19 самок (*Пясть 4, Пясть 5, Пясть 13, Пясть 15, Пясть 18, Пясть 20, Пясть 31, Пясть 30, Пясть 32, F-775, F-782, F-3430, F-3432, F-3435, F-3428, F-3448, F-3801, F-3802, F-3803*: признак выражен на всех, но слабо. У образцов *Пясть 15; F-3428; F-782; F-3801* – начальная стадия развития утолщения компакты); для четырёх образцов пол визуально не определён: №№ 8, 10, *F-3429, F-3431* (все попали в область самок на скаттерограмме). Признак есть на *Пясти № 8*.

С территории Чукотки происходит 17/17 МС, в том числе 9 от самцов (*F-2516, ?F-2517; ?F-2518, F-3007, F-3008, F-3939, ?F-3944, F-3955, F-3959*), 7 от самок (*F-3009, F-3937, F-3949, F-3957, F-3958, F-3961, F-4086*: признак хорошо заметен на всех МС, несмотря на окатанность, особенно сильно у самцов, у самок слабее). Пол бизона с р. Раучуа, *F-3246/15*, по МС визуально не определённый, статистически попал в поле самок. Признак отсутствует.

Сходная картина периостических изменений над дистальным суставом наблюдается и на большей части изученных МП ископаемых бизонов.

3.4.3. Патологии пястной кости

Патологические проявления периостита несут только 5 из 175 МП, т. е. около 3%. Если учесть, что выбор МП с с-з Чукотки сдвинут в пользу наиболее сохранившихся и изменённых, то реальный % меньше. Несмотря на это, мы делаем вывод о более «здоровом» состоянии МП бизонов Средней Индигирки и большем количестве отклонений у бизонов с-з Чукотки.

Образец *F-1274*, самка, средняя Индигирка (Рис. 15 А). Оссифицирующий периостит в максимальном проявлении. На передней поверхности хорошо заметны сосудистые борозды, возникшие в процессе интенсивного приращения костной ткани за счет окостенения мягких тканей (бизон, МТ с № *F-4250*, до этой стадии не дожил).

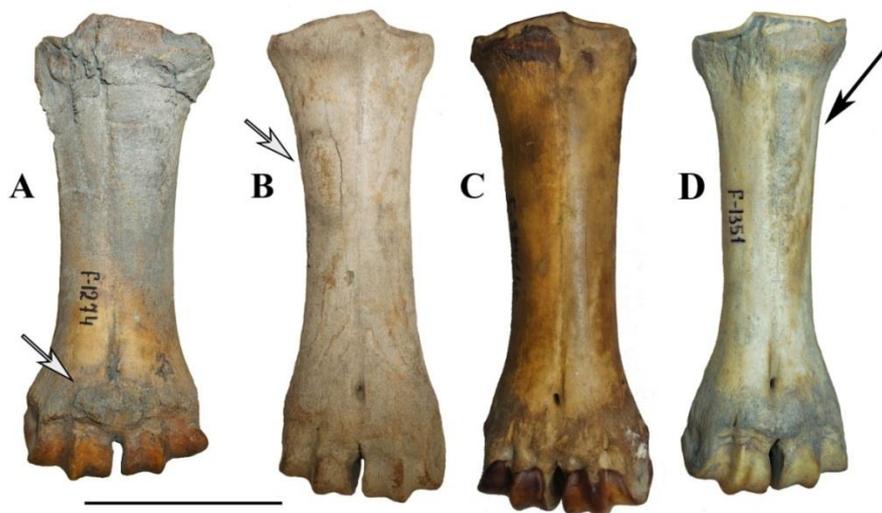


Рис. 15. Преобразования компакты на МС бизона. А – крайняя степень периостита на образце *F-1274*: в проксимальной части и над суставом (указано стрелкой), самец. В – остеома (указано стрелкой), *F-3431*, самец? С – МС с р. Раучуа без признаков преобразования компакты, *F-3246/15*. D – уплотнения компакты на передней поверхности (стрелка), образец *F-1351*, самка.

Шкала: 10 см (Kirillova et al., 2019, Fig. 3)

Образец *F-3431*, самка (?), с-в Якутия (Рис. 15 В). Кость имеет чётко выраженную овальной формы опухоль, вероятно, остеому (травматического, наследственного или инфекционного происхождения) на передней части диафиза, размер 14x10 мм.

3.4.4. Патологии плюсневой кости

Наиболее ярко выражены на образце *F-4250*, самка (Рис. 16). Обширный периостит или остеомиелит в виде поверхностных разрастаний костной ткани приурочен к дистальной поверхности кости, где заметна трещина от заросшего перелома без смещения.

Заметна также деструкция костной ткани (остеомаляция) на передней части диафиза над суставом, часто возникающая при нарушении кальциевого или фосфорного обмена. В результате травмы кость испытала сильную трансформацию и укорочение (258 мм против средней длины для выборки 270 мм), скорее всего, осложнив передвижение зверя. Повреждение аналогично описанному случаю сращенного при жизни оскольчатого перелома берцовой и прилежащих костей бизона из местонахождения Untermassfeld (Германия) (Kierdorf et al., 2012).

Образец *F-2817*, самка, с-в Якутия (Рис. 16 В). Пластично деформированная кость самки, с небольшим скручиванием вдоль длинной оси за счёт нарастания передне-внутренней

поверхности диафиза. Заметны углубления от сосудов. Вероятно, это сочетание значительно выраженного контрфорса и развивающегося периостита с разрастанием соединительной ткани в результате прогрессирующего оссифицирующего миозита. Сильное развитие признака вызвано, очевидно, постоянной нагрузкой на незажившую кость.

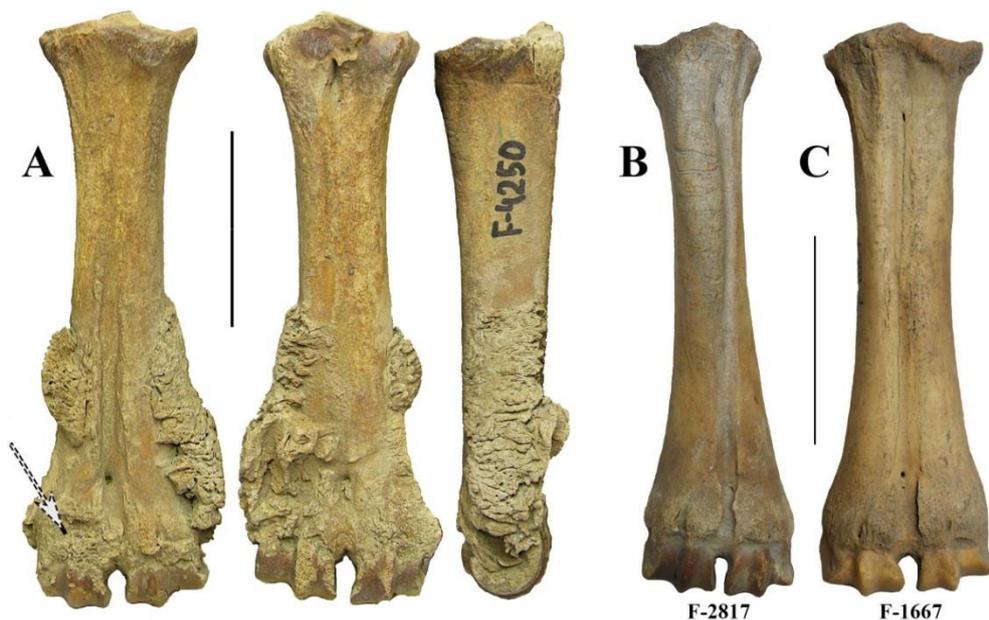


Рис. 16. Патологии на МТ бизона. А – максимальное проявление периостита, образец *F-4250* (вид спереди, сзади и сбоку). Зона остеомалации над суставом (стрелка). В – контрфорс и последствия оссифицирующего миозита: видны отпечатки кровеносных сосудов, *F-2817*. С – без ярко выраженных изменений компакты, *F-1667*. Шкала: 5 см (Kirillova et al., 2019)

Изменения компакты МП бизона периоститом имели, вероятно, и травматическую, и воспалительную природу. Триггером могла стать даже незначительная разовая травма, что отмечено у крупного рогатого скота: удар о твёрдую поверхность или копытом, чрезмерное напряжение мышц и сухожилий при сгибе (Альбицкий, 1959). При резких движениях, особенно во время прыжка, напряжение в мышцах приводит к микронадрывам в месте прикрепления фасций к надкостнице. Повторные микротравмы, сопровождающиеся кровоизлияниями, ведут к изменениям в надкостнице, которая может отслаиваться, вплоть до серьёзных воспалений мягких тканей и развития оссифицирующего периостита, периостоза и миозита (Лукьяновский и др., 1984). При любом патологическом процессе страдает микроциркуляция крови и лимфы, в интерстиции органов и тканей накапливаются продукты клеточного обмена и токсинов (Чернух, 1979). Нарушение лимфатического дренажа способствует эндотоксикозу, что сопровождается глубокими расстройствами метаболизма тканей, в том числе костной (Бородин, 1996). Все отмеченные явления могли иметь место у древних бизонов.

Преобразование компакты означает, что процесс зашёл далеко. Наши исследования показали: периостит в той или иной мере развит почти на всех МП бизона. Изменения периоста чаще выражены у самцов, что можно увязать с их большей двигательной активностью и агрессивностью, проявляемой по отношению к другим членам стада, при установлении и подтверждении иерархии. Такое поведение описано, например, у современных лесных бизонов, интродуцированных в Центральную Якутию из Канады (Степанова, 2018).

3.5. Мелкие алазейские мамонты

На задней части коронки всех изученных моляров (*F-3326*, *F-3327*, *F-3889*, *F-1959* и др.) отсутствовали площадки напора, на передней сохранилась полировка от контакта с зубом предыдущей генерации; передняя часть зуба шире задней, соответственно, все они относятся к последней смене зубов. Все зубы комплектны. Коронка зуба состоит из 17 пластин, стёртых передних и не полностью сформированных задних талонов. Частично стёрты 13 пластин и передний талон. Зубная формула $\underline{t}^1_{16}t$ (t = талон, 16 полностью развитых пластин, неполный износ первой настоящей пластины и стирание переднего талона). На основном корне расположено три пластины и талон. Зубные формулы других МЗ, *F-3889* и *F-1959*: $\underline{t}^2_{17}t$ и $\underline{t}_{17}t$ соответственно (Табл. 3). Количество пластин в этих зубах также «уменьшенное».

Таблица 3. Промеры МЗ алазейских и врангелевских мамонтов

Промер (мм), индексы	Мелкие алазейские зубы, №№				Средние-крупные алазейские зубы		О-в Врангеля, голотип**
	<i>F-3326</i> dex	<i>F-3327</i> sin	<i>F-3889</i> sin	<i>F-1959</i> sin	n	min-(Med)-max	–
Зубная формула	$\underline{t}^1_{16}t$	$\underline{t}^1_{16}t$	$\underline{t}^2_{17}t$	$\underline{t}_{17}t$	–	–	–
Число пластин без талона	17	17	19	17	15	22-(24.2)-27	21-(23.7)-25
Длина коронки	>179	182	>186	197.7	7	214-(267.7)-308	204-(226.7)-240
Ширина коронки	72.60	73.00	75.8	76	18	73.5-(90.4)-108	63-(72.7)-88
Высота*	95 ¹²	92 ¹²	113 ¹⁶	91 ¹⁶	15	125.5-(164.6)-331	114-(136)-159
Частота пластин	9.44	9.30	9.44	8.9	18	7.8-(10.0)-11.8	9.5-(11)-13.0
Длина 1 пластины	11.06	10.87	10.49	11.49	18	8.5-(10.4)-13.9	9.2***
Толщина эмали	1.36	1.42	1.74	1.5	18	1.25-(1.44)-1.92	1.0-(1.1)-1.3
Ширина/длина коронки	–	40.1	–	38.4	7	28.2-(33.9)-38.7	–

* – номер измеренной пластины; ** – голотип *M. p. vrangeliensis* (Гарутт и др., 1993); ~ стёртые пластины

Эмаль относительно тонкая (в среднем 1,4 мм), слабо волнистая (Табл. 3). Высота коронки на 12-й слабо стёртой пластине составляет 95,0 мм с правой стороны зуба и 92,0 мм с левой стороны. На лингвальной стороне правого зуба между 6-й и 7-й пластинами имеется небольшой дополнительный столбик эмали 11,0x1,8 мм. Наблюдается незначительное смещение лингвальных сторон пластин по отношению к буккальным, частое на МЗ хоботных. Рисунок от начавшегося стирания окклюзионной поверхности пластины относится к промежуточному типу: две круглые медиальные и две овальные боковые фигуры.

3.5.1. Морфолого-морфометрические особенности зубов

По размерам мелкий мамонт с Алазеи сравним с «карликом» *Mammuthus lamarmorai* из Сан-Джованни (Сардиния), но заметно больше *M. creticus* с мыса Малекас (Крит) и *M. exilis* Нормандских о-вов Калифорнии. Однако у *M. lamarmorai* меньше частота пластин и толще эмаль. Эти два показателя у алазейских мамонтов близки к таковым у позднеплейстоценовых сибирских *M. primigenius* и практически не отличаются от тонкоэмалевых мамонтов МИС 3 (Аверьянов, 1994; Foronova, 2007; Kirillova et al., 2012) и неотипа *M. primigenius primigenius* возрастом около 12 000 лет (Гарутт, 1989; Garutt et al., 1990) (Рис. 17).

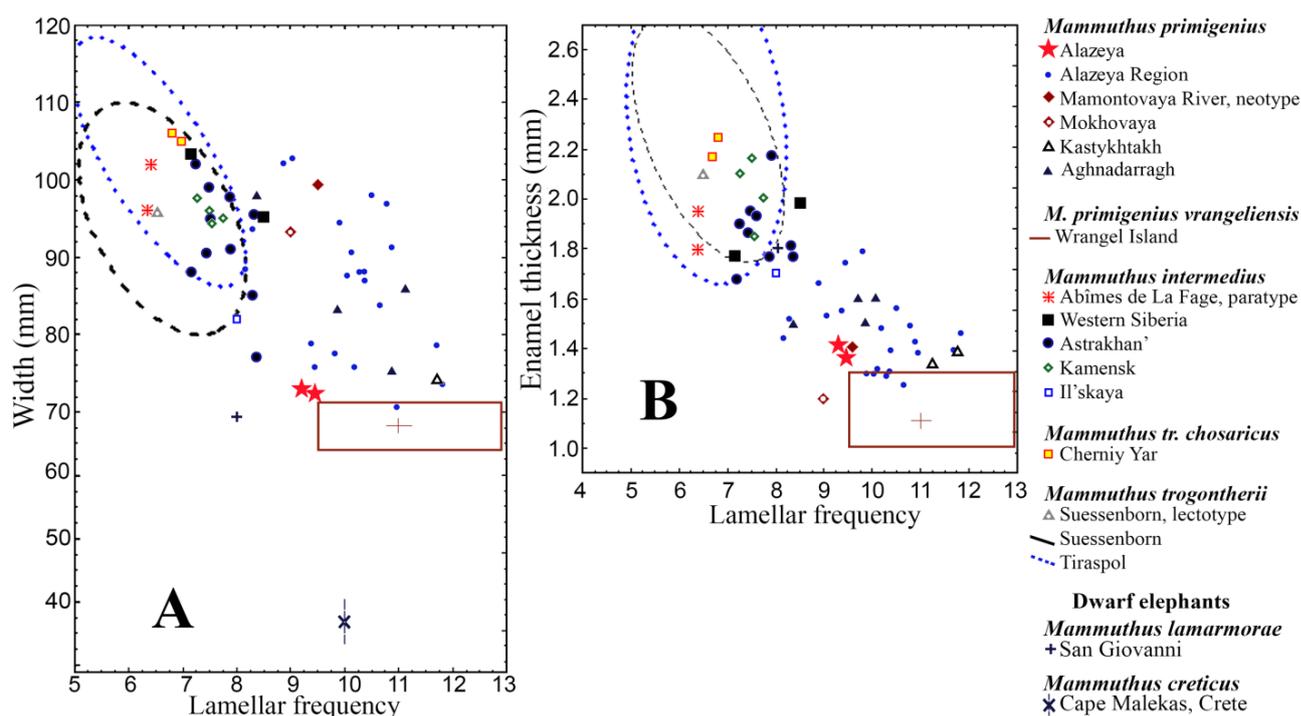


Рис. 17. Сравнение некоторых характеристик верхних МЗ алазейского мамонта с несколькими таксонами рода *Mammuthus* из Евразии. А – отношение ширины коронки к частоте пластин. В – отношение толщины эмали к частоте пластин. Пределы измерений показаны для *M. primigenius vrangeliensis* (Kirillova et al., 2020, Fig. 4)

Зубы алазейских мамонтов отличаются от геологически более поздних зубов о-ва Врангеля (Гарутт и др., 1993; Табл. 2) немного более толстой эмалью, а размер коронки попадает в верхние пределы спектра изменчивости по ширине (Рис. 17 В). Однако МЗ алазейского мамонта несколько короче (из-за меньшего количества пластин). Размеры коронок и длина одной пластины зубов алазейского мамонта находятся в нижних пределах вариабельности у шерстистого мамонта позднего плейстоцена из Берелёха, но обладают более тонкой эмалью. Сравнивая *F-3326* и *F-3327* с другими зубами *M. primigenius* из района Алазеи (Табл. 2), можно констатировать, что по ширине коронки они попадают в небольшой массив точек других мелких зубов, отличаясь от характеристик средних и крупных особей. Гистограмма (Рис. 18) показывает отчётливое бимодальное распределение зубов с Алазеи. «Уменьшенное» число пластин – основная отличительная черта мелких алазейских зубов.

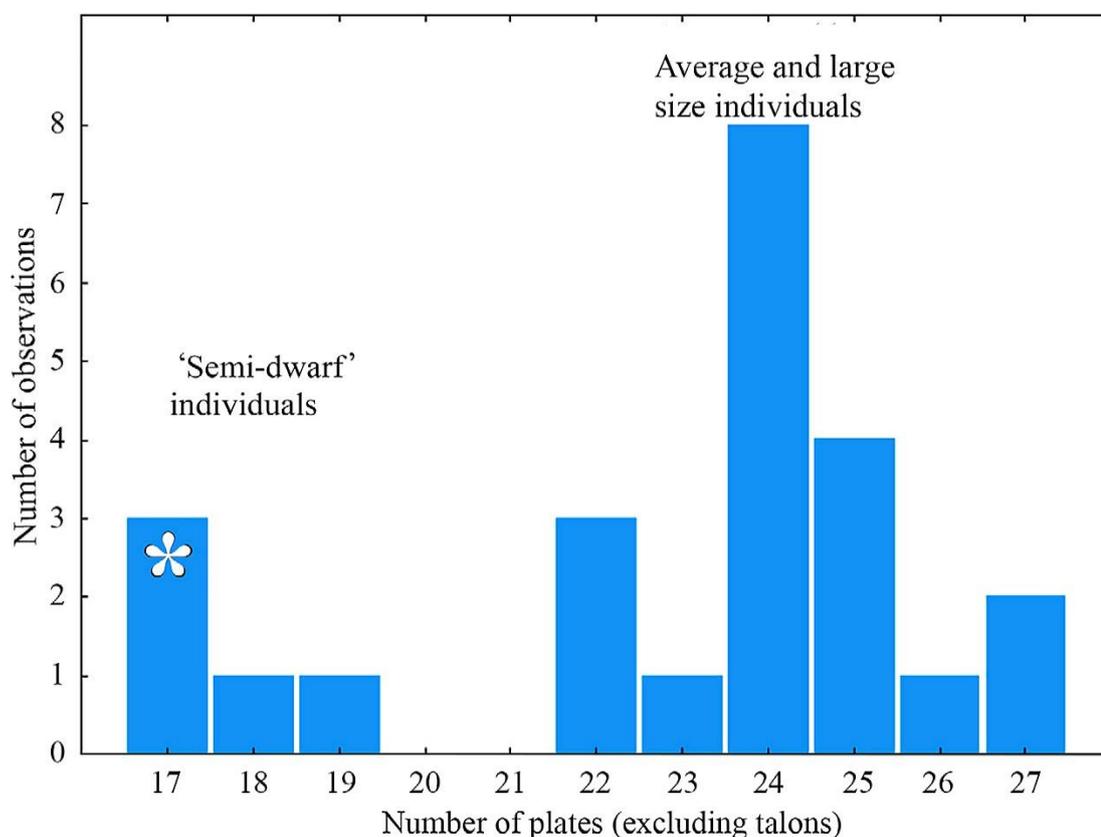


Рис. 18. Частотное распределение числа пластин (без талонов) на верхних МЗ алазейских мамонтов. Звёздочкой отмечены зубы *F-3327* и *F-3326* (Kirillova et al., 2020, Fig. 5)

Схожее сочетание признаков (укороченная коронка, сокращённое число пластин) на серии МЗ из местонахождения Агнадараг (северная Ирландия) объяснено авторами «местными особенностями природы» (Lister, Grűn, 2015).

Абсолютный возраст образцов приведён в Табл. 2.

3.5.2. Эволюционный уровень алазейских мамонтов

Характеристики мелких зубов с побережья Восточно-Сибирского моря эволюционно сходны с таковыми у *M. primigenius* из отложений МИС 3 и МИС 2 (Урбанас, 1980; Гарутт, 1989; Аверьянов, 1994; Maschenko et al., 2003, 2006; Foronova, 2007; Kirillova et al., 2012). Диаграмма, показывающая изменчивость параметров МЗ плейстоценовых слонов из Восточной Сибири (Foronova, Zudin 1999; Рис. 19), также указывает на совпадение основных характеристик зубов с «адаптивным пиком» у поздних представителей тонкоэмалевых шерстистых мамонтов. Это позволяет уверенно отнести их к *M. primigenius*, виду, широко распространённому в Евразии в течение позднего плейстоцена (Maglio, 1973; Foronova, Zudin, 1999).

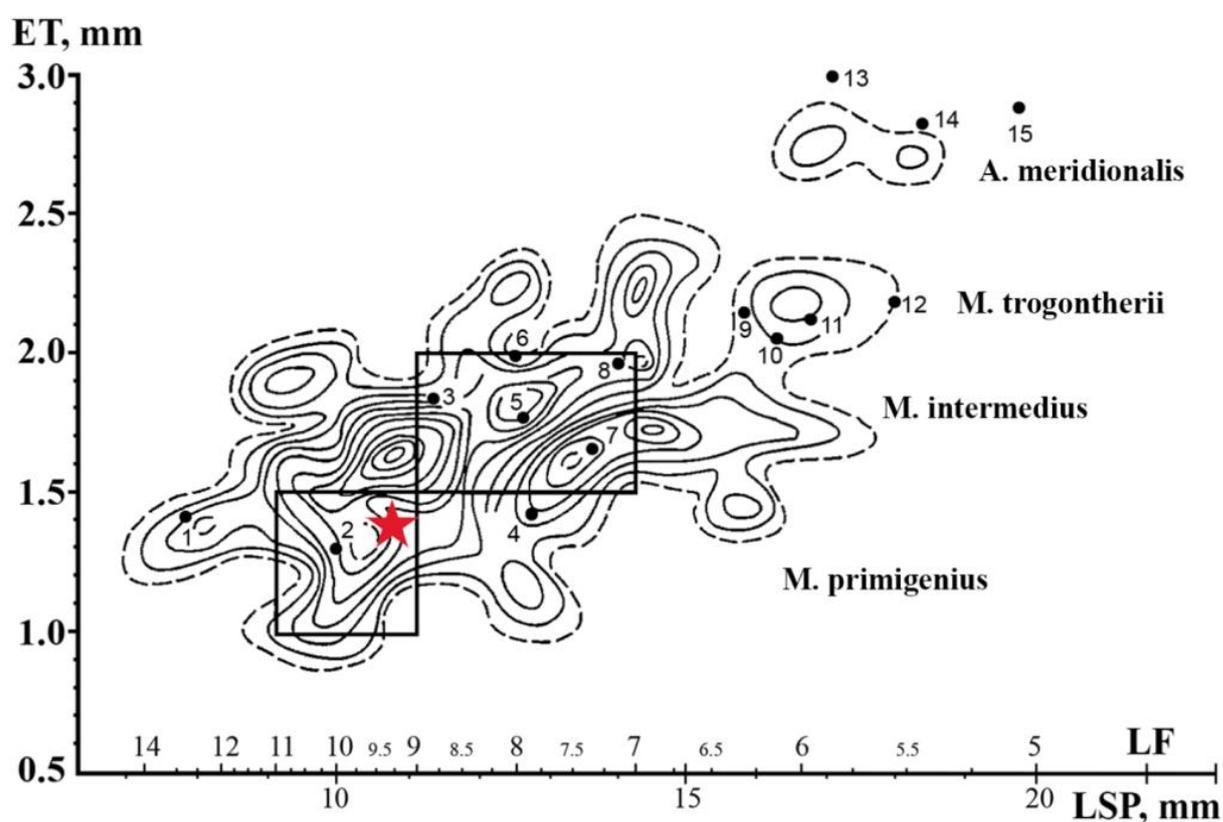


Рис. 19. Изменчивость слонов мамонтовой линии Восточной Сибири (М3). ET – толщина эмали; LF – число пластин/10 см; LSP – длина одной пластины (по Foronova, 2007, с изменениями). Красная звездочка – мамонт с Алазеи. Сплошные изолинии плотности распределения проведены через 0,5 единиц равномерной плотности, пунктирные изолинии – через 0,25, а внешняя изолиния соответствует 0,25. Прямоугольниками показаны пределы изменчивости признаков ранних (верх) и поздних (низ) форм *M. primigenius* (по Вангенгейм, 1961). Точки – типовые экземпляры ранее определённых таксонов (Kirillova et al., 2020, Fig. S2)

Характеристики зубов неотипа *M. primigenius primigenius* попадают в ту же группу. К сожалению, у нас нет сравнительных данных по поздним континентальным мамонтам С-В России для уверенного суждения о закономерности процесса. Тем не менее, алазейские мамонты восполняют этот пробел, характеризуя частный случай уменьшения размеров тела у регионально обособленной группы в этот период на континенте.

3.5.3. Результаты изучения стабильных изотопов в эмали образца F-3327

Реконструированные значения ^{18}O для питьевой воды близки к современным значениям $\delta^{18}\text{O}$ рек и ручьев летом (июнь – август) в нижнем течении Колымы, к востоку от места находки (Polaris Aquatic Survey Dataset, 2012). Значения $\delta^{18}\text{O}$ в верховьях р. Колыма ниже из-за талой воды, в частности, от весеннего таяния снега, значение $\delta^{18}\text{O}$ которого составляет $26,2 \pm 5\%$ (Welp et al., 2005). В этом регионе скорость испарения низкая и поэтому оказывает незначительное влияние на значения $\delta^{18}\text{O}$ поверхностных вод (Welp et al., 2005), на них влияют местные летние осадки, как зарегистрировано на близлежащей гидрометеорологической станции Черский (IAEA / WMO 2018) (Рис. 20).

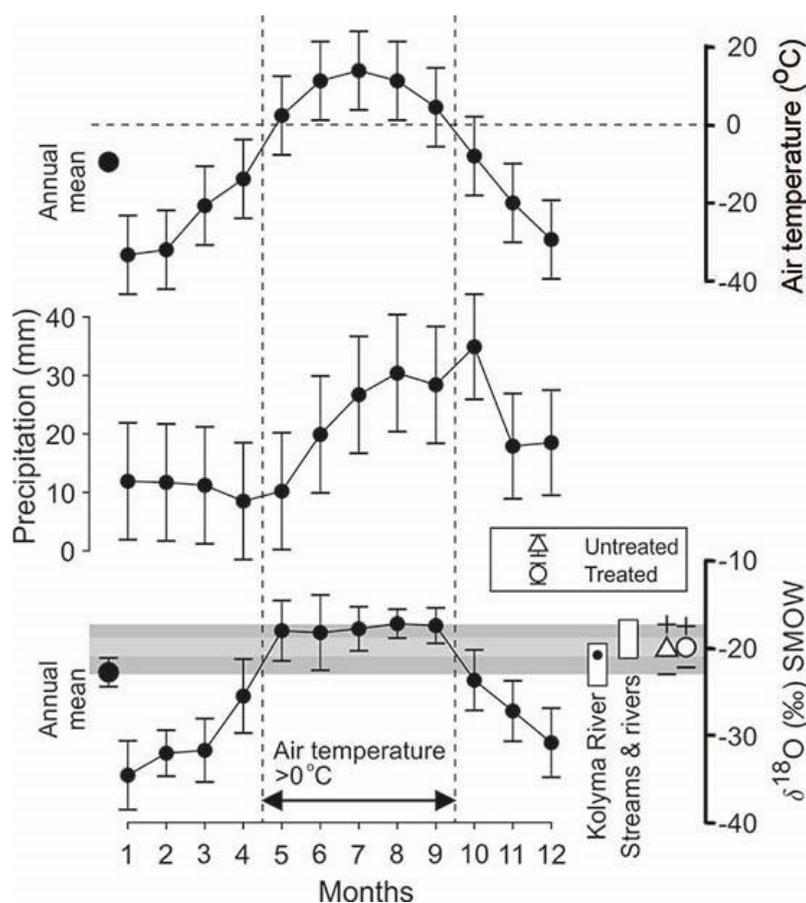


Рис. 20. $\delta^{18}\text{O}$ питьевой воды по эмали образца F-3327 в сравнении с современными данными по количеству осадков, температуре воздуха и значений $\delta^{18}\text{O}$ (Kirillova et al., 2020, Fig. 8)

Значения $\delta^{18}\text{O}$ тесно связаны с температурами воздуха, которые зимой ниже точки замерзания, и значения $\delta^{18}\text{O}$ местных ледяных клиньев позволяют реконструировать зимние температуры (Васильчук, Васильчук, 2018). Учитывая тесную взаимосвязь между месячной температурой воздуха и вариациями $\delta^{18}\text{O}$ (температура воздуха $^{\circ}\text{C}$) = $2,57 \cdot \delta^{18}\text{O}$ дожди (VSMOW) + 53,86 $r^2 = 0,94$), мамонт обитал при умеренных температурах, вероятно, соответствующих межледниковым условиям. Динамика $\delta^{18}\text{O}$ отражает сезонный эффект, и более высокие значения могут быть связаны с летними месяцами.

3.5.4. Микростирание эмали на жевательной поверхности образца F-3326

С помощью СЭМ выявлены некоторые закономерности микроследов на окклюзионной поверхности образца F-3326: сколы отсутствуют, ямки есть только на одной из сторон пробы 2: группа из шести ямок овальной формы с неровными краями. Размеры ямок $4,2 \pm 0,8 \times 5,8 \pm 1,9 \mu\text{m}$ ($n = 6$). Хорошо видны узкие и широкие штрихи царапины на всех семи пробах. Они варьируют от редких до многочисленных, но не образуют пучков, ориентированы случайным образом и всегда прямые, ширина от 0,7 до $12,4 \mu\text{m}$ ($n=30$). Среднее количество ($n = 40$) мелких царапин (шириной 0,7–10,0 μm) составляет $15,4 \pm 6,8$ (4–28). Крупных царапин (шириной $> 10 \mu\text{m}$) всего $1,6 \pm 0,7$ (1–3) на $0,12 \text{ мм}^2$ (Kirillova et al., 2020).

Несмотря на долгую историю исследований, систематика и эволюция шерстистых мамонтов до конца не выяснены. По мнению некоторых авторов (Lister et al., 2005; Kahlke, 2014; Lister, Sher, 2015), первые *M. primigenius* появились на С-В Азии в конце среднего плейстоцена, откуда распространились по всей Западной Палеарктике. Однако эта концепция предполагает довольно широкую трактовку состава вида *M. primigenius*. В соответствии с ней, поздне-среднеплейстоценовых и позднеплейстоценовых евразийских потомков *M. trogontherii* с «промежуточной» морфологией называют шерстистыми мамонтами. Мы придерживаемся альтернативной точки зрения, предполагающую постепенную эволюцию этой линии слонов в пределах Евразии с выделением промежуточных таксонов мамонтов, появившихся после *M. trogontherii* (*M. trogontherii chosaricus*, Dubrovo 1966; *M. intermedius*, Jourdan 1861) и до появления типичных *M. primigenius* (Foronova, Zudin, 1999; Labe, Guerin, 2005). Весьма вероятно, что *M. primigenius* появился в самом начале позднего плейстоцена (МИС 5a – d) на С-В Азии раньше, чем в Западной Сибири и Европе.

Алазейские зубы фиксируют в с-в Азии *M. primigenius* с прогрессивными признаками МЗ в начале позднего плейстоцена, когда в Европе и на юге Западной Сибири еще жили другие представители рода *Mammuthus*, с более толстой эмалью (*M. trogontherii chosaricus* и *M. intermedius*) (Labe, Guerin, 2005; Foronova, 2014; Titov, Golovachev, 2017).

3.6. Экскременты мамонта

Образец F-552 с р. Индигирка состоял из двух неповреждённых, хорошо сохранившихся экземпляров высотой 100–115 мм, максимальным диаметром 160 мм, весом 426 и 439 грамм, включал частично разложившиеся, оторфованные макроостатки растений, преимущественно тёмно-коричневого цвета, с заметными включениями (до 40% объёма) буроватого алевритового суглинка, насыщенного органическим веществом. Такой же цвет имели вмещающие экскременты мамонта плотные глинистые (озёрно-болотные) слои, насыщенные оторфованным растительным детритом. Каждый экземпляр состоял из нескольких блоков («порций»), включал различные остатки травянистых растений. Древесный детрит, в том числе остатки хвои, отсутствовал. Образец включал перья птиц, волосы мамонта, бизона и лошади, остатки дафний.

Образцы F-3447 с р. М. Анюй – три хорошо сохранившихся экземпляра высотой 90–125 мм, массой 391–410 грамм, диаметром от 95 до 115 мм. Они состояли в основном из полуразложившихся растительных остатков с включением перьев представителя *Anseriformes* (вероятно, *Branta* sp., казарка). Скопление мамонтовых экскрементов в древнем понижении рельефа, заполненном илистыми алевритами со следами почвообразования (видимом в стенке разреза), палеогеографически важно, указывая, что здесь было пастбище с обильной качественной растительностью (например, влажнолуговой травостой в аласах с обилием злаков), посещаемое мамонтами и другими крупными фитофагами. Содержимое изученных экскрементов типично для содержимого кишечника других мамонтов (Kosintsev et al., 2012).

¹⁴C даты приведены в Табл. 2.

3.6.1. Об условиях сохранения экскрементов мамонта

Сохранение экскрементов произошло в местах регулярного посещения мамонтами привлекательных (прежде всего, в пищевом отношении) участков. Современные слоны часто посещают одни и те же места ради пищи, воды, отдыха или иных необходимых для жизненного цикла условий (например, солонцов); в этих местах формируются скопления остатков их жизнедеятельности. Аналогичную схему логично предполагать и для древних слонов. В обоих местонахождениях экскременты сохранились благодаря двум обстоятельствам: ландшафтному (понижение рельефа) и тафономическому (быстрому попаданию в многолетнюю мерзлоту), в противном случае они были бы диспергированы выветриванием и деятельностью животных.

В крупном образце со средней Индигирки обнаружено несколько больших (до нескольких см²) фрагментов выстилающей слизистой ткани и увеличенное, против образца с М. Анюя и слона из Московского зоопарка, число выявленных генетическим методом клостридий (род грамположительных, облигатно анаэробных бактерий). Хотя наличие этих бактерий в ЖКТ крупных млекопитающих обычно, а обновление слизистой происходит постоянно и быстро в процессе питания и пищеварения, большой объём этой ткани является показателем болезни,

которая может оказаться губительной. Наше предположение о болезни ЖКТ подтверждают повышенное число клостридий и косвенно – литофагия (Kirillova et al., 2016a; Глава 4).

3.7. Шерсть крупных позднплейстоценовых млекопитающих (адаптации)

Морфоадаптации крупных млекопитающих ледникового периода описаны неоднократно, преимущественно для шерстистого мамонта (Верещагин, Тихонов, 1990; Боескоров, 2012; Боескоров и др., 2016; Машенко, Боескоров, 2012, и др.). К числу таковых, согласно упомянутым авторам, относятся: длинная густая шерсть, дифференциация волосяного покрова, небольшие уши, запас жира в области холки, сальные железы в коже, обеспечивающие смазку кожи и волос, специфическое строение хобота, большая площадь подошвы ног, особый липидный обмен, приспособленность к холоду и т.д. Наши исследования дополнили их новыми данными по адаптациям волос и шерстного покрова древнего бизона (Чернова, Кириллова, 2013; Kirillova et al., 2015c), мамонта (Chernova et al., 2015) и, впервые в истории науки, шерсти пещерного льва (Chernova et al., 2016).

Шерсть бизона с р. Раучуа

Практически вся шерсть находилась отдельно от кожи, кроме небольших участков короткой рыжеватой «щётки» на дистальных частях конечностей. В массе волос (Рис. 21) выделено несколько групп, отличающихся по длине, жёсткости, толщине и цвету и реконструированной топографии. I группа: длинные, до 35–40 см жёсткие чёрные пряди.



Рис. 21. Шерсть бизона с р. Раучуа, образец F-3246/1. А – общий вид. В – пряди хвоста. С – «локоны» с нижней части туловища. D – подшерсток. E – прядь со спины или бока

II группа: чёрные жестковатые слегка вьющиеся «локоны» длиной до 16 см, у основания с коричневатым подшёрстком. III группа: рыжеватые слегка волнистые мягкие пряди с более плотными жёсткими чёрными волосами, длиной до 7 см. IV группа: коричнево-черные или темно-серые мягкие волосы длиной до 7–9 см. Волосы II, III и IV групп составляют основную сохранившуюся массу покрова. Волосы V группы взяты с верхней внутренней части МТ: короткие, до 3,2 см, жёсткие, со светло-бурым подшёрстком. Судя по описаниям ископаемых бизонов с рр. Индигирка, Вилюй, Яна, окрестностей города Файрбенкс, Аляска и рецентных бизонов и зубров (Флёров, 1977; Зубр, 1979; Guthrie, 1990), длинные пряди волос I группы происходят с хвоста зверя; волосы II группы («локоны») могли покрывать нижнюю часть туловища; рыжеватые пряди – бок и спину; коричнево-черные и тёмно-серые – подшёрсток.

Волосяной покров древнего бизона, при общем сходстве строения, более плотен и дифференцирован, чем у рецентных зубра и бизона, имеет больше категорий остевых и пуховых волос. У волос сильно развит корковый слой за счёт толстостенной сердцевины и её сдвигания на вентральную сторону волоса, как у современного зубра. Древний бизон имел наиболее крупные и складчатые чешуйки кутикулы из 4-х представителей крупных бовид (древний и современный бизон, зубр, домашняя корова) (Чернова, Кириллова, 2013).

Шерсть анюйского льва

В месте находки неполного скелета анюйского льва помимо костей был обнаружен клочок шерсти (Рис. 22). Стабильные изотопы показали облигатного хищника, исследование ДНК подтвердило принадлежность пещерному льву (Chernova et al., 2016).

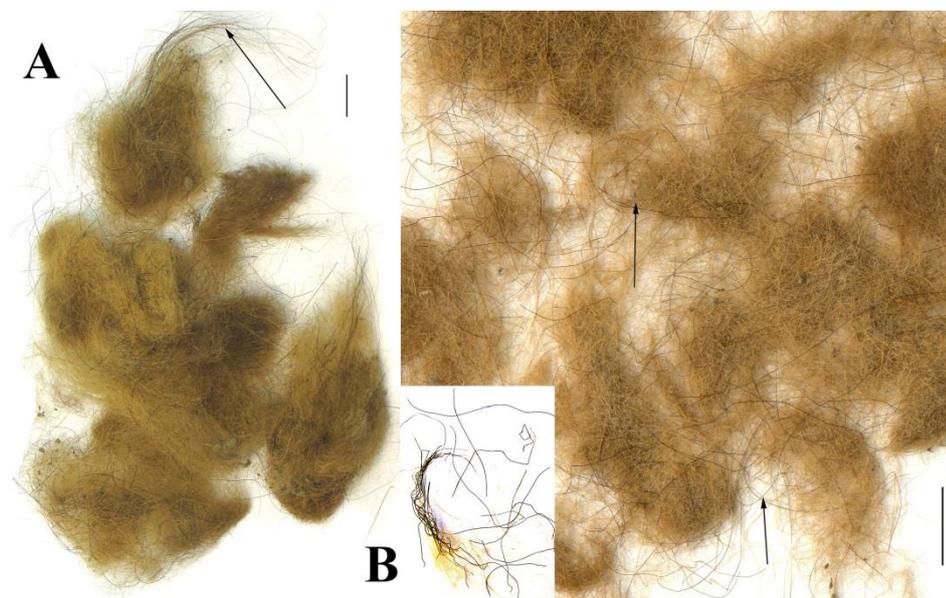


Рис. 22. Шерсть анюйского льва, образец F-2678. А – небольшие колтуны желтоватого цвета. Стрелка показывает чёрные волосы. В – разнообразие волос: более толстые чёрные остевые и жёлто-красные волнистые волосы подшёрстка. Микрофотография. Шкала: 1 см

Шерсть пещерного льва разнообразна и дифференцирована, включала 4 типа защитных волос и 2 типа пуховых, как у современного льва. Однако подшёрсток был гуще и плотнее, включал плотно сплетённые и сжатые волнистые пуховые волосы и волнистые более тонкие защитные волосы с хорошо развитым мозговым веществом, кутикулярные чешуи крупнее. Функция шёрстного покрова у него была сдвинута в сторону защиты от внешних физических воздействий, при увеличенной доле утепляющего подшёрстка (Chernova et al., 2016).

3.8. Обугленные остатки крупных млекопитающих

Инфракрасные спектры образцов F-507 и F-509

ИК спектр образцов костной ткани нижней челюсти этого носорога (пробы 1, 2, 4), как и спектр его рога, мало изменён, особенно в области органической составляющей.

Присутствие во всех исследованных пробах всех трёх амидов (Рис. 23) свидетельствует о «консервирующем» действии среды на образцы, блокировавшем разложение. Минеральная составляющая образцов несколько изменена, особенно у рога, где фиксируются расщепление и значительное снижение интенсивности ортофосфатов в области $400 - 650 \text{ см}^{-1}$ и $900 - 1150 \text{ см}^{-1}$. Интенсивность карбонатов также снижена. Подобные изменения есть на ткани нижней челюсти носорога: они тем более выражены, чем больше поверхность обуглена: максимально в пробе 1, минимально в пробе 4. ИКС последнего соответствует спектру нативной кости. При сохранной органической составляющей костной ткани изменения в области ортофосфатов вызваны воздействием внешней среды именно на минеральную составляющую костной ткани; агентом может быть агрессивная кислотная среда, но не огонь.

Для кости и хряща оптимальна температура озоления $400-500^\circ\text{C}$ в течение 1,5 часов; ИК-спектры эмали, дентина, цемента, подвергнутых такому воздействию, имели полную сохранность всех полос поглощения неорганической части зубов при исчезновении полос органической части (прежде всего, это влияет на пики амидов) и остатков воды (Судебно-медицинское значение..., 1987). У обугленных образцов (носовой рог *F-507* и нижняя челюсть *F-509*) противоположная картина. Значит, воздействие огня отсутствовало. ИКС костной ткани образца *F-509* (Рис. 23 А–С) аналогичны: хорошая сохранность органической части спектра (наличие пиков всех трех амидов достаточной интенсивности), отсутствие липидов, заметная деструкция неорганических компонентов (особенно ортофосфатов: расщепление пиков, снижение интенсивности), что наиболее выражено в пробе 3 (*F-507*). Подобные изменения в криминалистической практике наблюдались при длительном воздействии кислотных факторов, т.е. в условиях «мокрого» (кислотного) озоления (Звягин, 2009).

¹⁴C возраст обугленных образцов приведён в Табл. 2.

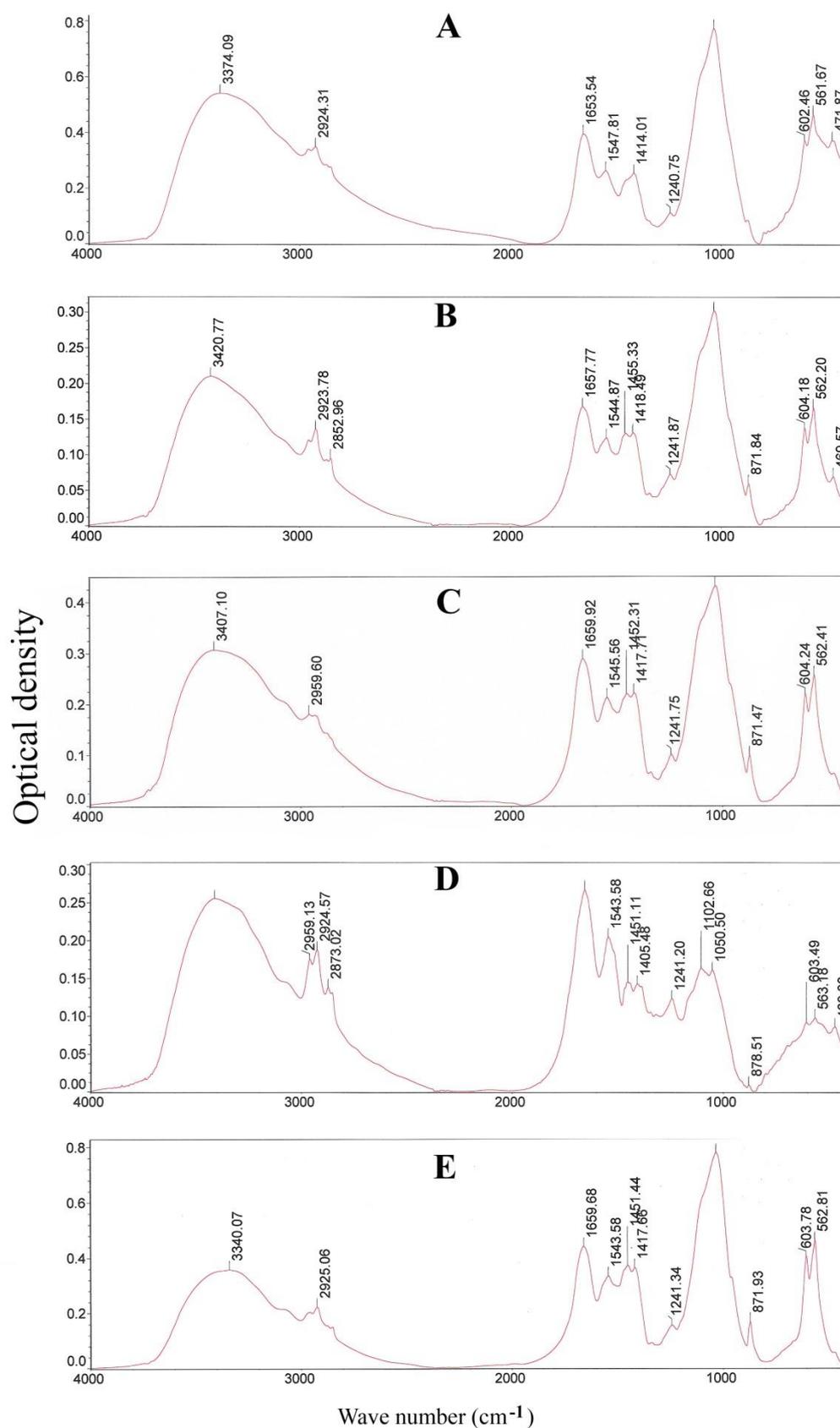


Рис. 23. Инфракрасный спектр изученных проб. А, В, С – пробы 1, 2 и 4 (образец *F-509*). D – проба 3 (образец *F-507*). Е – контрольный образец (неизменённая кость). Ось абсцисс – длина волны, см⁻¹. Ось ординат – оптическая плотность (Kirillova et al., 2021, Fig. 6)

ГЛАВА 4. Результаты изучения грунта, заполнявшего остатки млекопитающих

В этой главе приведены результаты исследования (1) гранулометрического состава отложений из мозговой камеры черепов пещерного льва *F-4299*, шерстистых носорогов *F-506* и *F-61* и полостей зуба алазейского мамонта *F-3327*. Из зуба мамонта взяты две пробы: проба 1 из большого корня и проба 2 из межзубного пространства; вторая проба вызывала сомнения в первичности, однако совпадение на графике пиков у обеих проб грунта указывает на общее происхождение; (2) палеоботанических остатков из грунта тех же образцов, кроме *F-4299*, и (3) органических остатков из шерсти мамонта *F-2362*. Кроме того, изучены растительные остатки из зубов чондонского носорога *F-4160* и содержимого желудка бизона с р. Раучуа *F-3246*.

4.1. Гранулометрический состав грунта из черепов и зубов

Анализ минеральной массы из черепов методом лазерной гранулометрии выявил очень близкие одномодальные распределения по крупности частиц с максимумом 23 и 25 μm и медианным диаметром 16 и 18 μm , соответственно (Рис. 24). Пик относится к фракции крупного алеврита (10 – 50 μm), которой представлено около половины осадка (48% и 52%), на алеврит в целом (5–50 μm) – до 2/3 осадка, 61% и 66%, соответственно. На песок (50–1000 μm) приходится 12% и 14%, преобладает тонкозернистый песок (50–100 μm). Максимальная крупность частиц – 400–500 μm (среднезернистый песок).

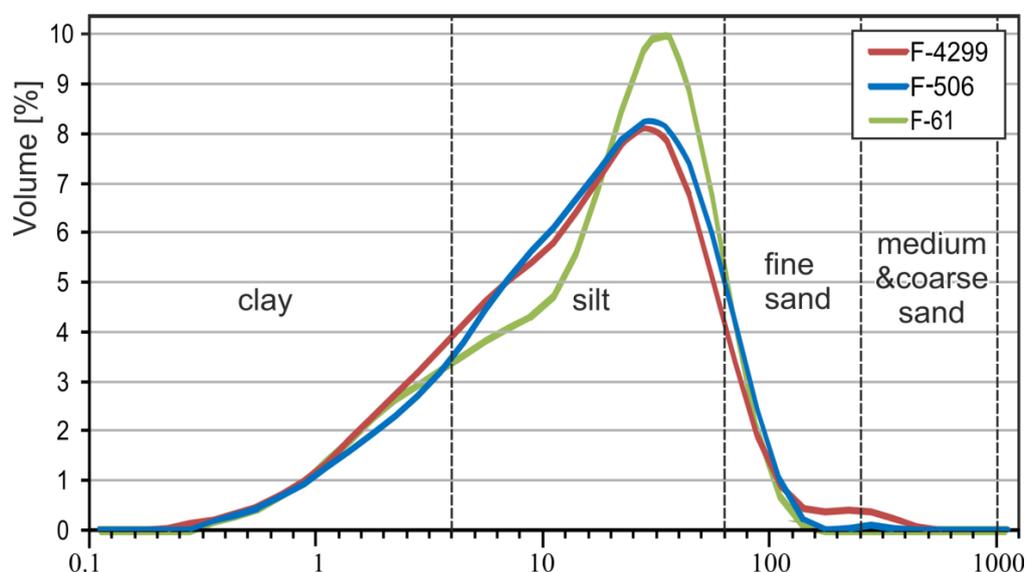


Рис. 24. Гранулометрический состав отложений из черепов пещерного льва *F-4299* и шерстистого носорога *F-506* и *F-61* (Kirillova et al., Fig. 4)

По соотношению фракций глины/алеврита/песка осадок аналогичен отложениям едомы, ЛК, покрывающим большие площади с-в Сибири, но есть и отличия: для едомы района

Индибирки характерно би- и полимодальное распределение по крупности частиц с вторичными пиками во фракции глины и иногда – песка (Murton et al., 2015).

Другой вариант происхождения вмещённых осадков – аллювиальный. Несмотря на обнаружение черепа *F-506* на дне реки, тонкий состав и хорошая сортировка отложений не позволяют отнести их к русловой фации: русловой аллювий в регионе имеет песчаный состав. Заполняющие череп осадки имеют значительно более тонкий состав, типичный для пойменной фации. Относительно небольшое содержание песка указывает, что осадки накопились на удалении от главного русла – в центральной или тыловой части широкой речной поймы. Вероятно, череп *F-506* был вымыт при блуждании русла из невысокой террасы, которая во время его захоронения была речной поймой. Содержание органического вещества чуть более 6%, определённое по потере массы после прокаливании при 550°C, вполне типично как для едомы (Murton et al., 2015), так и для пойменных отложений. Таким образом, по гранулометрическому составу грунт, заполнявший черепа пещерного льва и шерстистого носорога, мог происходить как из едомы, так и из пойменной фации аллювия, причём, судя по спикулам губок, второе более вероятно. Уточнить генезис образца *F-506* (и, соответственно, *F-4299*) помогли данные палеоботанических исследований (п. 4.2.3).

Гранулометрический состав грунта из большого корня и межкорневого пространства у образца *F-3327* практически одинаков (Рис. 25)

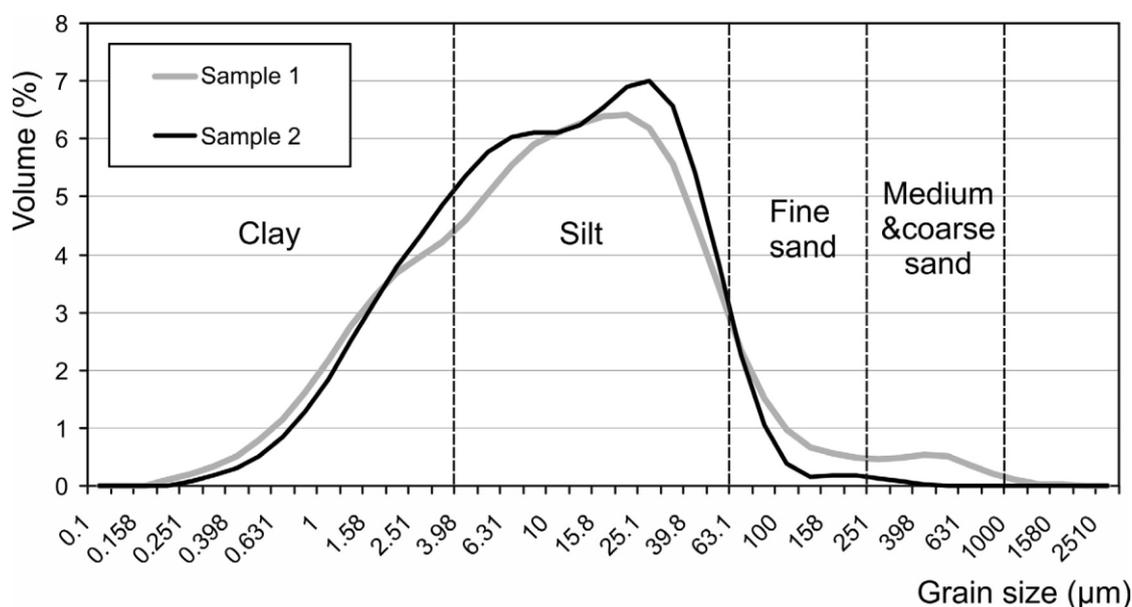


Рис. 25. Гранулометрический состав отложений из зуба *F-3327* (Kirillova et al., 2020, Fig. 6)

Обе пробы имели одномодальное распределение частиц по размерам с пиком 20–25 µm. Более двух третей материала приходится на иловую фракцию (4–62 µm): 66% в пробе 1 и 72% в пробе 2. Доля глины (<4 µm) составляла немногим <25% в обеих пробах. Песок в небольших количествах (4,0–6,5%), в основном мелкий (62–250 µm). Крупный песок (500–1000 µm)

составлял <3% пробы 1 и почти отсутствовал в пробе 2. Грунт обеих проб относительно хорошо отсортирован. Состав отложений аналогичен едоме, с большой долей ила (более 2/3). Для сравнения, в обнажении Ойогосского Яра к западу от Алазейского района в едомных отложениях 70% составляет ил средней крупности (25–56 μm) (Wetterich et al. 2016). Количество глинистых частиц в них не более 10%, а песчаных – 20%. Отложения Дуванного Яра на нижней Колыме сходны с Ойогосскими и считаются эоловыми, или «холодным лёссом» (Murton et al., 2015). Другие авторы считают едому пойменной фацией аллювия из-за включений линз песка и характерной стратификации (Региональная геокриология..., 1989; Wetterich et al., 2016).

Отличия отложений из зуба алазейского мамонта от едомных: илистая фракция (до 25%) намного выше, а фракция песка ниже (примерно 5%), предполагая осаждение в стоячем водоеме. Соотношение песка, ила и глины похоже на илистые отложения в основании разреза Дуванного Яра, интерпретируемого как таберальные отложения, протаивавшие в озёрный талик (Murton et al., 2015). Такие отложения в основании едомного ЛК часто датируют последним межледниковьем (Каплина, 1986; Pyashuk et al., 2006), на региональном уровне определяемым как казанцевское (МИС 5e), 125 000–90 000 лет назад. Подобный состав ила характерен и для отложений некоторых разрезов олёрской свиты (Архангелов, 1977). Состав грунта указывает на осаждение в условиях мелкого озера, поймы или медленно текущего водотока. Таким образом, грунт из зуба мамонта мог иметь озёрный и таберальный генезис, а по возрасту соответствовать едоме или поздней части олёрской свиты, но эволюционный уровень зуба соответствует мамонтам позднего плейстоцена и исключает второй вариант.

4.2. Палеоботанические и микропалеозоологические характеристики образцов

4.2.1. Череп чондонского носорога Мерка

Результаты изучения палеоботанических материалов

Мозговая полость черепа ЧН, образец *F-4160*, была заполнена алевритом сероватого цвета; полости нескольких зубов были забиты плотной «пробкой» растительного детрита, перекрывающей желтовато-серый тонкозернистый песок (Рис. 26).

Пыльца и споры единичны во всех образцах. Диатомовые водоросли из мозговой полости многочисленны и хорошей сохранности. Отмечены тонкие длинные, почти целые створки *Fragilaria ulna* (Nitzsch) Lange-Bertalot — космополитического пресноводного вида.

В грунте из мозговой полости и зубов преобладает эпидермис злаков и трав, остатки мхов родов *Aulacomnium* и *Polytrichum* и проводящих тканей трав. Основная часть растительных остатков происходит из «пробки», в необработанной фракции выявлены

единичные веточки *Salix* sp. и *Betula* sp., самые крупные остатки представляют собой кору и веточки *Larix* sp.

В мацерате микроостатков преобладает крупный (более 150–200 μm) без примеси минеральных частиц растительный детрит: преимущественно эпидермис и ткани трав, лигнифицированные ткани и проводящие элементы веток/древесины, ткани мхов. Определены остатки тканей с хорошо различимой клеточной структурой и устьичными комплексами. По фрагментам эпидермиса с устьичными комплексами выявлены представители семейства Ericaceae. До 20% остатков тканей принадлежат мхам. Отсутствуют остатки Сурегасеae (осоковые), обычные в рационе крупных фитофагов.

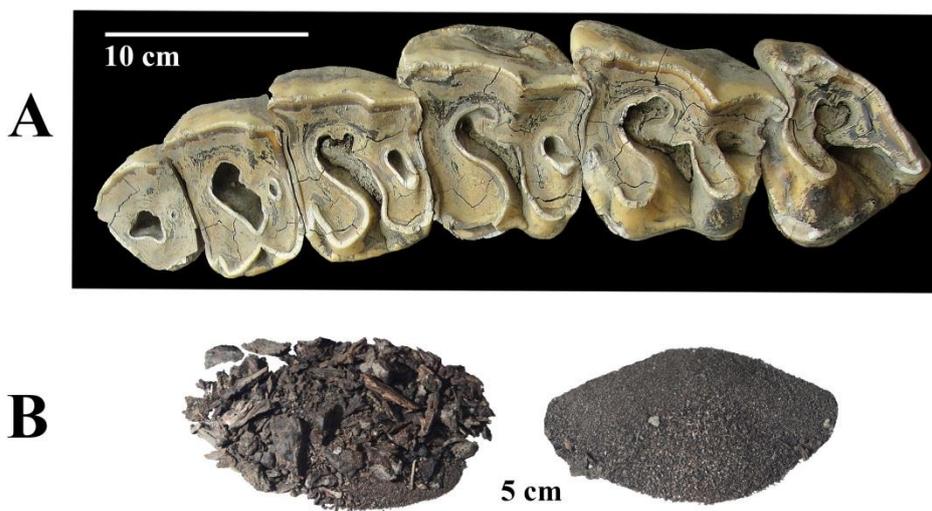


Рис. 26. Чондонский носорог. А – левый зубной ряд. В – заполнение полостей зуба: растительная пробка с песком (слева) и естественно отмытый тонкозернистый песок (справа).

Фитолиты из полостей зубов немногочисленны, число морфотипов не более 10. Они представлены удлинёнными (прямоугольными и цилиндрическими гладкими палочками), трапециевидными, редко – округлыми формами; многолопастные и кубические формы единичны. Удлинённые палочки с шиповатой поверхностью и «степные» формы отсутствуют. Относительное однообразие, вероятно, связано с преобладанием тканей и макроостатков древесной и кустарниковой растительности, которые сохраняются лучше, чем травянистые.

Многочисленные макроостатки древесных растений, средним размером 0,06 cm^3 , представлены в основном фрагментами коры от 2 до 12 мм в длину и от 0,5 до 5 мм в диаметре; иногда они покрыты корой толщины до 4–5 мм, т.е. съеденные побеги имели диаметр 5–12 мм. 23 остатка древесных относятся к семействам Pinaceae и два к Ericaceae. Идентификация родов *Larix* и *Picea* по древесине проблематична даже у современных образцов, тем не менее, семь остатков уверенно отнесено к роду *Larix*. Возраст их от 4 до 15 лет. У некоторых побегов в подкоровом (последнем) годичном кольце присутствует сформированная поздняя древесина,

т.е. растение съедено в середине-конце вегетационного сезона либо зимой (Рис. 27). У других имеется только ранняя древесина в последнем (внешнем) годичном кольце, указывающая на начало сезона роста.

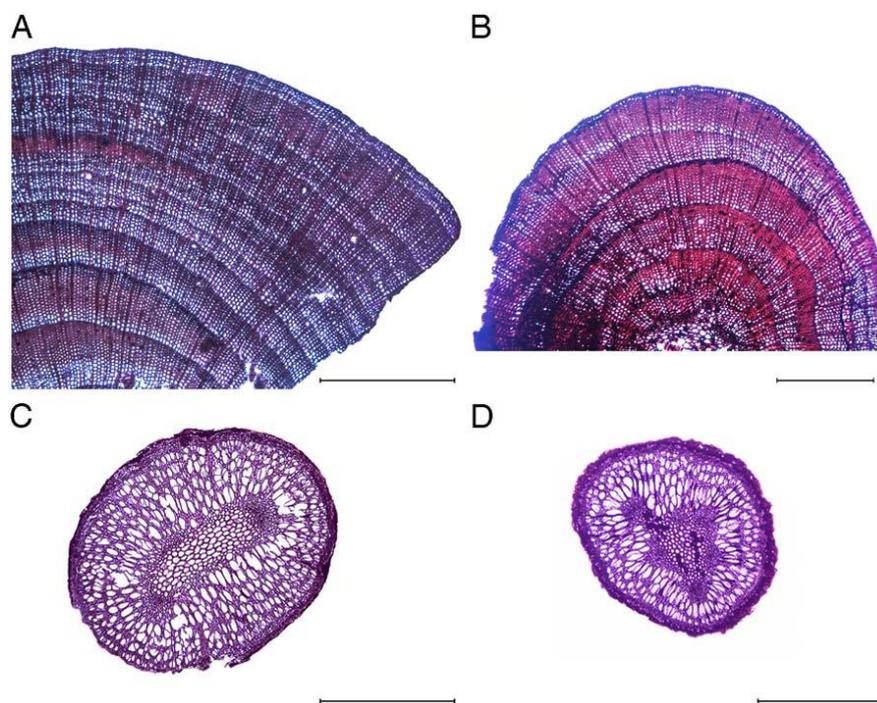


Рис. 27. Поперечные срезы фрагментов побегов из зубов чондонского носорога. А – *Larix* sp. В – *Larix* / *Picea*. С, D – (?) *Vaccinium* sp. Шкала: 1 мм (Kirillova et al., 2017, Fig. 8)

Ширина годичных колец в остатках лиственницы составляет 0,05–0,2 мм. Невысокий радиальный прирост свидетельствует о неблагоприятных условиях произрастания деревьев, в частности, о коротком и холодном вегетационном периоде (Naurzbaev, Vaganov, 2000). Два остатка кустарничков возрастом 2–3 года, вероятно, из рода *Vaccinium* (вересковые), съедены в период с конца лета по начало весны следующего года.

О сезоне гибели ЧН

Пищевая ценность пастбищ меняется в зависимости от сезона. Когда растения мягкие и сочные, зеленые корма имеют лучшую питательную ценность. Перед цветением травянистые растения, в том числе Сурегасеае и травы, содержат значительное количество белка, но по мере развития его содержание снижается.

Летом потенциальный рацион фитофагов включает разнотравье (двудольные травы), водную и сочную околводную растительность, а также ветви кустарников и деревьев у браузеров (поедателей веток). Во второй половине тёплого сезона наиболее питательными формами являются листопадные кустарники. К концу лета наиболее питательны некоторые травы, разнотравье, ивы у воды и березы. Наконец, в холодное время года питание происходит

за счет кустарников, высохших трав, ветвей лиственницы. Характеристики сохранившихся в зубах растений свидетельствует о гибели ЧН в холодное время года (для этих широт сейчас с октября по апрель), что согласуется с данными по слоям РС зубного цемента и, вероятно, с отсутствием осоки, по аналогии с питанием другого облигатного браузерера – лося.

4.2.2. Череп шерстистого носорога из торфяного слоя

Исследование торфянистого мелкозема из мозговой полости черепа шерстистого носорога *F-61* показало, что пыльца деревьев и кустарников составляет 45% от суммы пыльцы и спор наземных растений; пыльца трав и кустарничков – 48%, споры – 6%. Доля *Larix* sp. достигает 5%; принимая во внимание ее низкую стойкость к разрушению, роль лиственницы в растительности была значительной. Среди многочисленных обрывков растительных тканей и волокон обнаружены фрагменты эпидермы хвои лиственницы с устьицами характерной формы, однозначно свидетельствуя о локальном присутствии этого дерева в месте захоронения носорога. Среди пыльцы деревьев и кустарников преобладает берёза (около 22% спектра), в том числе *Betula* sect. *Albae* – 8%, *B.* sect. *Fruticosae* – 5% и *B.* sect. *Nanae* – 9%. Доля ивы около 8%, ольховника – 6%. Обнаружена пыльца кедрового стланика (*Pinus pumila*), сосны обыкновенной (*P. s/g Diploxylon*) и единично – ели (*Picea*). Среди травянистых в СПС преобладают Сурегасеае (21%) и Роасеае (16%). При большом разнообразии этой группы, доля каждого из других семейств (*Asteraceae*, *Cichoriaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae*, *Onagraceae*) не превышает 2%; пыльца остальных таксонов единична. Споры зелёных и сфагновых мхов, печеночников, хвоща и плаунка наскального *Selaginella rupestris* немногочисленны (Kirillova et al., 2021).

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

Споры и пыльца. В СПС из грунта мозговой полости древесные породы составляют 30% от суммы пыльцы и спор наземных растений; на долю деревьев (главным образом, *Betula* sect. *Albae*) приходится 10%. В небольшом количестве присутствует пыльца сосен (обыкновенной, сибирской и кедрового стланика), единично – лиственницы. Среди кустарниковых преобладают ольха (*Alnaster fruticosus*), березы (*Betula* sect. *Fruticosae*, *B.* sect. *Nanae*) и виды ивы (*Salix* spp). Помимо пыльцы, в образце отмечены микроскопические (60–100 μm) фрагменты древесины лиственных пород и единично – хвойных. Доля трав и кустарничков 63% СПС. В этой группе преобладают злаки (18%) и полыни (12%), заметна доля осоковых (Сурегасеае) и кустарничков из порядка *Ericales*, а также представителей семейств гвоздичных (*Caryophyllaceae*) и камнеломковых (*Saxifragaceae*). Помимо пыльцы осоковых, обнаружены мелкие фрагменты их корешков и корневищ. Пыльца травянистых растений чрезвычайно разнообразна: представлено более 15 семейств (*Asteraceae*, *Cichoriaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Polygonaceae* и др.), многие – несколькими морфологическими типами. Заметна доля типичных обитателей луговых сообществ зоны тундры и лесотундры: представителей родов *Polemonium*, *Pedicularis* и

Valeriana. Споры составляют всего 7% СПС; среди них преобладает *Sphagnum* sp.; заметна доля печеночников (*Riccia*). Основные биотопы сибирских риччий – илистые мелководные берега рек (Бакалин, Таран, 2004).

В образце *F-506* обнаружена редкая пыльца водных растений (*Myriophyllum* sp., *Potamogeton* sp.), листовые шипики *Ceratophyllum* sp., талломы зеленых водорослей (*Botryococcus* sp. и, реже, *Pediastrum* sp.), фрагменты спикул губок, единичная пыльца прибрежных растений: рогоза (*Typha latifolia*) и ежеголовки (*Sparganium* sp.). Обнаружена пыльца сосен обоих подвидов и даже ели (очевидно, заносная), их в голоценовых спектрах района нет. Среди микрофрагментов древесины лиственных пород отмечены единичные фрагменты хвойных.

Диатомовые водоросли. В образце обнаружены створки и целые панцири диатомовых водорослей не менее 10 видов, относящиеся к четвертичной и современной пресноводной флоре. Некоторые раковины довольно крупные, около 120 мкм. Створки тонкостенные и хрупкие, сильно перфорированные. Определены бентосные диатомеи: *Navicula radiosa* Kützing, *Stauroneis* sp., виды рода *Pinnularia*, в том числе и *Pinnularia borealis* Ehrenberg, обрастатели (перифитон) – *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Cymbella* sp., *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt, *Gomphonema* sp., *Ulnaria* sp., болотные виды рода *Eunotia*.

Губки. Множественные фрагментированные спикулы губок представлены мегасклерами, которые принадлежат представителям семейства Spongillidae.

Фитолиты. Фитолиты многочисленны и многообразны. Доминируют лопастные трапециевидные симметричные и несимметричные частицы, субдоминанты – ланцетовидные формы с широким основанием; присутствуют удлинённые размером 10–50 мкм цилиндрические формы, в том числе с волнистым краем, что типично для злаков. Удлинённые гладкие цилиндрические формы продуцируют листья и стебли злаков и двудольных трав.

Среди непыльцевых палиноморф обнаружены споры грибов: индикатора эрозии почв (*Glomus* sp.) и обитателя навоза фитофагов (Kirillova et al., 2021).

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

Пищевой ком из полупереваренного содержимого желудка включает хорошо сохранившиеся остатки растений цветом от тёмно-коричневого до чёрного. Определены многочисленные вегетативные части травяных растений, в основном осоки и травы, семена осоки, пыльца и фитолиты злаковых, пыльца кустарников и макроостатки. Содержание минеральных частиц в образце низкое, отмечены единичные зерна кварца. Обнаружено несколько волос бизона.

Среди макрофоссилий – фрагменты вегетативных частей растений, включая стебли и листья трав, трав и осок, измельчённые ветки кустарника с раздвоенными концами (112 шт.,

длиной 20–65 мм и диаметром 1–3 мм), веточки мха *Polytrichum* sp. (40 шт.), почки кустарников и полукустарников (45 шт.), семена и фрагменты листьев травянистых растений и кустарников. Стебли и листья трав более многочисленны, чем остатки кустарников (99:1 по объему). Среди макрофоссилий преобладают орешки осок (*Carex*) и колоски злаковых (*Arctagrostis latifolia*, cf. *Calamagrostis* и др. Poaceae). Кустарники (*Alnus fruticosa*, *Salix* и *Betula* sect. *Nanae*) и полукустарники (*Rubus arcticus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum*) также обычны, указывая на кустарниковую тундру. Помимо них, присутствовали виды преимущественно влажных мест обитания, в том числе *Comarum palustre*, *Ranunculus* cf. *hyperboreus* и *Menyanthes trifoliata*.

Комплекс микрофоссилий включает большое количество фитоцитов (около 600 экз.), ткани мха и кустарников, слепки кутикулы трав и кустарников, эпидермис травы и осоки, эпидермис с устьицами и остатки диатомовых водорослей, крупные (более 150 μm) остатки растительной ткани. Остатки древесных не обнаружены. Преобладают игольчатые формы (трихомы) и трапециевидные фитоциты. Выявлены различные типы трихом, в том числе трихомы с широким основанием и трихомы с гладкими и извилистыми шипами. Среди трапеций доминировали полилопастные трапеции. Эти формы преобладают у родов *Poa* и *Bromus* и обычны у *Festuca* и *Calamagrostis* (Carnelly et al., 2004). Отмечены шаровидные гладкие фитоциты *Poa* sp. и некоторых мхов, а также удлинённые, гладкие и длинные, гладкие, мелкие волнистые формы, параллелепипедные формы с петельчатым краем и пластины. Удлинённые фитоциты представляли собой субэпидермальные столбчатые или прямоугольные клетки. Отмечены конические формы, характерные для осок. Во фрагментах эпидермиса трав выявлены кремнистые устьичные комплексы (25–30 μm), представляющие собой комплекс удлинённых расширенных на концах и суженных в средней части клеток, аналогичный тому, что описан для осок (Carnelly et al., 2004). Обнаружены целые раковины диатомовых водорослей.

СПС из пищевого кома беден и состоит в основном из злаков (Poaceae) и осок (Cyperaceae). Пыльца кустарников (*Betula* sect. *Nanae* и *Alnus fruticosa*) также содержится в заметном количестве, а пыльца *Pinus* и *Betula* немногочисленна. Пыльца смешанных трав отсутствует. Споры зелёных мхов (*Bryales*) многочисленны. Единичны аскоспоры грибов-копрофилов. Переотложенные и современные зёрна пыльцы не обнаружены.

4.2.5. Алазейский мамонт

В СПС доля пыльцы древесных (деревьев и кустарников) от 16 до 29% всех наземных растений. Пыльца недревесных растений (травы, травы и кустарнички) 65–76%, а споры – 4–5%. Доля лиственницы (*Larix* sp.) до 7%. С учётом восприимчивости пыльцы лиственницы к разрушению, это показатель её значительного присутствия в растительных сообществах. Обнаружено небольшое количество пыльцы сосны карликовой (*Pinus pumila*), березы (*Betula* sect. *Albae*), ели (*Picea*), сосны обыкновенной (*P. s/g Diploxylon*) и можжевельника (*Juniperus*

sp.) (Kirillova et al., 2020). В настоящее время эти деревья и кустарники наиболее характерны для бореальных (таёжных) регионов, слабо проникают в субарктические широты Сибири (Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1977). Таким образом, даже несмотря на то, что пыльца анемофильных деревьев могла быть перенесена ветром, состав древесной пыльцы образца F-3327 указывает на региональное распространение лиственничных и берёзовых лесов с разнообразными кустарниками.

Пыльца и споры чрезвычайно разнообразны, включают множество луговых, водно-болотных и прибрежных растений, характерных для лесной зоны (*Sanguisorba officinalis*, *Menyanthes trifoliata*, *Rubus chamaemorus* и *Scheuchzeria palustris*; Арктическая флора СССР, 1980). Редкие зёрна пыльцы *Rumex* cf. *acetosella*, *Saxifraga* sp. и споры *Riccia* и *Selaginella helvetica* в СПС указывают на нарушенные песчаные почвы и каменистые места. *S. helvetica* – редкий вид, который в настоящее время встречается в Сибири только в районах северного Байкала и Шилка-Аргун (Флора Сибири, 1988). Определена пыльца типично водных растений *Nuphar pumila*, *Nymphaea* sp. и *Myriophyllum verticillatum* (Рис. 28).

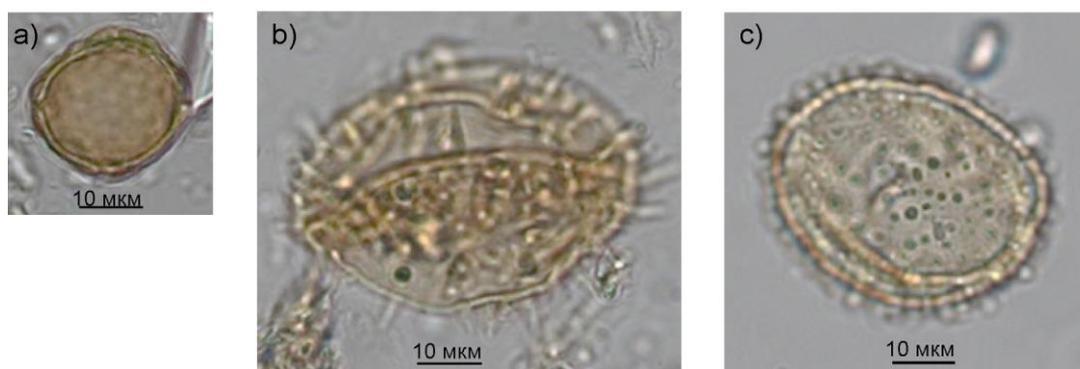


Рис. 28. Пыльцевые зёрна водных растений из грунта, заполняющего полость зуба F-3327: *Myriophyllum verticillatum* (a), *Nuphar pumila* (b) и *Nymphaea* sp. (c). Фото О.К. Борисовой

Современный ареал *N. pumila* в Восточной Сибири ограничен флористической областью Вилюй – Верхняя Лена, а современная с-в граница *Nymphaea* примерно совпадает с границей ели. *Myriophyllum verticillatum* – бореальный вид, доходящий до 58 ° с. ш. таежной зоны Восточной Сибири (Арктическая флора СССР, 1980).

Обнаружено большое количество мелкого растительного детрита, представленного хорошо сохранившейся тканью мха с мелкоклеточной структурой и остатками сосудистой ткани от стеблей и корней трав, эпидермальную ткань с устьицами злаков (Poaceae) и двудольных трав; небольшое количество фитоцитов. Спикулы пресноводных губок, створки диатомовых водорослей указывают на отложение в водной среде. Остатки болотных и водных зелёных мхов родов *Drepanocladus* и *Hylocomium* указывают на повышенное количество

растворённых в воде минеральных веществ; раковины амёб рода *Diffugia* – на заболоченный участок также с обилием растворённых минеральных веществ.

4.2.6. Экскременты мамонта

В образце *F-3447*, помимо остатков растений, обнаружены перья птиц (Рис. 29).

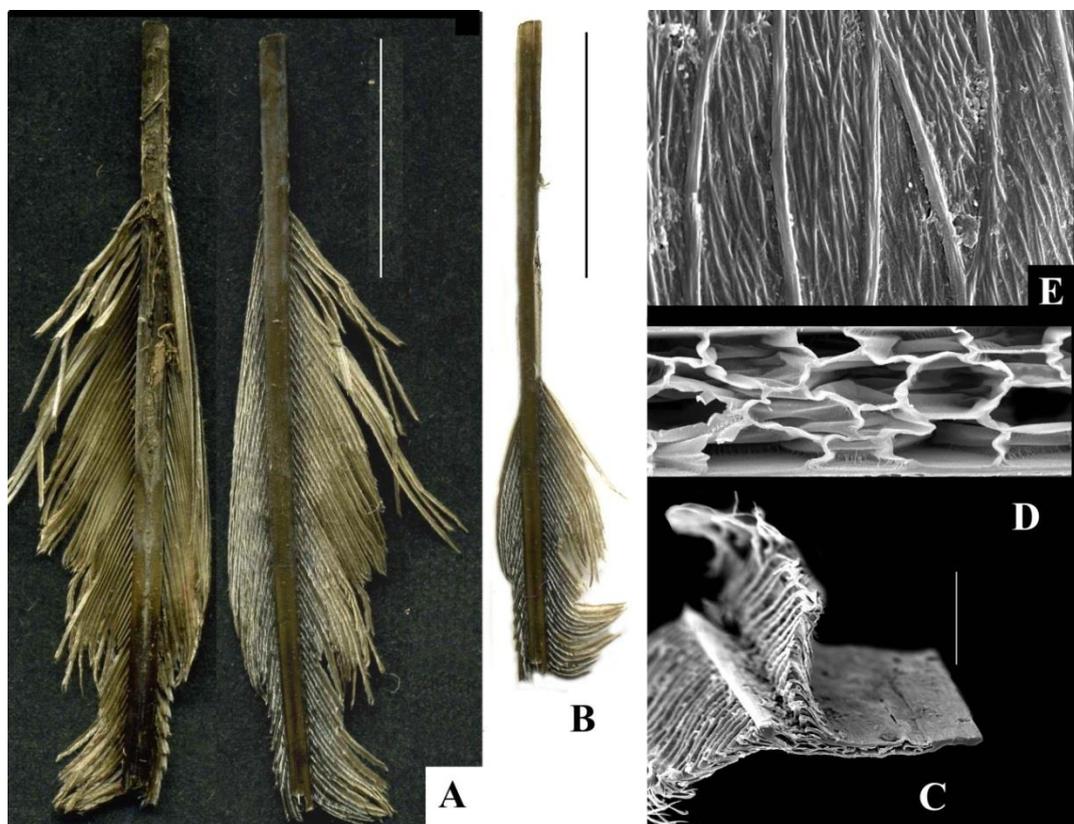


Рис. 29. Птичьи перья из образца *F-3447*. А, В – маховые перья гусеобразных. С–Е – микроструктура зазубрин из контурной части перьев: С – поперечный разрез, D – стержень, Е – кутикулярный орнамент. А, В – сканированное изображение. Шкала: 10 мм. С–Е – микрофотографии, полученные с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Шкала: С – 100 μm , D – 10 μm , E – 1 μm (Kirillova et al., 2016a, Fig. 7)

Практически все растения позднего плейстоцена есть и в составе современной флоры на территории Чукотки и Якутии (Томская, 2000; Секретарёва, 2004), но в регионах распределение отличается, как раньше, так и сейчас.

Таксономический состав растений из обоих образцов сходен: в СПС и в комплексах макроостатков доминируют злаки. Интересно, что макроостатки осок обильны при невысокой доле их пыльцы (Kirillova et al., 2016a). Различия в содержании пыльцы и макроостатков осок и злаков объяснимы разными сроками цветения/пыления и созревания плодов. В Арктике цветение осок происходит с конца апреля до начала июля, а обильное созревание их плодов – в период цветения злаков, с июня по август (Шамурин, 1966), исходя из этого, сочетание зрелых плодов осок с большим количеством пыльцы злаков указывает на вторую половину лета.

Фрагменты колосков злаков, хорошая сохранность плодов и семян подтверждают формирование экскрементов в конце или после вегетационного периода.

Кроме злаков и осок, разнообразен состав микро- и макроостатков мезофитных растений, произрастающих преимущественно в тундровых луговых сообществах с умеренным увлажнением. Макроостатки типично степных растений не обнаружены.

Наличие плодов и семян ксеромезофитов (*Carex* cf. *melanocarpa*, *Potentilla* cf. *stipularis*) указывает на развитие каменисто-щебнистых участков; макроостатки водно-болотных растений свидетельствуют о соответствующих биотопах. Обнаружены единичные семена *Artemisia tilessii* и *Artemisia* sp., при обилии пыльцы полыни. *A. tilessii* произрастает преимущественно в пойменных лугах или по каменистым склонам арктических и горных тундр (Андреев и др., 1974; Секретарёва, 2004).

В экскрементах с р. М. Анюй, кроме макроостатков и пыльцы ив (*Salix*) определены микро- и макроостатки кустарников *Alnus fruticosa* и *Betula* sect. *Nanae*. Фитолитный спектр указывает на развитие злаково-осоковых группировок с невысокими луговыми злаками, разнотравьем и кедровым стлаником.

Сезон происхождения экскрементов мамонта со средней Индигирки и М. Анюя

Сезон года привязан не к современному календарю, а к природным процессам, которые не обязательно совпадают из года в год, и разница может составлять от одной-двух до, в экстремальных случаях, до 4 недель. Вегетационный период в высоких широтах гораздо короче, чем в средних, тёплый сезон не превышает трёх, максимум четырёх месяцев, и понятия «весна», «лето» и «осень» довольно условны, а их границы непостоянны.

Образец *F-552* содержал эфиппиумы (Рис. 30), которых нет в образце с р. М. Анюй. Вероятно, он сформирован в пик полового размножения дафний, сопровождающийся массовой откладкой эфиппиумов, что соответствует концу тёплого сезона.

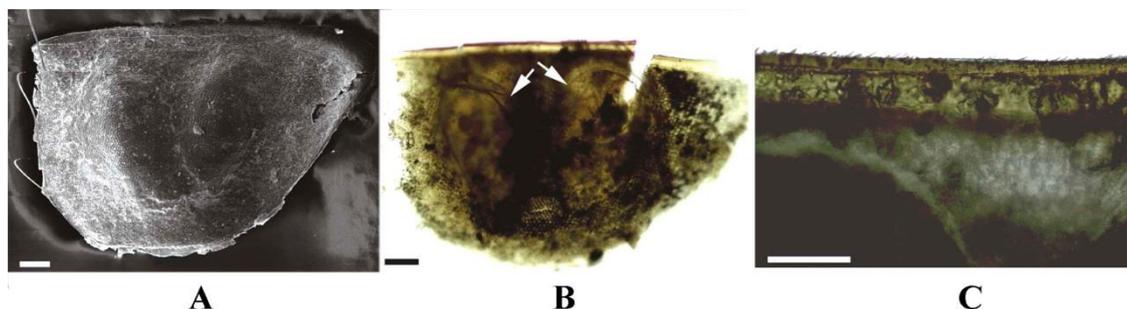


Рис. 30. Эфиппии *Daphnia* (*Daphnia*) *pulex* из экскрементов мамонта *F-552*. А – общий вид, СЭМ. В – общий вид в проходящем свете, стрелками указаны оболочки яйца. С – дорсальная пластинка эфиппиума. Шкала: 0,1 мм (Kirillova et al.,)

Остатки жуков, *Aphodius cf. rectus* и *Stephanocleonus* sp., также указывают на тёплый сезон (в холодное время жуки не активны, захват зимующих особей с пищей мало вероятен).

Образец с М. Анюя мог сформироваться как в начале тёплого сезона, когда в популяциях есть только партеногенетические самки дафний, чьи остатки не сохраняются в отложениях, и нет эфипшиев, так и в холодное время года – к такому выводу подводит и отсутствие остатков жуков. Возможно, формирование «россыпи» экскрементов мамонта на М. Анюе связано с одним сезоном, в который они благодаря неким благоприятствующим обстоятельствам (подтопление? половодье, занесшее линзу алевроитом и илом?) оказались в ледяной линзе.

4.2.7. Органические включения из шерсти мамонта с р. Б. Чукочьа

Шерсть мамонта (образец F-2362) включала единичные волосы других млекопитающих (бизон, шерстистый носорог), перья птиц, растительный детрит, остатки насекомых, единичные остатки мелких млекопитающих и эфипшии пресноводных дафний.

Шерсть представлена рыхлыми колтунами размером от 3 до 10 см. Более мелкие плотные пучки волос диаметром <1 см малочисленны. Отдельные рыжеватые остевые волосы длиной до 30 см, выделявшиеся из основной массы, соответствовали шерстистому мамонту и шерстистому носорогу. Покровные волосы светло- или тёмно-коричневые, цилиндрические или слегка приплюснутые и изогнутые, диаметром ~ 203 μm . У защитных волос фрагментарный мозг занимал 5–21% ширины стержня или отсутствовал. Покровные волосы I (толщина 113–136 μm) и II (80–90 μm) светло-желтые или белые, с продольной бороздкой и фрагментированным мозговым веществом (20–50%). Подшерсток (34–45 μm) белый, волосы сильно изогнутые (4–5 волн на фрагмент 5,6–6,1 см), без продолговатого мозга. Кутикула волос круглой формы с чешуйками, полностью опоясывающими стержень (Kirillova et al., 2016c). Максимальная высота чешуек составляла 30 μm на покровных волосах и 40 μm на защитных. Большинство исследованных крупных волос были идентифицированы как принадлежащие шерстистому мамонту на основании архитектуры, степени развития их мозгового вещества и рисунка кутикулы. У него волосяной мозг дегенеративен, имеет форму узкой, неровной (иногда напоминающей бусинки), непрерывного или фрагментарного шнура вдоль оси стержня, занимающего от 5 до 15% ширины стержня. Однако мозговое вещество некоторых волос было хорошо развито (занимало до 50% ширины стержня), как у шерстистого носорога (Chernova et al., 2015).

Перья птиц из колтунов шерсти принадлежали гусеобразным и курообразным. Четыре пера имеют чёткие диагностические признаки: 1) орнамент кутикулы образован продольно вытянутыми 5–6-угольными веретеновидными чешуйками, сглаженный рельеф ее поверхности – вязью толстых плотно прилегающих и переплетающихся волокон, вытянутых вдоль длинной оси чешуйки. Соединение между чешуйками утолщённое, в виде жгута. 2) Междоузлие

бородочки плавно переходит в неширокий узел с двумя или тремя игловидными зубцами, как представителей родов *Cygnus*, *Anser* или *Cygnopsis*. 3) Широкие трехгранные узлы, продольная ребристость и треугольная щель в апикальной части междуузлий, постепенная замена (к вершине бородки) широких узлов на неширокие узлы с мелкими зубцами, а затем – на узкие узлы с двумя длинными игловидными зубцами характерно для представителей рода *Anas*. 4) Отсутствие пигмента в крючочках и ресничках обычно для бородочек перьев *Cygnus cygnus*, *C.olor*, *Anser fabalis*, *Anser albifrons*, *Cygnopsis cygnoides*; присутствие пигмента на границе узла и междуузлия типично для ряда видов рода *Anas*, в частности, для *Anas querquedula*. Эти перья принадлежат Anseriformes. Остальные 4 пера отнесены к Galliformes.

Остатки насекомых из шерсти мамонта принадлежали в основном жесткокрылым, *Coleoptera* (89 экз.), единично – перепончатокрылым, *Hymenoptera* (4). Доминируют пилюльщики рода *Morychus*, которых обычно относят к виду *M. viridis* Kuzm. et Kor. – ключевой вид плейстоценовых сообществ С-В Сибири (36.6% общего числа фрагментов). Другой представитель сообществ – жужелица *Poecilus nearcticus* (Lindr.), является субдоминантом (19.4%). Арктические виды представлены жужелицами *Amara alpina* (Payk.) и *Pterostichus costatus* (Men.) и листоедом *Chrysolina cavigera* (Sahlb.). Тундровые сообщества представляют жужелицы *Pterostichus sublaevis* J.sahlb., *P.vermiculosus* Men., *Stereocerus rubripes* Motsch. Виды жужелиц подрода *Phonias* рода *Pterostichus* (*Pterostichus diligens* (Sturm), *P. strenuus* (Panz.) ныне связаны с бореальной зоной. Остатки мелких плавунцов рода *Hydroporus* указывают на водоём или переувлажнённые почвы (Kirillova et al., 2016c).

Растительные остатки

Количество и морфологическое разнообразие фитоцитов низкое. Преобладают крупные формы (около 100 μm): массивные трихомы, удлиненные структуры с разными краями (волнистыми, фестончатыми, зубчатыми и гладкими) и пластинами. Преобладали ткани и фитоциты Poaceae, у которых хорошо сохранились клеточная структура и устьичные комплексы.

Определены *Poa* sp., *Calamagrostis* sp. и *Bromus* sp. Остатки Cyperaceae, Осоковых, *Carex* sp. и *Eriophorum* sp., менее многочисленны, а мха (*Aulacomnium* sp.) и кустарников (ива, черника и арктоус) редки. Отмечены ткани *Hordeum* sp., растущего сегодня на поймах и лугах Якутии, в зарослях пойменных кустарников. Это растение первым поселяется в нарушенных местообитаниях. Остатков древесных растений и диатомовые водоросли не обнаружены. Многочисленны мицелии микроскопических кератинофильных грибов и цепочки из 4-8 клеток колониальных водорослей *Scenedesmus* sp., обитателя стоячих пресных водоемов.

В СПС (2000 пыльцевых зерен) преобладали злаки Poaceae. Небольшой % пыльцы (1–9%) принадлежал семейству Caryophyllaceae. Выявлена пыльца полыни (*Artemisia* sp.), разнотравья, Chenopodiaceae, деревьев (*Pinus* subg. *Diploxylon*, *Betula* sect. *Albae*) и кустарников

(*Salix* sp., *Betula* sect. *Nanae*, *Alnus fruticosa* (Rupr.). Споры сфагновых мхов (*Sphagnum*) и копрофильных грибов сем. Sordariaceae (Podospora-type и Sordaria-type) единичны (Kirillova et al., 2016c)

Макроостатки растений представлены в основном злаками, среди которых преобладает дикий ячмень *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, доминирующий на современных аласных лугах Колымы. Трёхрѣберник *Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip., маревые Chenopodiaceae, спорыш *Polygonum* sp. и лапчатка *Potentilla anserina* L. – индикаторы нарушенных участков лугов и береговых склонов. Водная растительность представлена мелководными видами: рдестом *Potamogeton* sp. и водяным лютиком *Batrachium* sp. Осока *Carex* sp. и вахта *Menyanthes trifoliata* L. характерны для водно-болотных угодий. Кустарники, по-видимому, были широко распространены в пойме (ольха *Alnus fruticosa*) и на водоразделах (карликовые ивы рода *Salix*).

Остатки ракообразных

В колтунах найдены многочисленные хитиновые остатки жаброногих ракообразных – представителей отрядов Anostraca Sars, Notostraca Sars, Anomopoda Sars: коронки мандибул, покоящиеся яйца, эфиппиумы и фильтрующие щетинки. Хрупкие тела этих животных не сохранились, но обнаружены дистальные части их нижних челюстей, покоящиеся яйца, эфиппии и фильтрующие щетинки. Дистальные части нижних челюстей с коренными поверхностями, которые имеют многочисленные диагональные гребни, вероятно, принадлежат одному виду сказочных креветок (отряд Anostraca), а участки с сильными шипами принадлежат представителю креветок-головастиков (Notostraca). Обнаружены покоящиеся яйца как минимум четырех различных типов, принадлежащих некоторым представителям Anostraca и, возможно, Conchostraca. Определены многочисленные эфиппии Daphniidae Straus (Cladocera: Anomopoda) нескольких морфотипов, большинство из которых прекрасно сохранились: (i) эфиппии с двумя яйцами, оси которых перпендикулярны спинному краю, относятся к дафниям (*Daphnia longispina* s. lat. видовая группа; (ii) эфиппии с двумя яйцами, оси которых почти параллельны спинному краю, скорее всего, из группы видов *Daphnia (Ctenodaphnia) atkinsoni*; (iii) несколько эфиппий с одним большим яйцом, ось которого параллельна спинному краю, относятся к другому роду Daphniidae, *Simocephalus*.

Радиоуглеродные даты

Органические включения оказались разного ^{14}C возраста (Табл. 2). Возможно, легче было бы просто обозначить сообщество состоящим из смешавшихся в процессе переотложений, или при извлечении с места находки шерсти, органических остатков разного времени, однако была предпринята попытка объяснения процессов, приведших к формированию этого скопления в колтунах шерсти. Один из возможных сценариев приведён в Главе 5.

ГЛАВА 5. Реконструкция палеоэкологических обстановок и тафономических условий по изученным образцам

Изучение остатков крупных млекопитающих и сопутствующих им свидетельств прошлого (рыхлые отложения, заполняющие полости, и органические остатки в них) позволяет реконструировать генезис отложений и, следовательно, геоморфологическую позицию места гибели животного, обстановку осадконакопления, состав растительности, климатические условия времени захоронения. В геологическом смысле последнее соответствует времени жизни этих зверей, и в итоге мы получаем полноценное описание палеосреды, практически идентичное реконструкции по результатам комплексного изучения разрезов. В Главе 5 сделаны методические обобщения по работе с неинсцитным материалом и приведены палеоэкологические выводы по временным срезам некоторых участков с-в Азии на основании изучения ключевых образцов (*F-4166*; *F-552* и *F-3447*; *F-4299*; *F-3327*; *F-506* и *F-61*) и объединения результатов исследования остатков млекопитающих и включённых материалов. При выполнении палеореконструкций нами соблюдена определенная этапность работы, которую можно представить и как методические рекомендации при изучении неинсцитного материала.

На первом этапе оценивалась перспективность самой находки: идентификация, редкость для данного вида и для данной территории, целостность, сохранность, наличие включённых материалов и т.д. При обнаружении под разрезом необходимо увязать образец с геологическим телом, однако все образцы собраны местными жителями, не владеющими такой информацией. На втором этапе шло комплексное изучение образцов методами: морфолого-морфометрическим, патологоанатомическим, гистологическим, изотопными, тафономическим, и т.д., с учётом их взаимного дополнения и проверки. На третьем изучали включённый в полости черепов, костей и т.д. грунта, который предположительно считается частью вмещающих отложений (что требует доказательств, обычно получаемых в процессе работы). Благодаря этому осуществляется привязка к обнажению и/или геологической схеме, геоморфологическая и геологическая интерпретация. Ценность на этом этапе имеет и сам грунт, его состав и генезис, и комплекс включённых в него органических остатков. Классификация изученных неинсцитных остатков приведена в Табл. 4.

Удалённость ископаемого образца от места исходного залегания может быть как нулевая, так и значительная; в каждом случае должна быть доказана связь и определены действующие агенты перемещения. Ими могут быть склоновые процессы, водотоки (включая вдольбереговое перемещение), лёд и т.д. Заметим, что перемещение влекомых водой костных остатков крупных млекопитающих в пределах плоской равнины (значительная часть

Приморских низменностей) не может быть продолжительным в силу их размеров и тяжести, быстрого осадения и последующего быстрого же погребения в толще осадков. Ещё короче транзит остатков вместе со склоновыми отложениями и при протайке многолетнемёрзлых пород (нередко перемещение сводится к вертикальному проецированию). С речным или морским льдом вырванные из разреза или упавшие на него остатки могут перемещаться на значительные расстояния (Kosintsev et al., 2011: мамонтёнок Люба) однако серийность перенесённого материала на новом месте невозможна, что в случае алазейских мамонтов является показателем относительной близости к разрезам. Влекомые потоком кости обычно приобретают признаки окатанности, которых у изученных образцов нет.

Таблица 4. Классификация информационной насыщенности изученных неинситуальных образцов

№ на карте	Образец	Местонахождение (территория)	Корреляция с разрезом	Носитель информации
1	Череп носорога Мерка	Среднее течение р. Чондон	Корреляции нет	Грунт из пустот мозга и зубов.
2	Экскременты мамонта	Средняя Индигирка	Корреляция условная: вымыты из разреза	Органические остатки
		М. Анюй	Прямая корреляция	
3	Зубы мамонтов	Берег Восточно-Сибирского моря	Корреляции нет	Грунт и зубы
4	Череп, нижняя челюсть, 2 рога шерстистого носорога	Низовья р. М. Куропаточья	Корреляции нет, подняты из русла	Грунт, череп, рога, (сохранность)
5	Шерсть мамонта	Среднее течение р. Б. Чукочьа	Корреляции нет, разрезы рядом	Органические остатки, шерсть
6	Скелет, шерсть пещерного льва	Среднее течение р. М. Анюй	Корреляция условная	Шерсть, изотопы костей
7	Труп бизона	Устье р. Раучуа	Условная, обнажение низкой поймы рядом	Наполнение желудка, труп
1–7	Метаподии бизона	Между низовьями рр. Яна и Раучуа	Корреляция для части МП	Сами кости

Как видно из Табл. 4, среди изученных образцов есть: прямо увязанные с разрезом (6), предположительно увязанные с разрезом (2, 7), не имеющие корреляции вообще (1, 3, 4, 5).

Инситуальные остатки млекопитающих очень ценны в палеогеографическом отношении своим эволюционным (и, соответственно, стратиграфическим) уровнем. Но «наполнение» (минеральный и органический материал) неинситуальных остатков также ценно.

По степени *палеогеографической* информативности неинситуальные образцы могут быть:

(1) высоко информативны по многим признакам: включать грунт с органическими остатками в полостях (1–5), изотопные, тафономические и другие характеристики;

(2) информативны по некоторым признакам: например, абсолютному геологическому возрасту и изотопам, и т.д.

(3) информативны палеобиологически (в данном исследовании МП бизона не содержат грунта и не несут явных тафономических признаков, однако морфологически информативны и могут быть генетически изучены). Остатки позднеплейстоценовых млекопитающих – не просто часть рыхлых отложений: в своё время живые организмы были частью среды, от которой сохранились сигналы в тканях. В этом плане самостоятельная ценность остатков несомненна.

(4) информативны ограниченно или почти не информативны. Некоторые образцы не имеют не только геологической, но даже примерной географической привязки (в музейной коллекции может быть утрачена сопроводительная информация), морфологические признаки повреждены, таксономическая визуальная идентификация затруднена. В этом случае выручают современные методы (генетический для идентификации, элементный и вещественный состав для определения локации и т.д.). Например, с помощью mtDNA выявлены места происхождения львов XIX века в Зоомузее Амстердама и XIII века в Англии (Barnett et al., 2007, 2008); по микростиранию и состоянию зубной системы братьев-львов Цаво определены причины их людоедства (Desantis, Patterson, 2017). В нашем исследовании подобных образцов нет, однако очевидно, что информацию можно извлекать даже в самых «безнадёжных» случаях.

Палеогеографический контекст может помочь в определении исходных вмещающих отложений для переотложенного образца, если он содержит грунт. Так, носорог с р. М. Куропаточья, обнаруженный на дне (и явно переотложенный) не подвергался дальнему переносу, что следует из разного гранулометрического состава грунта в мозговой полости и руслового аллювия в регионе. Кроме того, ассоциированные остатки одной особи не могли быть далеко перемещены: рога носорога, будучи кератиновыми дериватами кожи, при мацерации отторгаются от черепа вместе с мягкими тканями, и любой перенос их разобшил бы.

Соответствие грунта из мозговой камеры черепа и корней зубов (1, 3, 4) исходным вмещающим отложениям доказывается тем, что он взят из внутренних, хорошо защищённых костными и зубными тканями полостей. Его состав и органические включения указывают на генезис и условия осадконакопления. У ЧН (1) грунт в полостях зубов сортирован, указывая на водоток; вместе с тем, растительный детрит в них – несомненно, остатки последней трапезы – характеризует диету, пастбища и среду.

Наконец, на последнем, четвёртом этапе полученные разными методами результаты сводятся в единый массив, идёт взаимопроверка и окончательный синтез. На выходе получаем

объёмную палеогеографическую и биогеографическую картину из естественного архива и новый элемент пазла в естественной истории региона.

5.1. Реконструкция среды в долине р. Чондон по растительным остаткам

Алеврит из мозговой полости черепа ЧН включает остатки растений, характеризующие условия его накопления. Обилие раковин диатомовых хорошей сохранности указывает на водную среду, что подтверждают включения в полостях черепа хорошо окатанных гравия и мелкой гальки, а в пазухах зубов – сортированного тонкозернистого песка под «пробкой» растительного детрита. Всё это указывает на быстрый поток, в котором находился череп. Единичность пыльцы растений во всех пробах указывает на длительное нахождение черепа в водном потоке, либо на холодный сезон погребения носорога. Возможно и сочетание обоих факторов.

Растительные «пробки» оказались наиболее информативными для реконструкции диеты и пастбищ носорога. Фитолитный спектр свидетельствует о достаточной увлажнённости биотопов, на что указывает доминирование в спектре гладких формы с волнистыми краями и отсутствие шипиков и выростов на фитолитах. Реконструировано участие в растительном покрове двудольных трав, злаков и мхов, показателей луговых сообществ. Вересковые и *Aulacomnium* свидетельствуют о местообитаниях с переувлажненными и кислыми почвами. Тем удивительнее, что остатки *Syringaceae* (осоковых), типичных обитателей влажных биотопов, отсутствуют. Осоки относятся к питательным и охотно поедаемым кормам; по сравнению с травами содержат больше белка и меньше клетчатки, лучше перевариваются (Томмэ, 1964); составляют значительную часть рациона (иногда свыше 90%, особенно в осенний и весенний периоды) как у современных лесных бизонов (Larter, Gates, 1991) и северных оленей (Андреев, 1934), так и у древних носорогов, мамонтов и других представителей мегафауны (Гарутт и др., 1970; Томская, 2000). Вряд ли ЧН игнорировал осоку, предпочитая ей, помимо злаков и кустарников, мхи с низкими питательными свойствами. Известно, что облигатные браузеры, такие как лось, в определённые сезоны избегают употребление осоки (Филонов, 1983). На обширном пространстве (Кольский п-ов, Архангельская область, Коми, Алтай, Якутия) лоси поедают некоторые виды осок преимущественно весной и в начале лета. Весной, после таяния снега и до появления листвы, происходит резкая смена рациона: почти полный переход на травянистые растения, в том числе травы, осоки и т.д. (Тимофеева, 1974). Возможно, сходное пищевое поведение было и у ЧН. Возможно, в сезон гибели ЧН она была недоступна/не входила в сезонную диету.

Обилие мхов, скорее всего, свидетельствует о недостатке пищи. Даже нетребовательный северный олень в тундровой зоне поедает их только в голодное время (Андреев, 1934).

Преобладание среди остатков хвойных и наличие кустарничков (*Betula*, *Vaccinium*) свидетельствует о заметной доле веточного корма в рационе. Побегов, съеденных в разные сезоны (судя по слоям), показывают, что он употреблял хвойные в течение года; некоторые побеги были крупными (кора до 5 мм), возрастом свыше 14 лет. Ширина годичных колец у побегов хвойных растений сильно изменчива, свидетельствуя о значительных колебаниях климатических условий в течение жизни деревьев (Fritts, 1976; Ваганов и др., 1996). Остатки лиственницы в полостях зубов, вероятно, – последняя трапеза, и пища доступная. При жизни ЧН были распространены лиственничные леса с подлеском из кустарников и луговыми травянистыми и моховыми ассоциациями.

Полиморфные ямки на эмали жевательной поверхности показывают питание растениями открытых пространств (Semprebon, Rivals, 2007). Многочисленные арочные, крупные царапины и сколы указывают на древесные растения в рационе, т.к. характерны именно для браузеров (Walker et al., 1978; Rivals et al., 2015). Однако наличие также тонких штрихов подтверждает, что помимо грубого веточного корма, ЧН ел и травянистые растения, что хорошо согласуется с палеоботаническими данными. Возможно, выявленная вариабельность микропаттернов отражает сезонные различия в диете, аналогично питанию плейстоценовых лошадей (Rivals et al., 2015). Сравнение микроследов на эмали зубов лесного *S. kirchbergensis* и степного *S. hemitoechus* из плейстоцена Западной Европы показало, что, хотя кормовая специализация у этих видов лучше выражена, чем у *S. hundsheimensis*, первого из упомянутых нельзя считать чисто лесным, а второго – чисто степным видом, правильнее классифицировать обоих как смешанных фидеров, браузер/грейзер (Kahlke, Kaiser, 2011; van Asperen, Kahlke, 2015).

5.1.1. Диета ископаемых носорогов как отражение среды обитания

Диета самого распространённого в плейстоцене Евразии *S. antiquitatis* известна по пищевым остаткам из складок щёчных зубов (Brandt, 1849; Гарутт и др., 1970) и содержимого желудка (Nowak et al., 1930; Kubiak, 1969; Лазарев, Тирская, 1975; Боесков, 2012). *S. antiquitatis* питался преимущественно травянистыми растениями (прежде всего, злаками, осоками и полынями), но также ветвями кустарников и деревьев, при луговом или степном характере растительных сообществ пастбищ. В этом, а также в пропорциях тела и строении черепа, особенно лицевой и затылочной частей, *S. antiquitatis* обнаруживает сходство с современным белым африканским носорогом, преимущественным грейзером *Ceratotherium simum* (Гарутт и др., 1970), либо яванским *Rhinoceros sondaicus* (Боесков, 2012).

Диета носорога Мерка и заушенная носовая часть черепа обнаруживают сходство с современным чёрным носорогом *Diceros bicornis*, преимущественным браузером. Рацион

носорога Мерка Западной Европы включал *Populus*, *Quercus*, *Crataegus*, *Pyracantha*, *Urtica*, *Nymphaea*, Betulaceae, Rosaceae и Poaceae (van Made, Grube, 2010).

Недавно внесены коррективы в представления даже о давно изученных рецентных носорогах. У живущих в неволе *D. bicornis* стёртость зубов оказалась выше, чем у вольно живущих, а у *C. simum*, наоборот, слабее (Taylor, 2014). Ещё труднее восстанавливать диету и образ жизни вымерших носорогов, т.к. изменения среды, не всегда фиксируемые в геологической летописи, могли понуждать их менять привычную диету (van Asperen, Kahlke, 2015). Анализ макро- и микрофоссилий, сохранившихся в мозговой полости черепа ЧН, выявил пищевое поведение вымершего вида, а также детали среды его обитания.

5.1.2. Дискуссия по поводу геологического возраста и среды обитания чондонского носорога

Череп с р. Чондон был первой, но не последней находкой носорога Мерка в высоких широтах Азии. Ещё более северные находки описаны позже по музейным материалам из местонахождения Мус-Хая. Один из авторов статьи, А.В. Шпанский, так определяет возраст ЧН: «По нашему мнению, все находки на территории Якутии... можно отнести к **первой половине среднего неоплейстоцена (МИС 11–9)**, экологически наиболее благоприятному времени существования этого специализированного животного» (Шпанский, Боесков, 2018, с. 108). Однако обозначенное геологическое время для носорога Мерка в Якутии принять нельзя по следующим причинам.

Во-первых, максимальное экологическое благоприятствование не всегда является показателем процветания вида, а отсутствие остатков вида не обязательно указывает на неблагоприятные условия. Как показано нашим исследованием, ЧН потреблял в пищу и веточный, и травянистый корм, демонстрируя экологическую пластичность. Во-вторых, необходимость выживания вынуждала даже специализированных носорогов есть то, что было в наличии, независимо от специализации (van Asperen, Kahlke, 2015). При этом необходимо учитывать, что растительный покров тундры, как в древности, так и ныне, гетерогенен и мозаичен, и даже при разреженном растительном покрове локально встречаются продуктивные травянистые и кустарничковые интразональные ассоциации. В-третьих, исходя из палеогеографических и палеоботанических данных, «благоприятные» относительно тёплые условия были и в позднем плейстоцене. СПС Ойгосского Яра, пролив Дм. Лаптева, позволяет реконструировать превышение летних температур казанцевского, последнего, межледниковья, над современными до 10°C (Kienast et al., 2011). Для соседнего региона, на побережье Восточно-Сибирского моря, реконструированная температура по палеоботаническим данным в это время была выше современной по меньшей мере на 8°C, а по изотопным – до 10°C (Kirillova et al., 2020). Таким образом, исходя из «приемлемости» условий, казанцевское время на

прибрежной территории Якутии вполне подходило для ЧН, а это поздний плейстоцен. Более того, отвергаемая как время обитания ЧН стадия МИС 3, из-за распространения тундровых «непригодных» ландшафтов (Шпанский, Боескоров, 2018, с. 108), в наиболее полных разрезах Сибири по палинологическим данным, состояла из трёх потеплений и двух похолоданий между ними, из которых последнее потепление было самым слабым, а второе похолодание – самым интенсивным. Даже в северных разрезах каргинского горизонта, особенно для раннекаргинского времени, потепления отмечены многими исследователями (Гитерман, 1985; Волкова, 2001; Schirrmeister et al., 2002; Lozhkin, Anderson, 2011; Andreev et al., 2011). Колебания климата в течение МИС 3, как в сторону похолодания, так и в сторону потепления, подтверждают палеопедологические исследования (Губин, Занина, 2013, 2014). Кроме того, уже отмеченная мозаичность плейстоценовых ландшафтов, локально сохранившаяся в современных условиях, имела место и в каргинское время, т.е. тундровая, лесотундровая и лесная растительность могли сочетаться на разных участках в пределах одного географического пояса (Лаухин и др., 2012, 2015). Таким образом, чисто формально, каргинский межстадиал МИС 3 вполне приемлем для обитания носорога Мерка в регионе (Кириллова и др., 2021), и находка его остатков этого времени вполне вероятна.

Наконец, вывод о том, что реконструированная по остаткам из полостей зубов растительность «для этой широты была характерна в начале среднего неоплейстоцена (МИС 9–11)» (Шпанский, Боескоров, 2018, с. 108), не подкреплён доказательствами. Растительный покров обсуждаемого времени представлял собой лиственнично-берёзовую лесотундру (редколесья). Значительные площади были заняты озёрами и болотами, судя по многочисленным остаткам водных растений. Во вторую фазу среднего плейстоцена были условия сурового резко континентального климата, тундровые группировки с господством злаков и полыней (Гитерман, 1985). Начало МИС 3 было «тёплым», с развитием лиственнично-берёзовых лесов (северная редкостойная тайга с кустарниковой берёзой, ольховником, кедровым стлаником, развитие болотных сфагновых и зелёных мхов (Гитерман, 1985). В «тёплые» интервалы среднего и позднего плейстоцена растительность была схожа.

Итоги изучения ЧН:

Череп ЧН – первая находка носорога из рода *Stephanorhinus* к северу от Полярного Круга, гораздо севернее предыдущих находок. ЧН расширил не только реконструированный ареал вида далеко к северу, но и геологические рамки существования вида на С-В Азии, вплоть до позднего плейстоцена. Восстановлена палеосреда мало изученного региона.

Пастбища ЧН включали луга со злаково-разнотравными, моховыми ассоциациями и редкие лиственничники. Диета была смешанная, травянисто-лиственнично-веточная, последняя

трапеца состояла в основном из веток лиственницы, унетённый годовой прирост которых свидетельствует о суровых климатических условиях, аналогично современным в регионе.

ЧН носорог обитал в одних и тех же местах и условиях с шерстистым носорогом, вероятно, и занимая разные экологические ниши, браузер/грейзер, и совмещая их.

Даже в относительно «тёплые» интервалы, пригодные для носорога Мерка в С-В Азии, обстановка была существенно холоднее западно-европейской в то же время. Исходя из этого, носорог Мерка на Крайнем Севере, подобно шерстистому носорогу, наверняка был покрыт шерстью. Вероятно также, что нагрузка на передний рог не ограничивалась турнирами, а включала сдвигание снега и земли при пастьбе, аналогично поведению шерстистого носорога (Haase, 1914: цит. по Fortelius, 1983; Гарутт и др., 1970).

5.2. Реконструкция природных условий в среднем течении рек Индигирка и М. Анюй по растительным остаткам из образцов

Растительные остатки из экскрементов мамонта тесно связаны с типами растительного покрова, но не всегда идентичны им в таксономическом и количественном отношении. Во время цветения пыльца оседает на стеблях и листьях окружающих трав и кустарников и создаёт фон ископаемых фитоценозов, который отличается в разные стадии вегетационного периода и зависит от видовой продуктивности, сохранности и дальности разноса. Согласно исследованиям современных млекопитающих, съеденная с кормом пыльца хорошо сохраняется, проходя через пищеварительный тракт (Савинецкий, Соколовская, 1984; Панова и др., 1988) и отражает состав растительного покрова, однако меняется при поедании собственно цветущих частей растений и искажает картину исходного ценоза. Для фитофагов наиболее важны представители семейства злаковых, которые, однако, по пыльце идентифицировать сложно. В экскрементах травоядных более близкое к действительности представление о составе пищи дают макроостатки (эпидермис, плоды), но в них не сохраняется эпидермис легко перевариваемых трав; в условиях высокой минерализации его таксономические признаки стираются (Динесман и др., 1989).

5.2.1. Экскременты мамонта

Судя по строению разрезов в местах находок экскрементов мамонта, палеоландшафты в обоих случаях представляли собой выровненные водораздельные поверхности с небольшими понижениями, занятыми мелководными озёрами с определённым набором кормовых растений (Глава 4). О наличии таких водоемов прямо свидетельствуют и находки эфиппиев ветвистоусых ракообразных в образце *F-552* (одновременно указывая на тёплый сезон года). Со временем озёра зарастали и заболачивались: образец *F-61* с Индигирки происходит непосредственно из торфянистых отложений, а льдистая линза с анюйскими экскрементами мамонта перекрыта

торфом. О том, что пастбища посещали не только мамонты, свидетельствуют включённые перья птиц, волосы северного оленя, бизона и лошади.

Крупные фитофаги (в данном случае, мамонт, но то же может относиться к бизону, лошади, оленю) посещали мелководный водоём не только ради пастбищ, но и ради лигнитизированного грунта, для пополнения недостающих организму элементов. На это указывает обильное включение торфянистой массы в образце *F-552*. У современных животных литофагия хорошо изучена (Паничев, 1987, 1990), однако подтверждённые случаи у ископаемых животных редки (Бгатов и др., 1989; Лещинский, 2018; Лещинский и др., 2003;). Возможно, это ещё одно косвенное свидетельство в пользу данной версии. Волосы млекопитающих и перья птиц, обнаруженные в экскрементах мамонтов, случайно были либо съедены вместе с травой в местах скопления кормящихся животных, либо при целенаправленном поедании экскрементов, что хорошо известно для современных слонов, и для мамонтов (van Geel et al., 2011a), а фрагменты слизи – показатели болезни ЖКТ.

5.2.2. Ископаемые эфиппиумы как индикаторы палеосреды

Эфиппиум – это видоизменённая, сильно хитинизированная, скульптурированная спинная часть раковинки самки рачка отряда Anomopoda, которая при откладке покоящихся яиц захлопывается вокруг них и защищает от неблагоприятного влияния внешней среды (Котов, 2013). Это основная расселительная стадия Anomopoda: эфиппиумы легко распространяются ветром, водой, птицами и крупными млекопитающими на поверхности тела и в ЖКТ. Покоящиеся яйца в эфиппиумах защищены пигментацией от УФ излучения, выдерживают замораживание и полное высушивание, сохраняют жизнеспособность длительное время. Ископаемые эфиппиумы прежде были формально отмечены в содержимом кишечника ямальского мамонтенка (Косинцев и др., 2010; van Geel et al., 2011a, b), Могоченского мамонта (Kosintsev et al., 2012) и в экскрементах мамонта (Kirillova et al., 2016a).

Относительно хорошая сохранность эфиппиумов в экскрементах и содержимом ЖКТ свидетельствует о том, что, проглоченные мамонтами при питье или с водной растительностью, после прохождения через ЖКТ они могли сохранять жизнеспособность (Kirillova et al., 2016a). Если экскременты изначально попадали в сухие условия, покоящиеся яйца имели шанс выклева в более влажное время, например, в сезонные паводки, в том числе через длительный период времени. Крупные млекопитающие ледникового периода, таким образом, принимали участие в заселении рачками водоемов, как это делают современные слоны, носороги и другие крупные млекопитающие Африки (Vanschoenwinkel et al., 2011) и современные птицы (Proctor, 1964).

5.2.3. Пастбища и среда обитания крупных фитофагов средней Индигирки и М. Анюя в позднем плейстоцене

Полученные из двух удалённых друг от друга регионов с-в России данные по экскрементам мамонта характеризуют пастбищные угодья с неоднородными ландшафтами и растительным покровом. Фитолитный спектр обоих образцов указывает на гумидную растительность: мезофитный луг с разнотравьем, вероятно, расположенный на водоразделе, сообщества с преобладанием мезофитных злаков и осок. В окрестностях р. М. Анюя росли хвойные, невысокие кустарничковые берёзка, ива и представители семейства *Ericaceae*. Травянистые ассоциации обоих пастбищ сходны и состояли из луговых трав родов *Poa* sp. – мятлик, *Bromus* sp. – костёр, *Calamagrostis* sp. – вейник, *Carex* sp. – осока, *Festuca* sp. – овсяница, *Elymus* sp. – пырейник; двудольные травы. На участки со скудным/отсутствующим почвенным покровом (галечники, незадернованные склоны) указывают *Artemisia*, представители семейств *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae* и др. Среди съеденных растений доминировали представители семейства мятликовые (*Poaceae*), из них роды *Poa* sp., *Bromus* sp., *Calamagrostis* sp. и *Elymus* sp.; субдоминировали осоки (Kirillova et al., 2016a).

Сейчас в сырых местообитаниях, прежде всего, лугах с умеренным и избыточным увлажнением, в холодное время года сохраняется значительная часть растительного покрова (Томская, 2000), делая их привлекательными для фитофагов и зимой.

На современной территории С-В России произрастают ценные пастбищные растения: овсяницы (пять видов), в т.ч. предпочитающая ивняки и пойменные луга *Festuca altaica*; *Calamagrostis* sp. – растение переувлажнённых мест обитания, поедается круглогодично. Представители семейств *Poaceae* и *Syringaceae* растут повсеместно и являются очень ценными кормами, особенно в зимне-весенний период. В семействе *Ericaceae* кормовыми растениями являются багульник, голубика. Побеги широко распространённых в регионе ив и берёз современные фитофаги охотно поедают весь год; они выявлены и в содержимом кишечника юрибейского и киргилляхского мамонтов (из: Kirillova et al., 2016a). Важно отметить, что рацион мамонта, восстановленный по двум вышеописанным образцам из разных регионов, соответствует растительности современных аласов.

Результаты проведённого исследования экскрементов мамонта показали, что спектр растительных остатков и другие органические включения в экскрементах мамонта детализирует плейстоценовую биоту с-в России и ее компонентов. В рационе преобладали осоково-злаковые и кустарничковые (ива, ольха, береза) растения. Пастбища включали разные биотопы: мелкие озёра в прибрежных растениях, кустарники и пастбища на склонах и водоразделах, луговые растения в понижениях рельефа, злаковники. Близкие растительные сообщества были

распространены в долинах Индигирки и М. Анюя, доказывая сходство ландшафтов на обширных территориях в позднем плейстоцене.

Ископаемые эфиппиумы, впервые обнаруженные в шерсти – ценный индикатор среды, т.к. указывают на существование прогреваемых мелководных замкнутых, скорее всего, стоячих водоёмов.

Крупные фрагменты слизистой оболочки в образце *F-552* указывают на болезни ЖКТ. В пользу болезни ЖКТ свидетельствует также состав микрофлоры, реконструированной по палеоДНК. Высокое содержание торфяно-глинистых частиц в образце является индикатором намеренной литофагии из-за потребности в минералах, т.к. глинистые минералы обладают полезными микробиологическими свойствами (Bisi-Johnson et al., 2010).

СПС из образца *F-61* (череп носорога) с р. Индигирки указывает на присутствие северотаёжного редкостойного лиственничного леса, возможно, с небольшой примесью берёзы повислой, с участками травяных болот в понижениях рельефа. Носорог был захоронен в торфянистом грунте такой заболоченной низины со злаково-осоковой растительностью, у края лиственничного массива с подлеском из ивы, кустарниковых берез, ольховника, кедрового стланика, с зелёными и сфагновыми мхами, печеночниками и вересковыми кустарничками. Помимо пыльцы и спор этих растений, обнаружены микроскопические остатки корней осок, коры и перегородок сосудов древесины березы и ольхи, фрагменты древесины хвойных, споры сумчатых грибов родов *Chaetomium*, *Dictyosporium* и др., развивающихся на гниющих органических остатках и мёртвой древесине. Помимо этих грибов, найдены многочисленные споры и гифы гломусовых грибов, образующих микоризу на корнях растений, которые считают признаком эрозии почв. Кроме пыльцы травянистых растений – обитателей нарушенных грунтов, выявлены пионерные виды (родов *Rumex*, *Plantago*, *Urtica* и семейств *Onagraceae*, *Asteraceae*), возможно, указывая на близость склонов с солифлюкцией и эрозией, где возникали благоприятные условия для развития временных сообществ этих растений.

В современных условиях граница леса пересекает нижнее течение р. Индигирки приблизительно по 70° с. ш. (Атлас Арктики, 1985). К северу от нее распространены кочкарно-пушицевые южные тундры с разреженным ярусом из *Betula exilis* в сочетании с травяно-гипновыми болотами и участками лиственничных редколесий. Южнее их сменяют разреженные лиственничные леса со мхами, кустарничками и лишайниками в наземном покрове, с участками тундры и болотными массивами. К югу от 69° с.ш. распространены северотаёжные лиственничные леса из *Larix gmelinii* с подлеском из *Betula exilis* и кустарниковых видов ивы, кустарнички (*Vaccinium vitis-idea*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*) и мхи, заболоченные леса и травяно-гипновые болота (Атлас Арктики, 1985). Ольховник (*Alnus fruticosa* = *Duschekia fruticosa*), кедровый стланик (*Pinus pumila*) и кустарниковые виды березы

(*Betula* sect. *Fruticosae*) в бассейне Индигирки встречаются до 69–70° с. ш., однако заметную роль в фитоценозах эти кустарники приобретают значительно южнее. В среднем течении Индигирки кустарниковые березы, карликовая березка (*B.* sect. *nanae*) и ольховник растут на моховых болотах, в подлеске лиственничных лесов и редколесий, в зарослях кустарников по берегам рек и озер. Северная граница ареала березы повислой (*Betula pendula*) пересекает бассейн р. Индигирки примерно на 67° с.ш., эта древесная порода не достигает лесотундры (Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1977). Восточные границы ареалов ели сибирской (*P. obovata*) и сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) проходят по долинам р. Лены и Алдана (Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1977). Пыльца этих анемофильных древесных пород попала в образец в результате дальнего заноса. В целом СПС и микроскопические объекты непыльцевого происхождения образца *F-61* указывают на то, что во время захоронения носорога природные условия в регионе были близки современным. Вероятно, это был один из «тёплых» интервалов МИС 3.

5.3. Палеогеографическая обстановка на побережье Восточно-Сибирского моря во время существования/погребения мелких алазейских мамонтов

Образец *F-3327*

Представленные в предыдущей главе данные по СПС предполагают захоронение зуба мамонта в условиях местной растительности, состоящей из таёжных (лиственничных и берёзовых) лесов с кустарниковыми формами ольхи, березы и ивы, кедрового стланика, можжевельника и рододендрона. Были распространены влажные луга с обильными злаковыми, травяными и моховыми болотами. Осадконакопление, вероятно, шло в прибрежной части бассейна озера, о чем свидетельствует пыльца водных растений и спор водорослей.

СПС показывает, что границы ареалов ели и сосны были значительно ближе к району исследований, чем в настоящее время, соответствуя климату межледниковья. Методом ареалов по современным географическим ареалам растений (чьё распространение контролируют климатические условия) можно оценить самые низкие летние температуры, допускающие существование всех видов растений, определяемых в составе ископаемой флоры. Наиболее показательны «теплолюбивые» водные растения: *Nuphar pumila*, *Nymphaea* sp. и *Myriophyllum verticillatum*. Анализ современного распределения видов ископаемой флоры показывает, что средняя температура июля тогда превышала современную как минимум на 8° С.

Сравнение палинологической летописи алазейского мамонта и региональной летописи климатического оптимума голоцена (Late Quaternary Vegetation..., 2002) выявило существенные различия. Во флоре тогда было относительно больше теплолюбивых бореальных видов, а доля лиственницы составляла до 7%. СПС климатического оптимума голоцена, по

седиментационной записи из прибрежной тундры между реками Алазея и М. Куропаточья, характеризуются гораздо более высокими концентрациями пыльцы кустарниковой ольхи, берёзы и сосны, а также отсутствием пыльцы *Larix* sp. (Late Quaternary Vegetation..., 2002).

Отложения среднего течения р. Алазеи палинологически датируются казанцевским межледниковьем, МИС 5е (Львова, 1989). В палинокомплексе преобладает пыльца древесных растений, в которой сосна (*Pinus pumila* и *P. sylvestris*) многочисленна, и представлены *Larix* sp., *Picea* sp., *Alnus* sp., *Betula* sp. (древесная и кустарниковая) и *Salix* sp. Недревесные растения представлены в основном Poaceae (47–52%). Присутствует пыльца водных и прибрежных растений (*Sparganium* sp., *Nuphar pumila* и *Menyanthes trifoliata*) и остатки водорослей рода *Pediastrum*. Аналогичный палинокомплекс открыт А.И. Томской на обнажении Сергеев Ручей, Алазее-Колымское междуречье (Гриненко, 1985). Возраст отложений по млекопитающим определён как поздний плейстоцен, на основе СПС отнесён к казанцевскому межледниковью (Гриненко, 1985). Эти палинокомплексы, как и палинокомплексы алазейских мамонтов, отражают распространение лесной растительности в более благоприятных климатических условиях, чем сегодня, подтверждая отнесение зубов к казанцевскому межледниковью.

СПС из позднеплейстоценовых межледниковых отложений из разреза Ойогосского Яра на берегу пролива Дмитрия Лаптева, к западу от Алазеи, аналогичны СПС алазейского мамонта, хотя в этом месте СПС несколько беднее, и пыльца теплолюбивых водных растений не обнаружена (Andreev et al., 2011). Макроостатки сосудистых растений из казанцевских межледниковых отложений того же разреза представляют 87 видов, 55 из которых нет сегодня на территории. Основываясь на современных ареалах видов, средняя температура самого тёплого месяца превышала современную температуру июля на 9–10° С (Kienast et al. 2011).

Озеро Эльгыгытгын на западе Чукотского п-ва – единственный сплошной разрез в азиатской Арктике с палинологическими данными трёх последних межледниковых эпох, а именно: голоценового климатического оптимума, казанцевского межледниковья МИС 5е и среднеплейстоценового межледниковья МИС 7 (Ложкин и др., 2007; Матросова, 2009). СПС оптимальных фаз межледниковья в этом разрезе близки друг к другу. Следовательно, нельзя по палинологическим данным исключить более раннюю межледниковую эпоху (МИС 7). Однако характеристики зубов мамонта (ширина, частота пластин, толщина эмали) исключают это.

Палеоэкологические записи из различных регионов Арктической Сибири показывают, что относительно влажные и тёплые условия (близкие современным и, вероятно, более тёплые) были в последний межледниковый период, а позже арктический климат Сибири стал намного холоднее нынешнего климата вплоть до раннего голоцена (Гриненко, 1985; Львова, 1989; Позднечетвертичная растительность и климат..., 2002; Ложкин и др., 2007; Матросова, 2009; Andreev et al., 2011; Kienast et al., 2011).

Таким образом, исследования алазейских мамонтов реконструировали ранее не известную палеогеографическую обстановку на побережье между устьями рр. Алазея и М. Куропаточья в казанцевское время; вмещающие отложения формировались в водных условиях, при общей сильной обводнённости и заболоченности территории, связанными с таянием мерзлоты. Эволюционный уровень мамонтов соответствуют позднему плейстоцену; зубы не могли быть захоронены во время поздних подэтапов МИС 5 или МИС 3, когда климатические условия региона были более суровыми; время их существования и захоронения – МИС 5е.

Для мамонта выделена промежуточная мелкая стадия континентального развития в Азии, обусловленная условиями среды. Ранее в России серия мелких МЗ мамонта была известна только на о. Врангеля в голоцене, но число пластин у них не было сокращено.

5.4. Среда обитания шерстистого носорога из низовьев р. М. Куропаточья

Генезис осадков из заполнения исследованных образцов и палеосреда их захоронения

Как следует из гранулометрического состава (глава 4.1.), грунт, заполнявший мозговую полость черепа *F-506*, имеет либо едомный, либо пойменный генезис. Спикулы губок *Spongilla* или *Ephydatia*, обитателей стоячих и протекающих пресных и солоноватых вод, включая зону вечной мерзлоты в северном полушарии (Manconi, Pronzato, 2002) и обилие неповреждённых чрезвычайно хрупких створок донных пресноводных диатомей, которые населяют в основном холодные олиготрофные воды, включая реки, озера и болота, указывают на нахождение черепа в воде при формировании осадка.

СПС грунта из черепа *F-506* указывает на развитие южной (кустарниковой) тундры и березовой лесотундры, местами с участием лиственницы, а также на климатические условия несколько теплее современных, так как в настоящее время берёзы древесная (*Betula pendula*) и кустарниковая (*B. fruticosa*) не доходят до бассейна р. М. Куропаточья (Флора Сибири, 1992). Кустарниковая ольха встречается только в ее верховьях, тогда как в *F-506* доля *Alnaster fruticosus* составляет почти 7% от суммы пыльцы. Пыльца морозники (*Rubus chamaemorus*) указывает на сырые моховые и мохово-лишайниковые тундры и сфагновые болота. В настоящее время северная граница её ареала проходит у истоков р. М. Куропаточья. Из обнаруженных прибрежно-водных растений сейчас лишь *Sparganium* (ежеголовка) достигает низовьев Колымы, крупной реки с сильным отепляющим эффектом; ближайшие местообитания *Typha latifolia* находятся в бассейне Лены, южнее 65° с.ш. (Флора Сибири, 1988). Пыльца водных растений указывает на более тёплые климатические условия, чем современные. Хотя некоторые виды рдеста (*Potamogeton*) в нижнем течении р. Колымы проникают на север до 70° с. ш., на Индигиро-Колымском междуречье, включая бассейн р. М. Куропаточья, их нет, как и *Myriophyllum* (Флора Сибири, 1988). СПС отражает наличие богатой

луговой растительности, вероятно, на высокой пойме. Представлены более 15 семейств разнотравья, многие – несколькими морфотипами, что даже в южной части зоны тундры достигается только на лугах в поймах рек, где почвенно-грунтовые условия, увлажнение и микроклимат лучше, чем на междуречьях. Наличие редкой пыльцы водных растений (*Myriophyllum*, *Potamogeton*), колючек листьев *Ceratophyllum* и ценобий *Botryococcus* и *Pediastrum*, а также типичных прибрежных растений (*Typha latifolia* и *Sparganium*) и обилие спор риччии также указывает на пойменный генезис отложений.

Преобладание крупноразмерных фитоцитов – около 100 μm – свидетельствует о довольно высокорослой растительности. Выявленные в спектре крупноразмерные трихомы (килевидные или ланцетные формы) позволяют предположить переувлажнение мест обитания растительных ассоциаций. В семействе Poaceae трихомы формируются у длиннокорневищных злаков, произрастающих в местах с достаточным или избыточным увлажнением (Сперанская и др., 2016). У современных злаков из низовий р. Колыма крупноразмерные фитоциты до 70 μm встречаются у *Calamagrostis purpurea* (Trin.), *Arctophila fulva* (Trin.) и *Agrostis* sp. Эти виды здесь часто достигают 1,5 м, образуя заросли по берегам рек, озёр и ручьёв, на затопляемых лугах и прирусловых валах (Флора и растительность Магаданской области, 2010).

Копрофильные грибы и луговые растения – показатели богатых пастбищ, развивавшихся на пойменных лугах и в заросших аласовых понижениях.

Изучение коллекции F-506–509 выявило, что гранулометрический состав, комплекс остатков водных организмов указывают на флювиальный генезис грунта и обводнённость территории. Фиксируемое в СПС разнообразие разнотравья даже в южной полосе тундры есть только в пойменных лугах; травяные и моховые болота также были широко распространены. По фитоцитам реконструирован сырой луг с густым и высоким злаковым разнотравьем. Сочетание копрофильных грибов и луговых растений в СПС – признак богатых пастбищ, которые развивались на плодородных пойменных лугах и в аласных котловинах. Некоторые деревья и кустарники из СПС сейчас распространены севернее, что, вероятно, указывает на потепление интерстадиального ранга внутри МИС 3 (^{14}C дата подтвердила это).

5.5. Среда обитания бизона с р. Раучуа и анюйского льва

5.5.1. Среда обитания голоценового бизона с р. Раучуа

Часть фитоцитов из желудка бизона небольшого размера (~ 50 μm), растения были невысокими. Это объясняет высокое содержание непитательных мхов: попутный захват при низком скусывании. В СПС доля осоки невысока (8,7%), преобладают злаки (45,3%), кустарники (17,6%) и споры мхов (23,8%). Пыльца деревьев (*Pinus* sp. и *Betula* sp.) единична, вероятно, заносная.

Сходные СПС есть для раннеголоценовых отложений разреза 1, зона 2, из устья р. Раучуа: доминируют Poaceae, виды *Artemisia* и *Betula* spp.; многочисленны кустарниковые формы *Alnus*, а Cyperaceae редка. Споры *Bryales* и *Sphagnum* sp. составляют соответственно до 35% и 6% СПС (Late Quaternary Vegetation..., 2002). Низкая доля мхов семейства Sphagnaceae свидетельствует об отсутствии переувлажнённых болотных местообитаний. В целом, питание бизона с р. Раучуа совпадает с летним рационом бизонов высоких широт в современной Канаде и Аляске, где также преобладают осока, злаки, кустарники и травы (Guthrie, 1990; Larter, Gates, 1991, 1994; Plumb, Dodd, 1993; Fortin et al., 2003; Gardner et al., 2007). Аналогичный состав имеют остатки из рубца якутского бизона (*Bison priscus*), жившего около 10500 лет назад (van Geel et al., 2014): типично тундровые ассоциации современной подзоны северной субарктической тундры в районе р. Раучуа (Юрцев, 1973; Yurtsev, 1994).

Пастбища бизона с р. Раучуа включали влажные осоково-злаковых луга со смешанными травами и кустарниками, а также на относительно осушенных землях с разнотравной растительностью, полукустарниками (*Rubus arcticus*, *Vaccinium vitis-idaea*) и карликовыми ивами и берёзами. В целом растительность была аналогична современной и переходной от плейстоцена к голоцену.

5.5.2. Размеры и состояние метаподий ископаемых бизонов как показатели здоровья и комфортности среды

Согласно известным экспериментам на домашних овцах (Чирвинский, 1909), обильное питание в молодом возрасте ускоряет развитие скелета в 1.5–2 раза; при недостаточном питании скелет не достигает полного развития, ведёт к изменению пропорций между частями скелета. При перемене к лучшему питанию после скудного кормления отставание в развитии скелета не компенсируется (Чирвинский, 1909). Крупные размеры большей части МП бизонов региона можно, таким образом, увязать с хорошим питанием как минимум в молодом возрасте. Животные с травмами и заболеваниями чаще погибают в молодом возрасте. МП незрелых особей в изученной выборке единичны, и признаков болезни или травм они не имеют. Исходя из абсолютного преобладания костей взрослых особей, их крупных размеров и «здорового» вида компакты, изученные бизоны не испытывали недостатка в корме. Изменений МП у бизонов средней Индигирки было несколько меньше, чем в других регионах. Однако кости этой выборки не имели окатанности, маскирующей признаки, как МП из других местонахождений. Крайняя степень выраженности контрфорсов отмечена в выборке с территории с-з Чукотки. Бизоны приморских низменностей имели возможность доживать до взрослого возраста и старше, приобретая признаки высокой нагрузки на МП, которую формировали большой вес, особенности локомоции и, возможно, ландшафты. Происходила компенсаторная «рабочая

гипертрофия» костной ткани МТ. Исходя из этого, можно сделать вывод о «комфортности» среды обитания для бизонов.

5.5.3. Окружение и диета анюйского льва

Несмотря на то, что кости скелета анюйского льва не имели геологического контекста и не включали грунта, в результате их изучения получена информация о его диете, впервые для пещерного льва России. Основной добычей были бизон и лошадь, но не северный олень, типичный для диеты пещерных львов в некоторых местонахождениях Западной Европы. Из этого следует предположение о невысокой доле в позднеплейстоценовой биоте крайнего с-в Азии северного оленя. В рацион пещерных львов из некоторых местонахождений Зап. Европы входили также подсосные детёныши пещерного медведя. Для анюйского льва это не характерно, прежде всего, из-за отсутствия данного объекта охоты на Чукотке (до сих пор не обнаружен, или был пренебрежимо малочислен). Впервые установлено, что шерсть льва имела 4 типа защитных волос и 2 пуховых, кутикулярные структуры волос были крупнее, чем у современного, обеспечивая выживание в ледниковое время.

5.6. Палеоэкологическая характеристика органических остатков из шерсти мамонта

Находки шерсти позднеплейстоценовых крупных млекопитающих информативны и сами по себе, и благодаря тем включениям, которые они содержат.

5.6.1. Экологический комплекс остатков насекомых

Преобладали (36,6%) жуки-таблетки из рода *Morychus*, идентифицируемые обычно как *M. viridis* Kuzm. et Kor. Этот вид был ключевым элементом для так называемых тундро-степных плейстоценовых сообществ с-в Сибири (Берман, 1992; Sher et al., 2005). Субдоминирует (19,4%) жужелица *Poecilus nearcticus* (Lindr.). Арктические виды представлены жужелицами *Amara alpina* (Payk.), *Pterostichus costatus* (Men.) и листоедом *Chrysolina cavigera* (Sahlb.). Интересна находка жужелицы подрода *Pterostichus* (*Phonias*), виды которого, такие как *Pterostichus diligens* (Sturm) и *P. strenuus* (Panz.), в настоящее время связаны с бореальной зоной. Жуки-нырялки рода *Hydroporus* являются индикаторами водоёмов и влажной почвы (из: Kirillova et al., 2016c).

Для ископаемых экологических групп с-в России (Sher et al., 2005) зарегистрированы представители сообществ «сухой тундры» (*Poecilus nearcticus*, *Amara alpina*, *Hypera* sp. и др.) и «осоковой пустоши» (*Morychus viridis*). Растительные виды связаны с травянистой (*Sitona borealis* Kor., *Hypera* sp., *Stephanocleonus* sp.) и кустарниковой (*Chrysolina cavigera*) растительностью. В частности, долгоносик *S. borealis* ассоциируется с копеечником (*Hedysarum* sp.), а *Ch. cavigera* с ивами. Некоторые из этих видов (например, *Poecilus nearcticus*) в настоящее время обитают в В. Сибири и на с-з Северной Америки (Крыжановский и др., 1995).

Жужелица *Amara alpina* – палеарктический вид, *Pterostichus costatus* распространена от п-ова Ямал на западе до Берингии и Аляски на востоке (Крыжановский и др., 1995), а *Sitona borealis* – от Красноярского края до Чукотского по-ова и Магаданской области (Коротяев, 1980). Виды, связанные с древесной растительностью, не обнаружены (как и остатки древесных растений).

В целом энтомофауна из колтунов сходна с таковой из других местонахождений региона (Киселёв, 1981; Киселёв, Назаров, 2009; Zanina et al., 2011) и позволяет реконструировать открытые сообщества тундрового типа с развитой травянистой растительностью и кустарниковой ивой, типичные как для современных фаун изучаемой территории, так и для плейстоценовых (Kirillova et al., 2016c).

5.6.2. Растительные остатки

Ассоциацию растений, реконструированную по фитолитам, с наибольшей вероятностью можно охарактеризовать как кустарничково-осоково-злаковую с участием мхов и характерную для увлажнённых участков болотистых тундр. В СПС из самых мелких, прижизненных колтунов преобладают злаки, что соответствует растительным макроостаткам из шерстяной массы. СПС отличается от комплекса макроостатков наличием пыльцы представителей сем. *Caruophyllaceae* (гвоздичные): плоды, семена и макроостатки этих представителей разнотравья отсутствуют. Остатки древесных растений не обнаружены.

5.6.3. Дафнии как инструмент экологической реконструкции среды

Мандибулы жабропод ранее не использовали в палеоэкологических исследованиях, за исключением находок нотострак (Bennike, 1995) и 130-тысячелетних остатков из Антарктиды (Cromer et al., 2006). В шерсти мамонта с р. Б. Чукочья впервые обнаружены арктические жаброногие. Это новый инструмент для восстановления среды, индикатор мелководных (в основном временных) водоёмов.

Современные *Notostraca* Северной Евразии представлены двумя родами, *Lepidurus* Leach и *Triops* Schrank, которые вместе включают семь видов (Brendonck et al., 2008). Челюсти из волос мамонта из р. Чукочья, вероятно, принадлежат к роду *Lepidurus*.

Большинство палеоэкологических исследований на сегодняшний день касается крупных древних водоемов, тогда как небольшим (часто временным) бассейнам, где обитают нотостраки, аностраки и дафнии (ктенодафнии), уделялось мало внимания. Представители этих таксонов могут встречаться и в крупных бассейнах, но в отсутствие рыбы. Популяции крупных жабропод и ктенодафний быстро исчезают при заселении бассейна рыбой (исключение: Knecht et al., 2009). В тундре отсутствие рыбы означает, что водоём либо появился недавно, либо промерзает до дна. Хотя изученный тафоценоз из шерсти мамонта является аллохтонным, он явно формировался, когда волосы были погружены в неглубокий прогреваемый водоём.

В настоящее время виды дафнии (*Stenodaphnia*) отсутствуют в бассейне р. Чукочьа и во всей азиатской части Берингии. Наиболее северные находки известны в среднем течении р. Лена близ Якутска (*D. (C.) magna* s. Lat.). Остальные виды встречаются ещё южнее: ближайшее местонахождение *D. (C.) similis* s. находится в бассейне Амура, а *D. (C.) sp. triquetra* Sars, 1903 (группа Аткинсона) – в Монгольском Алтае (Flössner, 1987). В Северной Америке ктенодафнии встречаются на Юконе (*D. (C.) magna* s. Lat. (Brooks, 1957); *D. (C.) exilis* group) и полностью отсутствуют на Аляске. Следовательно, в Берингии ктенодафнии присутствовали в конце плейстоцена, но позже вымерли. Сейчас ареалы ктенодафний по обе стороны Берингова пролива изолированы, но во времена существования Берингийского моста некоторые имели сплошные голарктические ареалы.

5.6.4. Общие тафономические замечания и история тафоценоза

Большие скопления шерсти современных млекопитающих тундры, например, северного оленя, часто образуются в период массовой линьки, апрель-июль. В местах перехода стадом рек на берегах остаются кучи вылинявшей шерсти, которую впоследствии уносит половодьем (Kirillova et al., 2016c). Сохранение таких скоплений возможно, если шерсть отложена рекой в мелководных заводях, а потом быстро погребена речными наносами/сезонно протаявшим грунтом. Важным фактором является недалёкость переноса и быстрая консервация, в противном случае происходит дисперсия шерстной массы, загрязнение и быстрое разрушение кератина. То же относится к ископаемой шерсти крупных плейстоценовых млекопитающих, попавших в мерзлоту. Адсорбирующие свойства шерсти используют, например, при очищении загрязнённых нефтью поверхностей, применяя отходы от её переработки (Шайхиев и др., 2008). Для палеогеографа и палеобиолога это ценный архив минувших эпох.

Большое скопление шерсти с р. Б. Чукочьа, включающее остевые и пуховые волосы, принадлежало одной особи мамонта. Нет оснований полагать, что до захоронения имел место дальний перенос. Отсутствие костей (трупа) можно объяснить размывом берега рекой, которая унесла остатки, шерсть с того бока, на котором лежал мамонт, какое-то время оставалась вмёрзшей в грунт. Крупные рыхлые колтуны, обилие растительного детрита и полуразложившихся волос являются признаком нахождения шерсти на мелководье при ветровом волнении, способствовавших формированию колтунов и абсорбции органики. Обилие остатков ракообразных указывает на достаточный для их жизнедеятельности прогрев воды, который в приполярных регионах возможен в мелких водоёмах, но не в реках. Состав растительных остатков из колтунов мамонта указывает на наличие качественных кормов, типичных для аласов, в которых были подходящие пастбища для крупных травоядных. Единичные волосы шерстистого носорога и бизона, а также перья птиц, скорее всего, именно оттуда попали в тафоценоз.

Различный возраст органических остатков из шерсти предполагает сложную историю образования тафоценоза. Один из возможных сценариев приведён ниже (Рис. 31):

0) мелкие плотные колтуны могли образоваться при жизни животного, в них сохранились пыльца и споры самого раннего этапа.

1) Вытаявшая из многолетнемерзлых отложений в период интенсивной деградации мерзлоты и формирования аласов (13 – 12 тыс. лет назад) туша/шерсть мамонта попала в мелководное термокарстовое озеро, где шло активное разрушение растительных остатков и шерсти, в сочетании с ветровой рябью формируя колтуны и захватывая в них плавающие органические остатки, включая мелкие водные организмы.

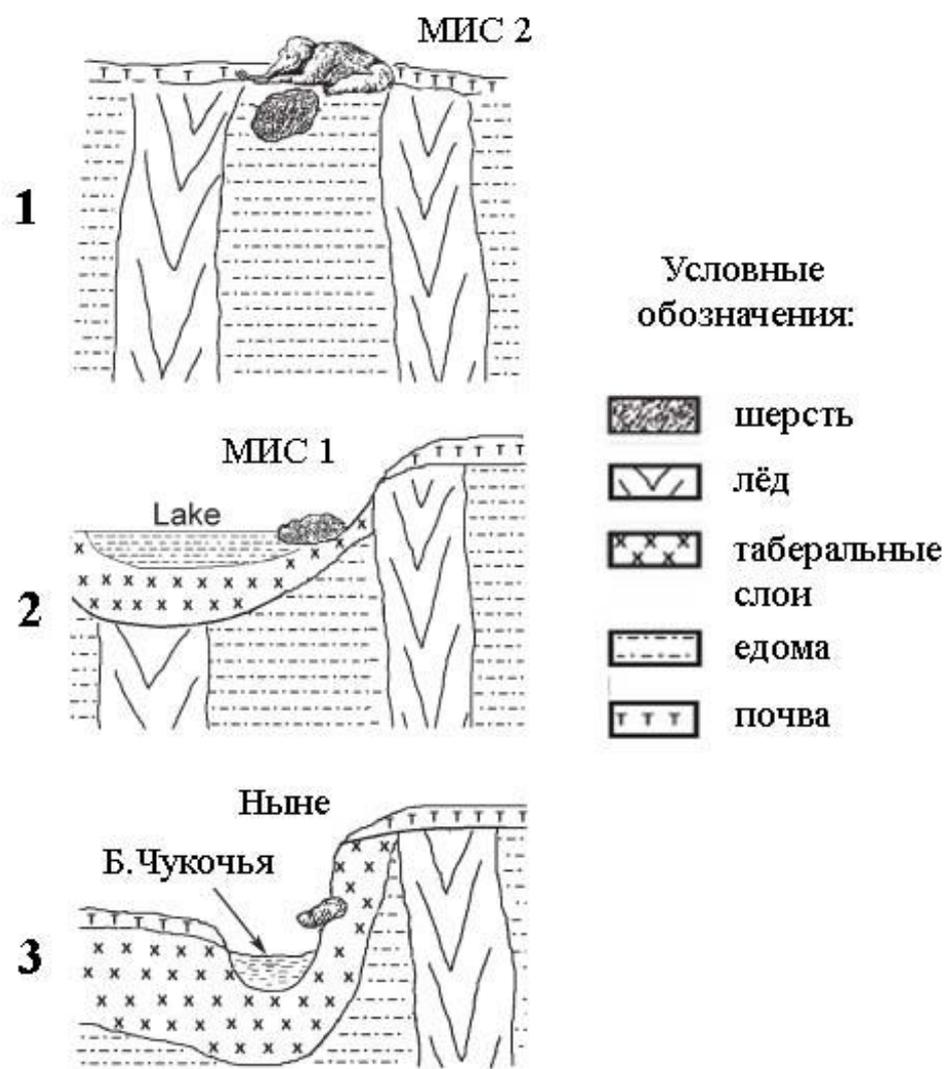


Рис. 31. Возможный сценарий формирования тафоценоза в шерсти мамонта с р. Б. Чукочья

2) Шерсть вновь попала в мерзлоту. Зарастающее озеро обеспечило её захоронение. Повторное размораживание произошло после подрезания террасы рекой и формирования оползня. Возможно, на этом этапе в шерсть попали перья птиц (возраст около 5000 лет).

3) Заключительный этап: современное вытаивание шерсти при размыве оползня рекой.

Таким образом, захват органических и минеральных остатков мог идти на протяжении долгого времени, от формирования скопления шерсти до её перезахоронений, в отложениях ЛК, таберальных осадках и в аллювии, сохраняя информацию о накопленном материале (МИС 3–МИС 1). Изучение органических остатков из мамонтовой шерсти с р. Б. Чукочья дало новые данные по биоте ледникового периода (Kirillova et al., 2016c).

5.7. Некоторые тафономические характеристики остатков млекопитающих как признаки времени, среды и условий осадконакопления

Источники информации о среде позднего плейстоцена не исчерпаны, несмотря на более чем двухсотлетнюю историю изучения мамонтовой фауны и её окружения. Надёжными «информаторами» по-прежнему служат остатки млекопитающих.

Остатки представителей мамонтовой фауны с Крайнего С-В России чаще происходят с поверхности и гораздо реже – непосредственно из геологического разреза *in situ*. Задача исследователя – определить, из какого именно слоя происходят остатки, реконструировать условия захоронения, среду обитания животных и геологический возраст. Иногда именно сохранность подъёмного материала позволяет связать его с геологическим разрезом и отнести к определённому ФК, как было сделано, например, для Нижнего Поволжья (Громов, 1948), не только по эволюционному уровню, но и по степени фоссилизации, цвету и другим признакам преобразования остатков. Аналогично, разрозненные кости в коллекции Kog & Vot, из отложений эстуария Остершельде в Нидерландах, после недавнего пересмотра были разделены на несколько групп с сильно различающимся возрастом, видовым составом и тафономическими признаками (Scager et al., 2017).

Благодаря консервирующему воздействию многолетнемерзлых пород остатки млекопитающих нередко мало меняются от исходного состояния и сохраняются вплоть до обнажения спустя длительное время в долинах рек и на водоразделах или искусственными процессами при добыче полезных ископаемых. Процесс фоссилизации, заключающийся в утрате органической части кости и замещении биоминеральных составляющих минеральными (Смирнов и др., 2009), в условиях мерзлоты отсутствует. Выделение объединяющих признаков образцов позволяет найти костеносный горизонт и расширить сборы. Одна из важнейших характеристик – сохранность материала. Изучение следов на костях и тафономических особенностей дополняет морфологические и морфометрические характеристики, воссоздаёт условия среды.

Почернение остатков млекопитающих происходит за счёт разных процессов: минерализации и насыщения солями железа и марганца, действия микроорганизмов, воздействия гуминовых кислот в почве и в болоте, в больших скоплениях органики наподобие

компостных ям (Приложение 9). Наконец, это может быть обугливание, вызванное как огнём, так и воздействием химически активных веществ (кислоты, щёлочи).

5.7.1. Обугливание за счёт кислотного озоления

Процессы, вызывающие признаки, похожие на обугливание, происходят в торфе и почве в процессе разложения растительных остатков. Экспериментально доказана возможность получения чёрного цвета органических остатков (пшеничной соломы) непирогенным путём (Chen et al, 2020). Такие признаки органика может приобретать под влиянием биотических или абиотических факторов путем конденсации и полимеризации в процессе гумификации (Semenov et al., 2013). Непирогенное обугливание происходит в почве или торфе при условии избытка воды и катализаторов в виде катионов Fe^{+2} , Mg^{+2} . Происходит поверхностное окисление частиц органического происхождения в присутствии O_2 . В аридных условиях окисление идёт за счёт фотохимической энергии солнца. В обоих случаях процесс может длиться сотни лет. Органика при этом приобретает тёмную до чёрной окраску поверхности и полностью не разлагается; стабилизируясь, она сохраняется длительное время. Запасы органического углерода в метровом слое современных отложений/почв Колымской низменности в среднем составляют около 18%. В их органогенных горизонтах С орг составляет около 25–30%, тогда как в минеральных горизонтах 1–2% (Khodzhaeva et al., 2020). В органогенных горизонтах погребённых почв до 5%, в едоме 0,6–2,8% (Zanina et al, 2011).

Мокрое (кислотное) озоление органических материалов производят искусственно в лабораториях при температурах выше $120^{\circ}C$ в присутствии большого количества реагента-окислителя, т.е. растворов кислот высокой концентрации (Бобрицкая, 1958). Могло ли в аласных котловинах накапливаться достаточно большое количество растительных остатков, которые в ходе разложения термофильной микрофлорой разогревались до высоких температур? Предположим, что погибшее животное оказалось на толстом слое растительных остатков, каким-то образом скопившихся в некоей яме, в короткий срок туда попало достаточное количество свежего растительного материала, и вокруг туши сформировались условия для саморазогрева материала до температур, достаточных для обугливания. Для саморазогрева с последующим самовозгоранием растительного материала необходимо, чтобы он содержал достаточное количество легкодоступных для микроорганизмов питательных веществ (кучи опавшей листвы, например, никогда не самовозгораются), обладал влажностью, благоприятной для жизнедеятельности микроорганизмов; количество и геометрическая форма кучи материала должны обеспечить должную теплоизоляцию и аэрацию наподобие того, как это делают в компостах. Однако процессы термофильного разложения органики идут с расщеплением аминокислот и углеводных цепей, не образуя кислот. При истощении легкоразлагаемых веществ термофильные процессы затухают сами (Мишустин, 1950). Наконец, при

складировании материала в яму конвективного воздухообмена не происходит, и в органической массе очень быстро развиваются анаэробные процессы. Разогрев идёт не выше 30–35°C (и только в летнюю жаркую погоду). Оптимальная кислотность рН для жизнедеятельности термофильных бактерий составляет 6,5–7,0. При более низких значениях рН жизнедеятельность термофилов ингибируется и разогрева не происходит. Так что и кислоту для озоления получить таким путём тоже нельзя. Таким образом, в условиях современной аласной тундры нет предпосылок для возникновения как очагов термофильного разогрева органических материалов, так и процесса мокрого озоления. Однако в ней нередко локальные участки с существенно иными условиями: например, накопление растительного материала в результате сноса с других участков, и нельзя исключить, что этот процесс всё-таки где-то идёт.

Кроме того, в плейстоцене в период образования органического углерода его запасы могли быть выше, чем то содержание, которое определяют в настоящее время при исследовании плейстоценовых отложений; уменьшение количественных показателей произошло в результате диагенеза до перехода толщи в мёрзлое состояние. До этого процесс преобразования органического вещества шёл более интенсивно. Подходящими для этого длительного процесса были, соответственно, относительно «тёплые» стадии и эпохи. И обугливание путём мокрого озоления остатков млекопитающих, как и растительных остатков, в позднем плейстоцене могло идти либо в почве, либо в торфе.

Многолетнемёрзлые позднеплейстоценовые отложения хорошо сохраняют признаки почвообразования. Палеопедологическое изучение наиболее полных разрезов Колымской низменности (Дуваный яр, Станчиковский яр, обнажение у пос. Черский, Зелёный мыс) выявило четыре профиля погребённых почв (ППП) в МИСЗ. Нижний – раннекаргинский (40 и более тыс. лет назад), а три расположенных выше – позднекаргинские (I-й ППП – 37–35 тыс. лет назад, II-й ППП – 33–31 и III-й ППП – около 28). Почвообразование в течение МИСЗ на фоне изменения условий осадконакопления являлись результатом кратких потеплений, во время которых происходило переувлажнение сезонно талого слоя. Повышение температуры и влажности вызывало развитие разнообразной травянистой и кустарничковой растительности, на увлажнённых участках над головами ледяных жил формировались заросшие осокой заболоченные участки. Торфонакопление шло за счет дополнительного увлажнения в западинах рельефа (Zanina et al., 2011, Губин, Занина, 2013, 2014). Соответственно, оторфованные или торфянистые погребённые почвы и автохтонные торфяники маркируют условия изменения климата в разрезах. Вероятно, именно в этих геологических образованиях С-В России надо искать инситу химически обугленные кости для подтверждения наших выводов.

5.7.2. Вивианитизация

Тафономические изменения остатков крупных млекопитающих позднего плейстоцена часто сопровождаются формированием вивианита (Guthrie, 1990; Fisher et al., 2012; Kirillova et al., 2020). Присутствие фосфорной соли закисной формы железа $[\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}]$ отмечено на ряде трупов и мумий (Guthrie, 1990; Boeskorov et al., 2011; Спасская и др., 2012; Fisher et al., 2012; Никольский, Шидловский, 2014; van Geel et al., 2014; Kirillova et al., 2012, 2015; Maschenko et al., 2017). Ряд таких остатков датируется каргинским интерстадиалом (МИС 3): киргилляхский мамонтёнок, тирехтяхский и шандринский мамонты, селириканская лошадь (Томская, 2000) и многие другие. Осаждение этого аутигенного минерала часто происходит в низинных болотах и требует богатые органическими веществами и железом кислые восстановительные пресные воды с низким содержанием сульфатов (реже – заболоченные почвы и прибрежные морские отложения); его зарождение в естественной среде поддерживает активность анаэробных бактерий (Konhauser and Riding, 2012; Rothe et al., 2016). Аморфный и мелкозернистый вивианит, как на черепе бизона F-4236 и других образцах, обычно формируется в холодных озёрных и болотных условиях (Manning et al., 1991). Источником основных компонентов этого минерала являются органический фосфор, обычно из разлагающейся органики, и растворённое трёхвалентное железо в бескислородных условиях. Исходно вивианит бесцветен, но при окислении Fe^{++} до Fe^{+++} изменяет цвет до синего (Manning et al., 1991). Ускорение анаэробной бактериальной активности в тёплое время года – один из основных факторов, ответственных за осаждение вивианита (Kumke et al., 2007).

Скопления богатой фосфором животной органики могли быть обеспечены за счёт гибели крупных травоядных при попадании в природные ловушки (термокарстовые проталины, топкий грунт), половодье, сход селей, снос трупов рекой и отложении в старице, и т.д. При этом образование вивианита вокруг трупов или отдельных костей носит локальный характер, тогда как в виде примазок и включений по толще аласовых и других отложений он встречается часто.

На С-В Азии нарастание суровости климата в позднем плейстоцене заключалось не в увеличении холодного периода и уменьшении тёплого, а в более низких зимних температурах при схожих летних (Гитерман, 1985; Kienast et al., 2008): злаки успевали вызревать и плодоносить, даже пусть и не каждый год, судя по многочисленным находкам зрелых семян в норах ископаемых грызунов (Zanina et al., 2011) и успешным проращиванием клеток зародышевого корешка (Yashina et al., 2012). В условиях короткого тёплого лета и периодического переувлажнения, в анаэробных условиях происходит восстановление железа, а при наличии фосфатов образуется вивианит. Это подтверждают результаты исследований эпигенных палеопочв региона, сформированных в «тёплые» этапы стадии МИС3: признаки оглеения почвенного профиля, наличие осоковых кочек и в целом широкое развитие болотных

и торфянисто-болотных почвенных комплексов или отложений. Переувлажнение почвенных профилей могло идти в процессе их формирования при частичной оттайке стенок ледяных жил.

Условия с тёплым и сухим летом могли быть и в периоды кратковременных «похолоданий» – во время формирования криопедолитов, когда теплообеспеченность была значительно ниже. Находки большого количества жуков *Morychus viridis* (Berman et al., 2011) подтверждают сухие и тёплые летние сезоны.

Интенсивная прокрашенность дентина и эмали зубов солями железа, вивианитовые образования указывают на достаточно длительное нахождение остатков млекопитающих во влажной химически активной среде с температурой, допускающей процесс как растворения активного фосфора в воде, так и его осаждения (например, при разложении трупа): озёрном мелководье, речной старице. Такие условия возникали чаще при деградации мерзлоты и формировании озёрно-аллювиальных ландшафтов в интерстадиалы или межледниковья (например, в МИС 5e: Kirillova et al., 2020), или, как показано в данном исследовании, в относительно тёплые фазы МИС 3. При развитии берёзовой лесотундры (реконструкция по данным СПС из черепа носорога *F-506* (Kirillova et al., 2021), можно говорить не столько о деградации многолетнемёрзлых пород, сколько о более глубоком летнем протаивании, чем в современной тундре. Подтверждением протаивания является вложение в едомные осадки значительных по мощности озёрных («мокрые ванны») и таберальных отложений, характерными чертами которых являются утрата исходных крио-текстур, и болотных отложений с торфяными блоками и корнями трав, линзами органического материала, моховыми и осоковыми кочками. Последние встречаются в «тёплых» едомных отложениях МИС 3 чаще, чем в ледниковое время МИС 2 на территории Приморских низменностей с-в Сибири. Их возникновение и развитие связано со сменами климатических режимов от суровых континентальных к более мягким, с повышением температур и влажности (Каплина, 2011а,б).

Таберальные отложения нередко имеют голубоватый (сизый) цвет, связанный с окисленным вивианитом, образовавшимся в восстановительных условиях в подводном талике и обогащённым доступным фосфором (Gubin, Lupachev 2020, с. 848).

В этапы потепления МИС 5e и МИС 3 летом мерзлота протаивала глубже, формируя «ловушки» и условия для захоронения в них трупов животных. Происходил сдвиг к северу границы леса; при похолоданиях восстанавливалась близкая современной ландшафтная структура (Фишер и др., 1990). Стадия МИС 3 на территории Западной Берингии, к которой относится исследуемый участок Колымо-Индибирского междуречья, была климатически нестабильна (Lozhkin, Anderson, 2011); уровень моря не был постоянным.

Главной причиной озёрного термокарста в более древние термохроны было не только повышение температур воздуха, но и существенное увеличение увлажнённости, в том числе за

счет уменьшения испарения. После возникновения водоёмов их подпитывали тающие жильные льды. Термокарст Северной Якутии в плейстоцене развивался по “холодному” типу, т. е. многолетнемёрзлые толщи протаивали в результате озёрного термокарста (Каплина, 2011а,б).

5.7.3. Сочетание обугливания и вивианизации на одном образце

Череп бизона *F-4236* (Рис. 9 В) несёт два, казалось бы, взаимоисключающих признака на своей поверхности: обугливание роговых чехлов (кислородная среда) и покрытие вивианитом (бескислородная среда) черепа. Вариантов объяснения два: (1) эти свойства приобретены последовательно: сначала поверхностное обугливание, а потом погружение в топкий грунт и анаэробные условия; (2) череп находился на границе двух сред с разными характеристиками.

Нередко залегающие в однородном слое кости, в том числе в криолитосфере могут иметь разный цвет и сохранность, более того, даже одна кость может иметь участки очень разной сохранности и цвета. Причина – нахождение на границе разных сред, или сочетание разных условий в пределах одного объекта (например, из-за локального химического растворения или локальной микробной деградации кости и т.д.). Наконец, череп с обугленными роговыми чехлами мог быть вымыт рекой и перезахоронен в пойменно-озёрных отложениях.

Исходя из выше сказанного, в позднем плейстоцене для вивианитизации и мокрого озоления наиболее благоприятные условия были в термохронах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При изучении неинситуальных 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. Вероятный экологический облик фауны в целом традиционно определяется на основании списка фаунистического сообщества с учётом принципа актуализма. Тем не менее, экологические ниши некоторых видов бывают скорректированы сменой условий жизни и питания, как, например, показано для «облигатных» браузера *St. kirchbergensis* и грейзера *S. hemitoechus* (van Asperen, Kahlke, 2015), а также для шерстистого носорога (грейзера) и носорога Мерка (браузера), меняя их пищевые привычки.

Неоднозначность трактовки экологической ситуации – дополнительный аргумент в пользу комплексного подхода к реконструкции палеосреды по неинситуальным остаткам. Набор привлекаемых методов определялся не только поставленной задачей (обычно целью ставилось получение исчерпывающей информации), 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 методология 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 захоронения животных.

2. Доказано существование переходной формы шерстистого мамонта *M. primigenius* на континенте («полукарлики») от «рослых» мамонтов к «карликовым» («полукарлики») на континенте. В «тёплом» последнее межледниковье позднего плейстоцена шло сокращение кормовых ресурсов за счёт увеличения мозаичности и раздробленности основных стадий, из-за деградации мерзлоты и широкого распространения 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», вероятно, из-за последующего изменения климата и среды.

3. Изучение обугленных образцов из мерзлоты выявило хорошую сохранность органической компоненты кости при деструкции минеральной, т.е. непиrogenную природу

процесса (мокрое озоление, впервые показанное для позднего плейстоцена, что косвенно доказывает наличие большого количества органики, необходимой для процесса обугливания). 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 формировала у плейстоценовых животных ответные адаптации организмов. Мы выделили в качестве таковых маркеры стресса у бизонов: (в) контрфорсы на МТ, направленные на усиление конструкции кости для компенсации нагрузки; нарастание признака происходит с увеличением возраста и веса; (б) периоститы, вызванные микротравмами передней части МП. Состояние компакты костей у бизонов указывает на здоровье как минимум скелетно-мышечной системы и хороших условиях обитания.

Адаптация к среде выявлена также на впервые описанной шерсти пещерного льва *P. l. spelaea*, у которого функция шёрстного покрова была направлена более в сторону защиты от внешних физических воздействий при увеличенной доли утепляющего подшёрстка. Шерсть древнего бизона имеет более дифференцированный волосяной покров, более развитый подшёрсток, более крупные кутикулярные чешуи по сравнению с другими представителями бычьих.

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. Исследование экскрементов мамонтов показало сходство и питания на удалённых друг от друга территориях, и биотопов: злаково-разнотравные и осоковые тундровые сообщества с карликовыми кустарниками на водоразделах и в долинах, понижения с луговой растительностью, мелкие озёра с обильными околводными 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.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверьянов, А. О. Мамонт Кутоманова / А. О. Аверьянов // Труды Зоологического института. – Л., 1994. – Вып. 256. – С. 111–135.
2. Алексеев, М. Н. Климатические события казанцевского межледниковья и голоцена восточной части российского шельфа и Сибири / М. Н. Алексеев, В. А. Друщиц // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. – 2001. – № 64. – С. 78–88.
3. Алфимов, А. В. Тундростепные группировки насекомых и реконструкция климата позднего плейстоцена низовий Колымы / А. В. Алфимов, Д. И. Берман, А. В. Шер // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82. – № 2. – С. 281–300.
4. Алфимов, А. В. Распространение термофитных тундростепей и климат последнего ледникового максимума на северо-востоке Азии / А. В. Алфимов, Д. И. Берман // Криосфера Земли. – 2004. – Т. VIII. – № 4. – С. 78–87.
5. Альбицкий, Б. А. Материалы к вопросу о гетеротопическом образовании кости и стимуляции костеобразования / Б. А. Альбицкий. – Томск: Изд-во ТГУ, 1959. – 249 с.
6. Андреев, В. Н. Кормовая база ямальского оленеводства / В. Н. Андреев // Советское оленеводство. – 1934. – № 1. – С. 99–164.
7. Андреев, В. Н. Зональность якутской тундры / В. Н. Андреев, С. Ф. Нахабцева // Биологические проблемы Севера. – 1974. – Вып. 3. – С. 40–45.
8. Анучин, Д. Н. По поводу реставрации мамонта для Антропологической выставки: Из протоколов заседаний комитета по устройству Антропологич. выставки О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии, № 46 [Соч.] / Д. Н. Анучин. – М.: Типография Лаврова, 1879. – 17 с.
9. Ареалы деревьев и кустарников СССР. – Л.: Наука, 1977. – 164 с.
10. Аржакова, С. К. Реки и озера Якутии / С. К. Аржакова, И. И. Жирков, К. И. Кусатов, И. М. Андросов. – Якутск: «Бичик», 2007. – 136 с.
11. Арктическая флора СССР. Семейства Geraniaceae – Scrophulariaceae / Под ред. А. И. Толмачева и Б. А. Юрцева – Л.: Изд-во "Наука", 1980. – Вып. 8. – 334 с.
12. Архангелов, А. А. Подземное оледенение севера Колымской низменности в позднем кайнозое / А. А. Архангелов // Проблемы криолитологии. – 1977. – Вып. VI. – С. 26–57.
13. Архангелов, А. А. Мерзлотно-фациальная структура русловых отложений едомной свиты Колымской низменности / А. А. Архангелов, М. А. Коняхин // Проблемы криолитологии. – 1978. – Вып. 7. – С. 58–73.

14. Архипова, Н. П. Новейшие публикации ученых и краеведов о В.Н. Татищеве / Н. П. Архипова // Пятые Татищевские чтения. Духовность и нравственность на Урале в прошлом и настоящем: тезисы докладов. – Екатеринбург: ИИиА УрО РАН, 2004. – С. 375–389.
15. Атлас Арктики / Под ред. А. Ф. Трёшникова. – М.: ГУГК СССР, 1985. – 204 с.
16. Бакалин, В. А. Род *Riccia* (Нератицае) в Сибири и Восточном Казахстане / В. А. Бакалин, Г. С. Таран // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89. – № 8. – С. 1283–1294.
17. Бакулина, М. С. Системный и комплексный подходы: сходство и различие / М. С. Бакулина // Вестник Красноярского государственного педагогического университета им. В. П. Астафьева. – 2011. – № 2. – 168–173.
18. Баранова, Ю. П. Северо-Восток СССР / Ю. П. Баранова, С. Ф. Бискэ // История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. – М.: Наука, 1964. – 290 с.
19. Бгатов, В. И. Литофагия и мамонтовая фауна / В. И. Бгатов, П. А. Лазарев, М. А. Спешилова. – Якутск: Якутский научный центр СО АН СССР, 1989. – 34 с.
20. Берман, Д. И. Экология жука-пилюльщика *Morychus viridis* (Coleoptera, Byrrhyidae) и реконструкция плейстоценовых ландшафтов на Северо-Востоке СССР / Д. И. Берман // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. I–II. – Владивосток: ДВО РАН, 1992. – С. 30–63.
21. Берман, Д. И. Экология животных Северо-Восточной Азии и реконструкция плейстоценовых ландшафтов Берингии: дис. ... докт. биол. наук в виде доклада / Д. И. Берман. – М., 2007. – 56 с.
22. Берман, Д. И. Реконструкция климатов позднего плейстоцена азиатской и центральной Берингии по энтомологическим данным / Д. И. Берман, А. В. Алфимов // Вестник ДВО РАН. – 1998. – № 1. – С. 27–34.
23. Берман, Д. И. Холодные степи северо-восточной Азии / Д. И. Берман, А. В. Алфимов, Г. Г. Мажитова и др. – Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2001. – 183 с.
24. Бобрицкая, М. А. Методика зольного анализа растений / М. А. Бобрицкая. – М.: Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 1958. – 39 с.
25. Боескоров, Г. Г. Формирование современной териофауны Якутии (поздний плейстоцен – голоцен): дис. ... докт. биол. наук / Г. Г. Боескоров. – Якутск, 2005. – 351 с.
26. Боескоров, Г. Г. Некоторые морфологические и экологические особенности ископаемого шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach 1799) / Г. Г. Боескоров // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91. – Вып. 2. – С. 219–235.
27. Боескоров, Г. Г. Адаптации шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) к условиям обитания в ледниковом периоде / Г. Г. Боескоров, Е. Н. Машенко, В. В. Плотников и др. // Сибирский экологический журнал. – 2016. – № 5. – С. 661–672.

28. Большой энциклопедический словарь. Ветеринария / Под ред. В. П. Шишкова. – М.: «Большая Российская энциклопедия», 1998.
29. Бородин, Ю. И. Лимфология как наука: некоторые итоги и перспективы // Проблемы клинической и экспериментальной лимфологии. Материалы международной конференции (Новосибирск, 12-13 ноября 1996 г.). – Новосибирск, 1996. – С. 31–42.
30. Букс, И. И. Проблема Берингии и Берингийская фратрия формаций бореального типа растительности // Берингия в кайнозой. Материалы Всесоюзного симпозиума «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозой» (Хабаровск, 10-15 мая 1973 г.). – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976. – С. 182–187.
31. Бурлаков, Ю. К. Юрибейский мамонтёнок / Ю. К. Бурлаков // Природа. – 2007. – № 11. – С. 49–51.
32. Ваганов, Е. А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике / Е. А. Ваганов, С. Г. Шиятов, В. С. Мазепа. – Новосибирск: Наука, 1996. – 246 с.
33. Вангенгейм, Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена севера Восточной Сибири / Э. А. Вангенгейм // Труды геологического института Акад. наук СССР. – Вып. 48. – М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1961. – 183 с.
34. Вангенгейм, Э. А. Принципы построения биохронологических шкал по млекопитающим плиоцена и плейстоцена. Состояние проблемы / Э. А. Вангенгейм, А. С. Тесаков // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. – 2008. – № 68. – С. 59–69.
35. Васильев, С. К. Бизоны (*Bison priscus* Vojanus, 1827) позднего плейстоцена Алтая и юга Средней Сибири / С. К. Васильев, Н. Д. Оводов // Енисейская провинция. – Красноярск: Красноярский краевой краеведческий музей, 2009. – Вып. 4. – С. 77–90.
36. Васильчук, Ю. К. Изотопный состав кислорода ледяных клиньев острова Айон и палеотемпературные реконструкции позднего плейстоцена и голоцена Северной Чукотки / Ю. К. Васильчук, А. С. Васильчук // Вестник геологии МГУ. – 2018. – Вып. 73. – С. 92–144.
37. Величко, А. А. Природный процесс в плейстоцене. К IX конгрессу INQUA: Новая Зеландия 1973 / А. А. Величко. – М.: Наука, 1973. – 256 с.
38. Величко, А. А. Палеогеография, современное состояние природной среды и прогноз / А. А. Величко // Бюлл. Комиссии по изучению четвертич. периода. – 1980. – № 50. – С. 12–23.
39. Величко, А. А. Корреляция событий позднего плейстоцена в ледниковых областях северного полушария / А. А. Величко // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. – 1991. – № 60. – С. 14–28.
40. Величко, А. А. Эволюционная география: проблемы и решения / А. А. Величко. – М.: ГЕОС, 2012. – 564 с.

41. Величко, А. А. Палеогеография / А. А. Величко, А. А. Свиточ // Большая российская энциклопедия. – 2014. – Т. 25. – С. 117–118.
42. Верещагин, Н. К. Млекопитающие Кавказа: история формирования фауны / Н. К. Верещагин. М.-Л. – Изд-во Академии наук СССР, 1959. – 704 с.
43. Верещагин, Н. К. Почему вымерли мамонты / Н. К. Верещагин. – Л.: Наука, 1979. – 103 с.
44. Верещагин, Н. К. Экстерьер мамонта / Н. К. Верещагин, А. Н. Тихонов. – Якутск: Изд-во ИМ СО АН СССР, 1990. – 40 с.
45. Винарский, М. В. Была на свете тундростепь [Электронный ресурс] / М. В. Винарский, 2019. – URL: <https://goarctic.ru/regions/byla-na-svete-tundrostep/>
46. Волкова, В. С. Палеогеография каргинского межледниковья (межстадиала) в Западной Сибири 50 (55)–23 тыс. лет назад / В. С. Волкова // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. – 2001. – № 64. – С. 89–93.
47. Галанин, А. В. Берингия: единство или борьба противоположностей / А. В. Галанин, А. В. Беликович // Вестник Дальневосточного отделения АН СССР. – 1990. – № 5. – С. 100–113.
48. Гарутт, В. Е. О необходимости определения неотида шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) / В. Е. Гарутт // Доклады Академии Наук СССР. – 1989. – Т. 307. – С. 1232–1234.
49. Гарутт, В. Е. Двести лет со времени установления вида шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) / В. Е. Гарутт // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 7–21.
50. Гарутт, В. Е. Новые данные о пище шерстистого носорога в Сибири / В. Е. Гарутт, Е. П. Метельцева, Б. А. Тихомирова // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. – Л.: Гидрометеиздат, 1970. – С. 113–125.
51. Гарутт, В. Е. О систематическом положении голоценовой популяции мамонтов *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) острова Врангеля (Северо-Восток Сибири) / В. Е. Гарутт, А. О. Аверьянов, С. Л. Вартамян // Доклады РАН. – 1993. – Т. 332. – № 6. – С. 799–801.
52. Гарутт, В. Е. Исследование зубов вымерших слонов. Методические рекомендации / В. Е. Гарутт, И. В. Фофонова. – Новосибирск: Изд-во АН СССР, 1976. – 35 с.
53. Гарутт, В. Е. Происхождение и систематика семейства слоновых Elephantidae Gray, 1821 со специальным обзором состава трибы Mammuthini Brookes, 1828 / В. Е. Гарутт, А. Н. Тихонов // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: Геос, 2001. – С. 47–70.
54. Гарутт, Н. В. К истории изучения шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) / Н. В. Гарутт // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 22–33.

55. Геденштром, М. Отрывки о Сибири / М. Геденштром. – Санкт Петербургъ: Въ типографіи медицинскаго департамента Министерства Внутреннихъ Дѣлъ, 1830. – 178 с.
56. Гейнц, А. Е. Определение абсолютного возраста ископаемых остатков мамонта и шерстистого носорога из вечной мерзлоты Сибири при помощи радиоактивного углерода (C^{14}) / А. Е. Гейнц, В. Е. Гарутт // Доклады Академии Наук. – 1964. – Т. 154. – № 6. – С. 1367–1370.
57. Герасимов, И. П. Ледниковый период на территории СССР / И. П. Герасимов, К. К. Марков. – М.: Изд-во АН СССР, 1939. – 462 с.
58. Герасимов, И. П. Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период / И. П. Герасимов, К. К. Марков // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1941. – С. 7–27.
59. Геологический словарь в 2-х тт. Т. 1 / Под ред. К. Н. Паффенгольца и др. – М.: Недра, 1978. – 487 с.
60. Гитерман, Р. Э. Плиоцен-плейстоценовая история растительности Северо-Востока СССР / Р. Э. Гитерман. – М.: Наука, 1985. – 109 с.
61. Гольева, А. А. Фитолиты и их информационная роль в изучении природных археологических объектов / А. А. Гольева. – М.: Наука, 2001. – 200 с.
62. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Карта четвертичных образований. М-б 1:1 000 000. Лист R-(55)-57 Нижнеколымск. – СПб.: ВСЕГЕИ, 2000. – 82 л.
63. Гриненко, О. В. Поздний кайнозой Северо-Востока Якутии: автореф. дис. канд. геол.-минерал. наук / О. В. Гриненко. – Новосибирск, 1985. – 16 с.
64. Гричук, В. П. Методика обработки осадочных пород, бедных органическими остатками, для целей пыльцевого анализа / В. П. Гричук // Проблемы физической географии. – 1940. – № 8. – С. 53–57.
65. Громов, В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит) / В. И. Громов. – М.: Труды Института геологических наук АН СССР, 1948. – Вып. 64. – № 17. – 524 с.
66. Громова, В. И. К методике изучения зубов ископаемых слонов / В. И. Громова // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. – 1965. – № 29. – С. 165–167.
67. Губин, С. В. Изменение почвенного покрова в ходе формирования отложений ледового комплекса на Колымской низменности (часть 1) / С. В. Губин, О. Г. Занина // Криосфера Земли. – 2013. – Т. XVII (4). – С. 48–56.
68. Губин, С. В. Изменение почвенного покрова в ходе формирования отложений ледового комплекса на Колымской низменности (часть 2) / С. В. Губин, О. Г. Занина // Криосфера Земли. – 2014. – Т. XVIII (1). – С. 77–82.

69. Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет / Под ред. А. А. Величко. – М.: ГЕОС, 2002. – 231 с.
70. Динесман, Л. Г. История степных экосистем Монгольской Народной Республики / Л. Г. Динесман, Н. К. Киселёва, А. В. Князев. – М.: Наука, 1989. – 213 с.
71. Дорт-Гольц, Ю. Е. История развития западной окраины Берингийской суши в кайнозое / Ю. Е. Дорт-Гольц, В. Е. Терехова // Берингия в кайнозое. Материалы Всесоюзного симпозиума «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое» (Хабаровск, 10–15 мая 1973 г.). – С. 54–59.
72. Дубинин, В. Б. О скелете мамонта из дельты реки Лена / В. Б. Дубинин, В. Е. Гарутт // Зоологический журнал. – 1954. – Т. 3. – С. 423–432.
73. Дуброво, И. А. Ископаемые слоны СССР / И. А. Дуброво // Труды Палеонтологического института Академии наук СССР. – М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1960. – Вып. 1. – 79 с.
74. Ербаева, М. А. Андрей Владимирович Шер, ученый и личность / М. А. Ербаева, И. В. Кириллова, А. А. Котов и др. // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – № 10. – С. 1085–1090.
75. Ефремов, И.А. Тафономия и геологическая летопись / И.А. Ефремов // Труды Палеонтологического института. – М.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. 24. – 177 с.
76. Зазовская, Э. П. Радиоуглеродное датирование – современное состояние, проблемы, перспективы развития и использование в археологии / Э. П. Зазовская // Вестник археологии, антропологии и этнографии. – 2016. – № 1 (32). – 151–164.
77. Заклинская, Е. Д. Спорово-пыльцевой спектр безлесной зоны / Е. Д. Заклинская // Природа. – 1953. – № 7. – С. 94–97.
78. Заклинская, Е. Д. К вопросу о растительном покрове в эпоху жизни и гибели таймырского мамонта / Е. Д. Заклинская // Доклады АН СССР. – 1954. – Т. 98. – № 3. – С. 471–474.
79. Заленский, В. В. Остеологические и одонтографические исследования над мамонтом (*Elephas primigenius* Blum) и слонами (*El. indicus* и *El. africanus* Blum) / В. В. Заленский // Научные результаты экспедиции, снаряжённой Академией наук для раскопки мамонта, найденного на реке Берёзовке в 1901 г. – СПб., 1903. – Т. 1. – С. 1–124.
80. Застрожных, А. С. Сингильские отложения в схеме квартера Нижневолжского региона: новые данные / А. С. Застрожных, Г. А. Данукалова, М. В. Головачев и др. // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2018. – Т. 26. – № 6. – С. 53–92.
81. Захаров, В. М. Асимметрия животных / В. М. Захаров. – М.: Наука, 1987. – 216 с.

82. Звягин, В. Н. Екатеринбургские находки 2007 года: итоги медико-криминалистического исследования / В. Н. Звягин // Мир измерений. – 2009. – № 7. – С. 44–53.
83. Звягин, В. Н. Изменение ИК–спектра костной ткани различной давности. Материалы Международного конгресса «Актуальные вопросы судебной медицины и экспертной практики-2018» (18–20 апреля 2018 года, Москва): тезисы докладов / В. Н. Звягин, Н. В. Нарина, Е. С. Анушкина // Судебная медицина. – 2018. – Т. 4. – № 1. – С. 150.
84. Звягин, В. Н. Прогнозирование температуры и условий сожжения останков по инфракрасным спектрам костной ткани / В. Н. Звягин, В. В. Королев, Н. В. Нарина, Е. С. Анушкина // Достижения российской судебно-медицинской науки XX–XXI столетия: к 100-летию со дня образования современных судебно-экспертных школ. – М.: ООО «Принт», 2019. – Т. 2. – С. 99–109.
85. Зиновьев, А. В. Пол и рост в холке ископаемых бизонов Северо-Востока России (на основе исследования метаподий) / А. В. Зиновьев, Ф. К. Шидловский, И. В. Кириллова // Материалы X Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода (25–29 сентября 2017 г. Москва). – С. 142–144.
86. Зюганова, И. С. Применение карпологического метода в исследованиях четвертичного периода / И. С. Зюганова // Современные вопросы геологии. – М.: Научный мир, 2002. – С. 290–293.
87. Зубр. Морфология, систематика, эволюция, экология / Под ред. В. Е. Соколова. – М.: Наука, 1979. – 496 с.
88. Иванов, А. Н. Вопросы палеонтологии в трудах В. Н. Татищева / А. Н. Иванов // Очерки по истории геолого-географических знаний. – 1968. – С. 23–58.
89. Каландадзе, Н.Н. К вопросам номенклатуры шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (BLUMENBACH, 1799) / Н.Н. Каландадзе, А.В. Шаповалов, Е.М. Тесакова // Исследования по палеонтологии и биостратиграфии древних континентальных отложений (Памяти профессора В. Г. Очева): Сб. статей. – Саратов: Научная книга, 2009. – С. 98–111.
90. Каплина, Т. Н. История мёрзлых толщ Северной Якутии в позднем кайнозое / Т. Н. Каплина // История развития многолетнемёрзлых пород Евразии. – М., Наука, 1981. – С. 153–181.
91. Каплина, Т.Н. Закономерности развития криолитогенеза в позднем кайнозое на аккумулятивных равнинах Северо-Восточной Азии: дис. ... док. геол.-мин. наук / Т. Н. Каплина. – Москва, 1986. – 475 с.
92. Каплина, Т. Н. Аласные комплексы Северной Якутии / Т. Н. Каплина // Криосфера Земли. – 2009. – Т. XIII. – Вып. 4. – С. 3–17.

93. Каплина, Т. Н. Древние аласные комплексы северной Якутии (сообщение 1) / Т. Н. Каплина // Криосфера Земли. – 2011а. – Т. XV. – № 2. – С. 3–13.
94. Каплина, Т. Н. Древние аласные комплексы северной Якутии (сообщение 2) / Т. Н. Каплина // Криосфера Земли. – 2011б. – Т. XV. – № 3. – С. 20–30.
95. Каплина, Т. Н. Криогенная структура слоев позднего плейстоцена и голоцена в долине р. Малый Анюй / Т. Н. Каплина, О. В. Лахтина, Б. А. Абрашов, М. М. Кореиша // Проблемы криолитологии. – 1978. – Вып. 7. – С. 48–57.
96. Каплина, Т. Н. Возраст аласных отложений Приморской низменности Якутии / Т. Н. Каплина, А. В. Ложкин // Известия АН СССР. Серия геологическая. – 1979. – № 2. – С. 69–76.
97. Карлов, Н. Н. Обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода. Отзыв на книгу В.И. Громова «Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит)» / Н. Н. Карлов // Природа. – 1949. – № 10. – С. 45–46.
98. Кириллова, И. В. Тафономический аспект обугливания ископаемых остатков млекопитающих // «Геохронология четвертичного периода: Инструментальные методы датирования Новейших отложений»: тезисы докладов всеросс. научной конференции, посвященной 90-летию со дня рождения Л.Д. Сулержицкого (24–26 апреля 2019 г. Москва) / И. В. Кириллова, О. К. Борисова, Э. П. Зазовская и др., 2018. – С. 43.
99. 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.
100. Киселёв, С. В. Позднекайнозойские жёсткокрылые Северо-Востока Сибири / С. В. Киселёв. – М.: Наука, 1981. – 116 с.
101. Киселёв, С. В. Позднекайнозойские насекомые Северной Евразии / С. В. Киселёв, В.И. Назаров // Палеонтологический журнал. – 2009. – Т. 43 (7). – С. 723–850.
102. Клевезаль, Г. А. Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях / Г. А. Клевезаль. – М.: Наука, 1988. – 285 с.
103. Клевезаль, Г. А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих / Г. А. Клевезаль. – М.: КМК, 2007. – 283 с.
104. Клевезаль, Г. А. Факторы, определяющие характер годовых слоев в зубах и кости млекопитающих / Г. А. Клевезаль, М. В. Мина // Журнал общей биологии. – 1973. – Т. 34. – Вып. 4. – С. 594–605.

105. Клевезаль, Г. А. Рост клыков и формирование слоёв дентина у хищных / Г. А. Клевезаль, В. Г. Юдин, Л. И. Суховская // Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70. – Вып. 11. – С. 110–119.
106. Клевезаль, Г. А. Регистрирующие структуры наземных позвоночных. Краткая история и современное состояние исследований / Г. А. Клевезаль, Э. М. Смирин // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95. – № 8. – С. 872–896.
107. Климанов, В. А. Цикличность и квазипериодичность климатических экстремумов / В. А. Климанов // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. – М., 1989. – С. 29–33.
108. Кобзев, А. И. Синология. География [Электронный ресурс]. – 2007. URL: Синология.Ру
109. Кожевников, Ю. П. К вопросу о существовании берингийских тундростепей / Ю. П. Кожевников // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. – Владивосток, 1986. – С. 45–51.
110. Кожевников, Ю. П. Берингия: История и эволюция / Ю. П. Кожевников, Н. К. Железнов-Чукотский. – М.: Наука, 1995. – 382 с.
111. Кожевников, Ю. П. Тундростепи плейстоцена: аргументы за и против / Ю. П. Кожевников, В. В. Украинцева // Известия РАН. Серия географическая. – 1997. – № 3. – С. 96–110.
112. Кожевников, Ю. П. Палеобиогеография «Берингии» как она есть / Ю. П. Кожевников, Н. К. Железнов-Чукотский // Научный диалог, естественные науки. – 2014. – № 1 (25). – С. 30–83.
113. Конищев, В. Н. Исследования криогенного выветривания в Европе и Северной Азии // Вечная мерзлота и перигляциальные процессы / В. Н. Конищев, В. В. Рогов. – 1993. – Т. 4. – С. 49–64.
114. Коротяев, Б. А. Материалы по фауне долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Северо-Востока СССР / Б. А. Коротяев // Энтомологические исследования Северо-Востока СССР / Под ред. Г. С. Медведева, Э. Г. Матиса. – Владивосток: ДВО НЦ АН СССР. – 1980. – С. 23–50.
115. Косинцев, П. А. Содержимое кишечника детеныша мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) с реки Юрибей (полуостров Ямал) / П. А. Косинцев, Е. Г. Лаптева, С. С. Трофимова и др. // Доклады Российской академии наук. – 2010. – Т. 432. – № 4. – С. 556–558.
116. Котов, А. А. Морфология и филогения Аноморпода (Ракообразные: Cladocera) / А. А. Котов. – М.: КМК Пресс, 2013. – 638 с.

117. Котов, А. А. Жаброногие ракообразные (Crustacea: Branchiopoda) в комплексе органических остатков из шерсти мамонта / А. А. Котов, А. А. Жаров, О. Ф. Чернова и др. // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97 (10). – С. 1300–1314.
118. Котов, А. А. Новый взгляд на старые образцы: остатки пресноводных беспозвоночных, ассоциированные с мумифицированными тушами крупных млекопитающих квартера / А. А. Котов, А. Н. Неретина, А. А. Жаров и др. // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – № 11. – С. 1247–1255.
119. Крыжановский, О. Л. Контрольный список жуелиц России и прилегающих земель (Insecta, Coleoptera, Carabidae) / О. Л. Крыжановский, И. А. Белоусов, И. И. Кабак и др. – София: "Пенсофт", 1995. – 271 с.
120. Кузнецова, Т. В. Палеозоологическая характеристика позднеплейстоцен–голоценовых отложений Быковского полуострова (северная Якутия) / Т. В. Кузнецова, В. Е. Тумской, Л. Ширрмайстер, С. Веттерих // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – № 11. – С. 1268–1290.
121. Кузьмина, С. А. Позднекайнозойские насекомые бассейна р. Алазеи (Колымская низменность) / С. А. Кузьмина // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел Геологический. – 1989. – Т. 64. – № 4. – С. 42–55.
122. Куприянова, Л. А. Анализ пыльцы растительных остатков из желудка берёзовского мамонта (к вопросу о характере растительности эпохи берёзовского мамонта) / Л. А. Куприянова // Сборник памяти А.Н. Криштофовича. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – С. 331–358.
123. Лазарев, П. А. 1980. Условия захоронения скелетных и трупных остатков плейстоценовых млекопитающих / П. А. Лазарев // Кайнозой восточной Якутии / Под ред. В. Ф. Возина. – Якутск: ЯФ СО АН СССР. – С. 45–53.
124. Лазарев, П. А. Скелет Чурапчинского шерстистого носорога // Млекопитающие антропогена Якутии / П. А. Лазарев. – Якутск, ЯНЦ СО РАН, 1998. – С. 55–97.
125. Лазарев, П. А. Об остатках шерстистого носорога в селе Чурапча (Центральная Якутия) и споро-пыльцевых спектрах вмещающих их отложений / П. А. Лазарев, Н. Ф. Тирская // Палинологические материалы к стратиграфии осадочных отложений Якутии. – Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1975. – С. 66–72.
126. Лазарев, П. А. Новые находки остатков мамонтов с мягкими тканями в Якутии / П. А. Лазарев, Г. Г. Боескоров, А. Н. Тихонов // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. – М.: ГЕОС, 2001. – С. 139–144.

127. Лаухин, С. А. Современное состояние реконструкций природной среды на севере Сибири в каргинское время (поздний плейстоцен) / П. А. Лазарев, Г. Г. Боескоров, А. Н. Тихонов // Бюлл. МОИП, отдел Геол. – 2012. – Т. 87. – № 6. – С. 37–48.
128. Лаухин, С. А. Опыт корреляции природных событий каргинского времени плейстоцена (аналоги МИС-3) от Приобья до Охотского моря / С. А. Лаухин, В. С. Пушкарь, М. В. Черепанова // Бюлл. МОИП, отдел Геол. – 2015. – Т. 90. – Вып. 2. – С. 23–34.
129. Лещинский, С. В. Минеральное голодание, энзоотические заболевания и вымирание мамонтов Северной Евразии / С. В. Лещинский // Доклады АН СССР. – 2009. – Т. 424. – № 6. – С. 840–842.
130. Лещинский, С. В. Результаты новейших палеонтолого-стратиграфических и геоархеологических исследований местонахождения мамонтовой фауны Волчья Грива / С. В. Лещинский // Труды Зоологического института РАН. – 2018. – Т. 322. – № 3. – С. 315–332.
131. Лещинский, С. В. Кочегур – новое мамонтовое местонахождение – зверовой палеосолонец на юго-востоке Западно-Сибирской равнины / С. В. Лещинский, Е. М. Бурканова, Л. А. Орлова // Вестник Томского гос. университета, 2003. – Приложение № 3 (II). – С. 126–128.
132. Ложкин, А. В. Непрерывная летопись изменений природной среды Чукотки за последние 350 тысяч лет / А. В. Ложкин, П. М. Андерсон, Т. В. Матросова и др. // Тихоокеанская геология. – 2007. – Т. 26. – № 6. – С. 53–59.
133. Лукьяновский, В. А. Заболевания костной ткани у животных / В. А. Лукьяновский, А. Д. Белов, И. М. Беляков. – М.: Колосс, 1984. – 256 с.
134. Ломаченков, В. С. Геологическое строение и рельеф междуречий низовьев р. Омолой, р. Яны и р. Чондоона / В. С. Ломаченков // Отчёт НИИ Геологии Арктики НПО «Севморгео», 1957. "Росгеолфонд", по. 198736.
135. Львов, Н. С. Биотермическое обезвреживание навоза / Н. С. Львов. – М.: Сельхозгиз, 1953. – 88 с.
136. Львова, Е. М. Результаты спорово-пыльцевого анализа отложений верхнего кайнозоя среднего течения р. Алазеи (Якутия) / Е. М. Львова // Труды Института геологии и геофизики СО АН СССР: Новосибирск, 1989. – С. 120–124.
137. Магаданский мамонтёнок // Под ред. Н. К. Верещагина, В. М. Михельсон. – Л.: Наука, 1981. – 296 с.
138. Макунина, Н. И. О тундростепи в горах Южной Сибири / Н. И. Макунина // Экология и география растений и растительных сообществ. Материалы IV Международной научной конференции. Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г. – С. 533–537.
139. Мамонт и его окружение: 200 лет изучения (сборник статей) / Под ред. А. Ю. Розанова. – М.: ГЕОС, 2001. – 362 с.

140. Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР (сборник статей) / Под ред. О. А. Скарлато. – Л.: Труды Зоологического института, 1977. – Т. 73. – 112 с.
141. Марков, К. К. Палеогеография (историческое землеведение) / К. К. Марков. – М.: Изд-во МГУ, 1960. – 269 с.
142. Марков, К. К. Два очерка о географии / К. К. Марков. – М.: Мысль, 1978. – 125 с.
143. Марков, К. К. Четвертичный период / К. К. Марков, Г. И. Лазуков, В. А. Николаев. – Т. 1, 2. – М.: Изд-во МГУ, 1965. – 372 с. и 436 с.
144. Марков, К. К. Четвертичный период (антропоген). Т. 3. Материки и океаны / К. К. Марков, А. А. Величко. – М.: Недра, 1967. – 470 с.
145. Марков, К. К. Изучение опорных разрезов четвертичных отложений / К. К. Марков, Л. Г. Зорин // Советская геология. – 1967. – № 1. – С. 148-152.
146. Марков, К. К. Плейстоцен / К. К. Марков, А. А. Величко, Г. И. Лазуков, В. А. Николаев. – М.: Высшая школа, 1968. – 304 с.
147. Маркова, А.К. Динамика ареалов овцебыка и первобытного бизона во вторую половину позднего плейстоцена – голоцена Северной Евразии / А.К. Маркова, А.Ю. Пузаченко, Т. ван Кольфсхотен и др. // Известия РАН. Серия географическая. – 2013. – № 6. – С. 110–121.
148. Матросова, Т. В. Климат и растительность Анадырского плоскогорья за последние 350 тыс. лет: палинологическая характеристика осадков озера Эльгыгытгын: дис. ... канд. геогр. наук / Т. В. Матросова. – Магадан, 2009. – 197 с.
149. Матис, Э. Г. Насекомые Азиатской Берингии (принципы и опыт эколого-геосистемного изучения) / Э. Г. Матис. – М.: Наука, 1986. – 310 с.
150. Мащенко, Е. Н. Особенности детёныша мамонта (*Mammuthus primigenius*) с реки Хрома (Якутия) / Е. Н. Мащенко, А. В. Протопопов, В. В. Плотников, И. С. Павлов // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91. – № 9. – С. 1124–1140.
151. Мащенко, Е. Н. Морфология и адаптации шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) / Е. Н. Мащенко, Г. Г. Боескорев // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы междунар. совещания (1–5 февраля 2016 г.). – Москва, 2016. – С. 259.
152. Методы палеогеографических реконструкций: методическое пособие / Под ред. П. А. Каплина, Т. А. Яниной. – М.: Географический факультет МГУ, 2010. – 430 с.
153. Михалёв, Д. В. I-кислородный состав текстуробразующего льда (на примере Колымской низменности и северного Приенисейского края: дис. ... канд. геогр. наук / Д. В. Михалёв. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 242 с.
154. Михалёв, Д. В. Исследования ключевых разрезов многолетнемёрзлых пород в низовьях реки Малый Анюй: предварительные результаты / Д. В. Михалёв, В. И. Николаев, Ф.

А. Романенко и др. // Стабильные изотопы в палеоэкологических исследованиях. – 2006. – С. 100–124.

155. Мишустин, Е. Н. Термофильные микроорганизмы в природе и практике / Е. Н. Мишустин. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – 383 с.

156. Начала четвертичной геологии: учебное пособие / В. И. Астахов. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2008. – 224 с.

157. Никитин, П. А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области / П. А. Никитин. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – 206 с.

158. Никитин, В. П. Палеокарпологический метод (руководство по методике изучения ископаемых семян и плодов) / В. П. Никитин. – Томск: Изд-во ТГУ, 1969. – 82 с.

159. Николаев, В. И. Реконструкция формирования многолетних отложений Северо-Востока России на основе изотопных исследований опорных разрезов Колымской низменности / В. И. Николаев, Д. В. Михалев, Ф. А. Романенко, М. Брилли // Лёд и Снег. – 2010. – № 4 (112). – 79–90.

160. Никольский, П. А. Мумия анюйского бизона: обстоятельства находки и предварительные результаты изучения / П. А. Никольский, Ф. К. Шидловский // VIII всероссийское совещание по изучению четвертичного периода "Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований" (Ростов-на-Дону, 10–15 июня 2013 г.): тезисы докладов. – 2014. – С. 476–477.

161. Новлянская, М. Г. Даниил Готлиб Мессершмидт и его работы по исследованию Сибири / М. Г. Новлянская. – Л.: Наука, 1970. – 194 с.

162. Палеогеографические методы исследований. Реконструкция палеогеографических событий и этапов: учебное пособие / Под ред. И. А. Каревской, А. В. Панина. – М.: Изд-во МГУ, 2012. – 200 с.

163. Паничев А. М. Зверовые солонцы Сихотэ-Алиня: биолого-геологический аспект / А. М. Паничев. – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1987. – 204 с.

164. Паничев, А. М. Литофагия в мире животных и человека / А. М. Паничев. – М.: Наука, 1990. – 224 с.

165. Панова, Н. К. Ископаемый помёт полевок как источник палеоэкологической информации / Н. К. Панова, Н. Г. Смирнов, Г. В. Быкова // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. – 1988. – С. 65–80.

166. Пидопличко И. Г. К истории изучения мамонта и начала отечественной палеонтологии / И. Г. Пидопличко // Природная обстановка и фауны прошлого. – 1974. – Киев: Наукова Думка. – Вып. 8. – С. 3–10.

167. Плахт, И.Р. Стратиграфия и генезис кайнозойских отложений восточного побережья моря Лаптевых / И.Р. Плахт // Исследования прибрежных равнин шельфа Арктических морей. – М.: Изд-во Московского университета. – 1979. – С. 47–60.
168. Плетянова, И. В. Особенности сохранности мягких тканей и костных структур в условиях длительного захоронения в высокоширотной криолитозоне (побережье Карского моря, остров Белый) / И. В. Плетянова // Судебно-медицинская экспертиза. – 2016. – № 4. – С. 31–35.
169. Позднечетвертичная растительность и климат Сибири и Дальнего Востока (палинологическая и радиоуглеродная база данных) / Под ред. П. М. Андерсон, А. В. Ложкина. – Магадан: Северо-Восточный научный центр ДВО РАН, 2002. – 369 с.
170. Попов, Ю. Н. Находки ископаемых трупов млекопитающих в мёрзлых слоях плейстоцена северо-восточной Сибири / Ю. Н. Попов // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. – 1948. – № 13. – С. 74–81.
171. Попов, А. И. Таймырский мамонт и проблема сохранения остатков мамонтовой фауны в четвертичных отложениях Сибири / А. И. Попов // Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири. – М.: Изд-во МГУ, 1959. – С. 259–275.
172. Региональная геокриология. Приморско-Новосибирский район: учебное пособие / А. А. Архангелов, В. Н. Конищев, Г. Э. Розенбаум. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – С. 128–151.
173. Решения Межведомственного стратиграфического совещания по четвертичной системе Востока СССР (Магадан, 1982 г.). Унифицированная региональная стратиграфическая схема четвертичных отложений Яно-Колымской низменности и её горного обрамления (схема I). – 1987. – С. 29–69.
174. Руководство по изучению новейших отложений. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 238 с.
175. Русанов, Б. С. Ископаемые бизоны Якутии / Б. С. Русанов. – Якутск: Якутский книжный дом, 1975. – 144 с.
176. Савинецкий, А. Б. Пыльцевые спектры экскрементов пищух / А. Б. Савинецкий, В. Т. Соколовская // Проблемы изучения истории современных биогеоценозов. – М.: АН СССР, 1984. – 24–28 с.
177. Свиточ, А. А. Палеогеография: учебник для студентов Вузов / А. А. Свиточ, О. Г. Сорохтин, С. А. Ушаков. – М.: Академия, 2004. – 448 с.
178. Секретарёва, Н. А. Сосудистые растения российской Арктики и прилегающих территорий / Н. А. Секретарёва. – М.: КМК, 2004. – 131 с.
179. Сердюк, Н. В. Обзор известных паразитов шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) / Н. В. Сердюк, Е. Н. Мащенко // Труды Зоологического института РАН. – 2018. – Т. 322. – № 3. – С. 306–314.

180. Сладков, А. Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ / А. Н. Сладков. – М.: Наука, 1967. – 270 с.
181. Слободин, С. Б. К вопросу о топониме «Берингия» и роли Петра Петровича Сушкина в распространении этого термина / С. Б. Слободин // Вестник ДВО РАН. – 2016. – № 1. – 90–98.
182. Смирнов, Н. Г. Физико-химические характеристики ископаемых костных остатков млекопитающих и проблема оценки их относительного возраста. Ч. 1. Термический и масс-спектрометрический элементный анализ / Н. Г. Смирнов, С. Л. Вотяков, Н. О. Садыкова и др. – Екатеринбург: «Гощицкий», 2009. – 118 с.
183. Спасская, Н. Н. Морфометрическое исследование черепа позднеплейстоценовой мумии билибинской лошади с западной Чукотки / Н. Н. Спасская, Т. В. Кузнецова, А. В. Шер // Палеонтологический журнал. – 2012. – № 1. – С. 89–101.
184. Сперанская, Н. Ю. Фитолиты некоторых видов злаков алтайского края разных экологических групп и жизненных форм / Н. Ю. Сперанская, М. Ю. Соломонова, Е. Ю. Харитоновна // ДОСиГИК. – 2016. – Т. 7. – № 1 (13). – С. 155–162.
185. Степанова, В. В. Иерархическое и половое поведение лесных бизонов (*Bison bison athabasca* Rhoads, 1898) в условиях неволи / В. В. Степанова // Аграрный вестник Урала. – 2018. – № 4. – С. 37–41.
186. Судебно-медицинское значение исследования зубов человека методом инфракрасной спектrophотометрии: учебное пособие / В. С. Михайлов, М. А. Сапожников, Л. Л. Шафранский. – Алма-Ата: Изд-во алма-атинского гос. мед. института, 1987. – 87 с.
187. Суходровский, В. Л. О генезисе ледового комплекса и аласного рельефа / В. Л. Суходровский // Криосфера Земли. – 2002. – Т. 17. – № 1. – С. 56–61.
188. Сушкин, П. П. Зоогеографические районы Средней Сибири и ближайших частей горной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии / П. П. Сушкин // Вестник МОИП, кафедра биологии. – 1925. – Т. 34. – С. 7–86.
189. Татищев, В. Н. (1730). Сказание о звере мамонте, о котором обыватели сибирские сказуют якобы живёт под землёю, с их о том доказательствами и других о том различные мнения / В. Н. Татищев // Природная обстановка и фауны прошлого. – 1974. – С. 11–28.
190. Таубкин, И. С. Микробиологическое самовоспламенение как причина пожара: руководство для следователей и судебных экспертов / И. С. Таубкин // Теория и практика судебной медицины. – 2016. – № 4 (44). – С. 73–85.
191. Тимофеева, Е. К. Лось / Е. К. Тимофеева. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 168 с.
192. Тихомиров, Б. А. Происхождение, развитие и пути преобразования растительного покрова тундровой зоны СССР / Б. А. Тихомиров // Вопросы ботаники. – 1954. – Т. 1. – С. 331–345.

193. Тихомиров, В. В. Первые полтора столетия русской палеонтологии (1720–1870) / Б. А. Тихомиров // Труды XVI сессии Всесоюзн. палеонтол. общества. – 1977. – С. 15–23.
194. Тихонов, А. Н. Мамонт / А. Н. Тихонов. – М. – СПб: КМК, 2005. – 89 с.
195. Тихонов, А. Н. Мамонтёнок с Ямала / А. Н. Тихонов, В. М. Храбрый // Природа. – 1989. – № 6. – С. 46–47.
196. Томмэ, М. Ф. Корма СССР: состав и питательность / М. Ф. Томмэ. – М.: Колос, 1964. – 448 с.
197. Томская, А. И. Кормовая база мамонта в позднем плейстоцене Якутии / А. И. Томская. – Якутск: Институт прикладной экологии Севера, 2000. – 59 с.
198. Тугаринов, А. Я. О происхождении арктической фауны / А. Я. Тугаринов // Природа. – 1929. – № 7–8. – С. 653–680.
199. Украинцева, В. В. Растительность и климат эпохи мамонта / В. В. Украинцева // Труды гос. биосферного заповедника «Таймырский». – Вып. 4. – Красноярск: МПР РФ, 2002. – 192 с.
200. Унифицированная региональная стратиграфическая схема четвертичных отложений Средней Сибири (Таймыр, Сибирская платформа). Объяснительная Записка / Под ред. В. С. Волковой, Б. А. Борисова, В. А. Камалетдинова. – Новосибирск: СНИИГГиМС, 2010. – 90 с.
201. Урбанас, Е. В. Зубы мамонта из позднепалеолитической стоянки села Костёнки Воронежской области / Е. В. Урбанас // Труды Зоологического Института АН СССР. – 1980. – Т. 93. – С. 81–90.
202. Фёдоров, С. Е. История исследований млекопитающих четвертичного периода в Якутии (XVIII – XX вв.): дис. ... канд. биол. наук / С. Е. Фёдоров. – Якутск, 2017. – 245 с.
203. Физическая география СССР. Азиатская часть: учебник для студентов географических факультетов университетов / Н. А. Гвоздецкий, Н. И. Михайлов. – М.: Мысль, 1978. – 572 с.
204. Филонов, К. П. Лось / К. П. Филонов. – М.: Лесная промышленность, 1983. – 246 с.
205. Фишер, Э. Л. Поздний плейстоцен Северо-Сибирской низменности / Э. Л. Фишер, Б. Н. Леонов, М. В. Никольская и др. // Известия АН СССР. Серия Геогр. – 1990. – № 6. – С. 109–118.
206. Флёров, К. К. Бизоны северо-восточной Сибири. Мамонтовая фауна и среда её обитания в антропогене СССР / К. К. Флёров // Труды Зоологического института АН СССР, 1977. – № 73. – С. 39–56.
207. Флора и растительность Магаданской области (конспект сосудистых растений и очерк растительности). – Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2010. – 364 с.

208. Флора Сибири. Т. 1. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae / Л. И. Кашина, И. М. Красноборов, Д. Н. Шауло и др. – Новосибирск: Наука, СО, 1988. – 200 с.
209. Флора Сибири. Т. 5: Salicaceae – Amaranthaceae / М. Н. Ломоносова, Н. М. Большаков, И. М. Красноборов и др. – Новосибирск: Наука, СО, 1992. – 312 с.
210. Форонова, И. В. Новый подход к изучению ископаемых слонов линии *Archidiskodon–Mammuthus* в Северной Евразии / И. В. Форонова, А. Н. Зудин // Биостратиграфия и палеоклиматы в плейстоцене Сибири. – Новосибирск: Наука, СО, 1986. – С. 6–31.
211. Химические вещества из угля / Под ред. И. В. Калечица. – М.: Химия, 1980. – 616 с.
212. Хотинский, Н. А. Голоцен Северной Евразии: Опыт трансконтин. корреляции этапов развития растительности и климата (К X Конгрессу YNAUA: Великобритания, 1977) / Н.А. Хотинский. – Москва: Наука, 1977. – 199 с.
213. Цалкин, В. И. Изменчивость метаподий и ее значение в изучении крупного рогатого скота / В. И. Цалкин // Бюлл. МОИП, отдел Биологический. – 1960. – № 65. – С. 100–126.
214. Цалкин, В. И., 1961. Изменчивость метаподий у овец / В. И. Цалкин // Бюлл. МОИП, отдел Биологический. – 1961. – № 66. – С. 115–132.
215. Чернова, О. Ф. Новые данные о морфологии рога шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799) / О. Ф. Чернова, И. В. Кириллова // Труды Зоологического института РАН. – 2010. – Т. 314. – № 3. – С. 333–342.
216. Чернова, О. Ф. Микроструктура волос позднечетвертичного бизона с территории северо-востока России / О. Ф. Чернова, И. В. Кириллова // Труды Зоологического института РАН. – 2013. – Т. 317. – № 2. – С. 202–216.
217. Чернова О. Ф. Идентификация волос шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* и шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* методом сканирующей электронной микроскопии / О. Ф. Чернова, И. В. Кириллова, Г.Г. Боескоров, Ф. К. Шидловский // Доклады РАН. – 2015. – Т. 463. – № 3. – С. 368–373.
218. Чернова, О. Ф. Первое описание шерсти двух детёнышей ископаемого пещерного льва *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810), найденных в Якутии в 2017 и 2018 гг. / О. Ф. Чернова, А. В. Протопопов, Г. Г. Боескоров и др. // Доклады РАН. – 2020. – Т. 492. – С. 260–266.
219. Чернух, А. М. Воспаление (Очерки патологии и экспериментальной терапии) / А. М. Чернух. – Москва: Медицина, 1979. – 448 с.
220. Черский, И. Д. Описание коллекций послетретичных млекопитающих животных, собранных Ново-Сибирской экспедицией 1885–86 г. / И. Д. Черский. "Записки Академии наук", т. LXV, прил. № 1. – СПб: типография Имп. Акад. наук, 1891. – № 7. – 706 с.

221. Черский, И. Д. Предварительный отчёт об исследованиях в области рек Колымы, Индигирки и Яны / И.Д. Черский. – С-Пб: типография Акад. наук, 1893. – 35 с.
222. Чирвинский, Н. П. Развитие костяка у овец при нормальных условиях, при недостаточном питании и после кастрации самцов в раннем возрасте / Н. П. Чирвинский. – Киев: типография С.В. Кульженко, 1909. – 304 с.
223. Шайхиев, И. Г. Изучение отходов переработки шерсти в качестве сорбентов нефтепродуктов / И. Г. Шайхиев, Р. Х. Низамов, А. И. Шмыков // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе, 2008. – № 3. – С. 9–12.
224. Шамурин, В. Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии / В. Ф. Шамурин // Приспособление растений Арктики к условиям среды. – М.-Л.: Наука, 1966. – Вып. 8. – С. 5–125.
225. Шаповалов, А. В. К истории палеонтологической литературы в России / А. В. Шаповалов, Е. М. Тесакова // Труды Гос. Дарвиновского музея. – 2007. – № 10. – С. 112–131.
226. Шатилович, А. В. Фауна и морфология гетеротрофных жгутиконосцев и солнечников позднеплейстоценовых ископаемых нор сусликов (Колымская низменность) / А. В. Шатилович, А. П. Мыльников, Д. В. Ступин // Зоологический журнал. – 2010. – Вып. 89. – № 4. – С. 387–397.
227. Шер, А. В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки / А. В. Шер. – М.: Наука, 1971. – 310 с.
228. Шер, А.В. Роль Берингийской суши в формировании фауны млекопитающих Голарктики в позднем кайнозое / А. В. Шер // Берингия в кайнозое. Материалы Всесоюзного симпозиума «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое» (Хабаровск, 10–15 мая 1973 г.). – С. 227–241.
229. Шер, А. В. К обоснованию возраста рыхлых отложений среднего течения р. Алазеи (Колымская низменность) / А. В. Шер // Доклады АН СССР. – 1981. – Т. 258. – С. 179–182.
230. Шер, А. В. Возраст четвертичных отложений Яно-Колымской низменности и её горного обрамления / А. В. Шер // Доклады АН СССР. – 1984. – Т. 278. – № 3. – С. 708–713.
231. Шер, А. В. Новые данные по морфологии коренных зубов слонов / А. В. Шер, В. Е. Гарутт // Доклады Академии наук СССР. – 1985а. – Т. 285. – № 1. – С. 221–225.
232. Шер, А. В. О методике определения генераций коренных зубов вымерших слонов / А. В. Шер, В. Е. Гарутт // Труды Зоологического института АН СССР. – 1985б. – Т. 131. – С. 93–103.
233. Шило, Н. А. Киргилыхский мамонт / Н. А. Шило, А. В. Ложкин, Э. Э. Титов, Ю. В. Шумилов. – М.: Наука, 1983. – 214 с.

234. Шмелёв, Д. Г. Содержание углерода в мёрзлых отложениях северо-востока Якутии / Д. Г. Шмелёв, Г. Н. Краев, А.А. Веремеева, Е. М. Ривкина // Криосфера Земли. – 2013. – Т. XVII. – № 3. – С. 50–59.
235. Шпанский, А. В. Новые находки носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) в Томском Приобье / А. В. Шпанский // Геосферные исследования. – 2016. – № 1. – С. 24–39.
236. Шпанский, А. В. Вопросы палеозоогеографии носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) / А. В. Шпанский // Геосферные исследования. – 2017. – № 3. – С. 73–89.
237. Шпанский, А. В. Самая северная находка носорога Мерка *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger) и таксономический статус *Coelodonta jacuticus rusanov* (Mammalia, Rhinocerotidae) А. В. Шпанский, Г. Г. Боескоров // Палеонтологический журнал. – 2018. – Т. 4. – С. 92–110.
238. Юрибейский мамонт // Под ред. В. Е. Соколова. – М: Наука, 1982. – 160 с.
239. Юрцев, Б. А. Ботанико-географические исследования на Западной и Центральной Чукотке в 1964-1966 гг. / Б. А. Юрцев // Ботанич. журнал. – 1967. – Т. 52. – № 7. – С. 482–496.
240. Юрцев, Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры / Б. А. Юрцев // Ботанический журнал. – 1973. – Т. 58. – № 7. – С. 945–980.
241. Юрцев, Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии / Б. А. Юрцев. – Л.: Изд-во АН СССР, 1974. – 160 с.
242. Юрцев, Б. А. Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез // Берингия в кайнозое. Материалы Всесоюзного симпозиума «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое» (Хабаровск, 10-15 мая 1973 г.). – С. 202–212.
243. Юрцев, Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии (проблема реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии / Б. А. Юрцев. – Новосибирск: Наука, 1981. – 168 с.
244. Яценко-Хмелевский, А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины / А. А. Яценко-Хмелевский. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 338 с.
245. Anderson, P. M. The Stage 3 interstadial complex (Karginiskii/middle Wisconsinan interval) of Beringia: variations in paleoenvironments and implications for paleoclimatic interpretations / P. M. Anderson, A. V. Lozhkin // Quaternary Science Reviews. – 2001. – Vol. 20. – P. 93–125.

246. Andreev, A. A. Vegetation and climate history in the Laptev Sea region (Arctic Siberia) during Late Quaternary inferred from pollen records / A. A. Andreev, L. Schirmermeister, P. E. Tarasov et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2011. – Vol. 30. – P. 2182–2199.
247. Argant, A. Etude de L'exemplaire de *Panthera spelaea* (GOLDFUSS, 1810) (Mammalia, Carnivora, Felidae) du gisement Pleistocene moyen recent de la grotte d'Azé (Soane et Loire) / A. Argant // *Révue de Paléobiologie*. – 1988. – Vol. 7. – P. 449–466.
248. Argant, A. Carnivores quaternaires de Bourgogne / A. Argant // *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*. – 1991. – Vol. 115. – P. 1–301.
249. Arppe, L. Thriving or surviving? The isotopic record of the Wrangel Island woolly mammoth population / L. Arppe, J. A. Karhu, S. Vartanyan et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2019. – Vol. 222. – P. 57–76.
250. Atlas of paleoclimates and paleoenvironments of the Northern Hemisphere: Late Pleistocene – Holocene // Compl. by Commission on Paleogeographic Atlas of the Quaternary et al. / Eds.: B. Frenzel et al. – Budapest, Stuttgart: Geographical Research Institute, 1992. – 153 p.
251. Barnett, R. Using ancient DNA techniques to identify the origin of unprovenanced museum specimens, as illustrated by the identification of a 19th century lion from Amsterdam / R. Barnett, N. Yamaguchi, B. Shapiro, V. Nijman // *Contributions to Zoology*. – 2007. – Vol. 76 (2). – P. 87–94.
252. Barnett, R. Ancient DNA analysis indicates the first English lions originated from North Africa / R. Barnett, N. Yamaguchi, B. Shapiro, R. Sabin // *Contributions to Zoology*, 2008. – Vol. 77 (1). – P. 7–16.
253. Bedord, J. N. Morphological variation in *Bison* metacarpals and metatarsals / J. N. Bedord // *The Casper Site: A Hell Gap Bison Kill on the High Plains*. – 1974. – P. 199–240.
254. Bedord, J. N. A technique for sex determination of mature *Bison* metapodials / J. N. Bedord // *Plains Anthropologist*. – 1978. – Vol. 23 (82). – P. 40–43.
255. Bement, L. C. Epiphyseal fusion in *Bison antiquus* / L. C. Bement, S. Basmajian // *Paleoenvironments: Vertebrates*. – 1996. – Vol. 13. – P. 95–96.
256. Benkova, V. E., Schweingruber F. H. Anatomy of Russian woods. An atlas for the identification of trees, shrubs and dwarf shrubs and woody lianas from Russia / V. E. Benkova, F. H. Schweingruber. – Bern: Haupt, 2004. – 456 p.
257. Bennike, O. Palaeoecology of two lake basins from Disko, West Greenland / O. Bennike // *Journal of Quaternary Science*. – 1995. – Vol. 10. – P. 149–155.
258. Berman, D. Invertebrates of the relict steppe ecosystems of Beringia, and the reconstruction of Pleistocene landscapes / D. Berman, A. Alfimov, S. Kuzmina // *Quaternary Science Reviews*. – 2011. – Vol. 30 (17–18). – P. 2200–2219.

259. Bertoldi, M. de. The biology of composting: a review / M. de Bertoldi, G. Valdini, A. Pera // *Waste Management Research*, 1983. – Vol. 1. – P. 157–176.
260. Billia, E. M. E. First records of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Kuznetsk Basin (Kemerovo, Kuzbass area, southeast of western Siberia) / E. M. E. Billia // *Bollettino della Paleontologica Italiana*. – 2007. – Vol. 46. – P. 95–100.
261. Billia, E. M. E. The skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Irkutsk region (southwest eastern Siberia) / E. M. E. Billia // *Quaternary International*. – 2008. – Vol. 179. – P. 20–24.
262. Billia, E. M. E. New *Stephanorhinus kirchbergensis* (Mammalia, Rhinocerotidae) records in Eurasia. Addenda to a previous work / E. M. E. Billia, J. Zervanová // *Gortania. Geologia, Paleontologia, Paleontologia*. – 2015. – Vol. 36. – P. 55–68.
263. Bisi-Johnson M. A. Microbiological and health related perspectives of geophagia: an overview / M. A. Bisi-Johnson, C. L. Obi, G. E. Ekosse // *African Journal of Biotechnology*. – 2010. – Vol. 9 (19). – P. 5784–5791.
264. Bocherens, H. Stable isotopes (^{13}C , ^{15}N) and paleodiet of the giant short-faced bear (*Arctodus simus*) / H. Bocherens, S. D. Emslie, D. Billiou, A. Mariotti // *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. – 1995. – Vol. 320. – P. 779–784.
265. Bocherens, H. Stable isotope abundances (^{13}C , ^{15}N) in collagen and soft tissues from Pleistocene mammals from Yakutia. Implications for the paleo- biology of the mammoth steppe / H. Bocherens, G. Pacaud, P. Lazarev, A. Mariotti // *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*. – 1996. – Vol. 126. – P. 31–44.
266. Bocherens, H. Trophic Level Isotopic Enrichment of Carbon and Nitrogen in Bone Collagen: Case Studies from Recent and Ancient Terrestrial Ecosystems / H. Bocherens, D. G. Drucker // *International Journal of Osteoarchaeology*. – 2003. – Vol. 13 (1–2). – P. 46–53.
267. Bocherens, H. et al. Isotopic evidence for dietary ecology of cave lion (*Panthera spelaea*) in North-Western Europe: Prey choice, competition and implications for extinction / H. Bocherens, D. G. Drucker, D. Bonjean et al. // *Quaternary International*. – 2011. – Vol. 245. – P. 249–261.
268. Bocherens, H. Reconstruction of the Gravettian foodweb at Predmostí I using multi-isotopic tracking (^{13}C , ^{15}N , ^{34}S) of bone collagen / H. Bocherens, D. G. Drucker, M. Germonpre et al. // *Quaternary International*. – 2015. – Vol. 359-360. – P. 211–228.
269. Boeskorov, G. G. Woolly rhino discovery in the lower Kolyma River / G. G. Boeskorov, P. A. Lazarev, A. V. Sher et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2011. – Vol. 30. – P. 2262–2272.
270. Boeskorov, G. G. New Findings of Unique Preserved Fossil Mammals in the Permafrost of Yakutia / G. G. Boeskorov, A. V. Protopopov, E. N. Mashchenko et al. // *Doklady Biological Sciences*. – 2013. – Vol. 452. – P. 291–295.

271. Boeskorov, G. G. Preliminary analyses of the frozen mummies of mammoth (*Mammuthus primigenius*), bison (*Bison priscus*) and horse (*Equus* sp.) from the Yana-Indigirka Lowland, Yakutia, Russia / G. G. Boeskorov, O. R. Potapova, E. N. Mashchenko et al. // Integrative Zoology. – 2014. – Vol. 9. – P. 471–480.
272. Boeskorov, G. G. The Preliminary Analysis of Cave Lion Cubs *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810) from the Permafrost of Siberia / G. G. Boeskorov, V. V. Plotnikov, A. V. Protopopov et al. // Quaternary. – 2021. – Vol. 4 (24). <https://doi.org/10.3390/quat4030024>
273. Brandt, J. F. Die *Rhinocerotis antiquitatis*, seu tichorhini, seu Pallasii structura externa et osteologica observationes, e reliquiis, quae in museis Petropolitanis servantur erutae. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg, Sixième série: Sciences naturelles / J. F. Brandt. – 1849. – Vol. 5. – P. 161–416.
274. Brendonck, L. Global diversity of large branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in freshwater / L. Brendonck, D. C. Rogers, J. Olesen et al. // Hydrobiologia. – 2008. – Vol. 595. – P. 167–176.
275. Bronk Ramsey, C. Improvement to the pretreatment of bone at Oxford / C. Bronk Ramsey, T. Higham, A. Bowles, R. Hedges // Radiocarbon. – 2004. – Vol. 46. – No 1. – P. 155–163.
276. Brooks, J. L. The systematics of North American Daphnia / J. L. Brooks // Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. – 1957. – Vol. 13. – V. 1–180.
277. Brothwell, D. Abnormal sheep metatarsals: A problem in etiology and historical geography. Diet and Health in Past Animal Populations / D. Brothwell, K. Dobney, D. Jaques // Current Research and Future Directions. – 2005. – P. 75–79.
278. Brown, T. A. Improved collagen extraction by modified Longin method / T. A. Brown, D. E. Nelson, J. S. Vogel, J. R. Southon // Radiocarbon. – 1988. – Vol. 30. – P. 171–177.
279. Carnelly, A. L. Phytolith types and type-frequencies in subalpine–alpine plant species of the European Alps / A. L. Carnelly, J.-P. Theurillat, M. Madella // Review of Palaeobotany and Palynology. – 2004. – Vol. 129. – P. 39–65.
280. Chen, X. Formation of Char-Like, Fused-Ring Aromatic Structures from a Nonpyrogenic Pathway during Decomposition of Wheat Straw / X. Chen, X. Ye, W. Chu et al. // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2020. – V. 4. – No 68 (9). – P. 2607–2614.
281. Chernova, O. F. Architectonics of the hairs of the woolly mammoth and woolly rhino / O. F. Chernova, I. V. Kirillova, G. G. Boeskorov et al. // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2015. – Vol. 319 (3). – P. 441–460.
282. Chernova, O. F. 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.

283. Chytrý, M. A modern analogue of the Pleistocene steppe-tundra ecosystem in southern Siberia / M. Chytrý, M. Horsak, J. Danihelka et al. // *Boreas*. – 2019. – Vol. 48. – P. 36–56.

284. Collins, M. J. The survival of organic matter in bone: a review / M. J. Collins, C. M. Nielsen-Marsh, J. Hiller et al. // *Archaeometry*. – 2002. – Vol. 44 (3). – P. 383–394.

285. Cromer, L. Evidence for a lacustrine faunal refuge in the Larsemann Hills, East Antarctic, during the Last Glacial Maximum / L. Cromer, J. A. E. Gibson, K. M. Swadling, D. A. Hodgson // *Journal of Biogeography*. – 2006. – Vol. 33. – P. 1314–1323.

286. Desantis, L. R. G. Dietary behavior of man-eating lions as revealed by dental microwear textures / L. R. G. Desantis, B. D. Patterson // *Scientific Reports*. – 2017. [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.nature.com/scientificreports>.

287. Diedrich, C. G. Upper Pleistocene *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810) remains from the Bilstein Caves (Sauerland Karst) and contribution to the steppe lion taphonomy, palaeobiology and sexual dimorphism / C. G. Diedrich // *Annales de Paléontologie*. – 2009. – No 95. – P. 117–138.

288. Diedrich, C. G. A diseased *Panthera leo spelaea* (Goldfuss 1810) lioness from a forest elephant graveyard in the Late Pleistocene (Eemian) interglacial lake at Neumark-Nord / C. G. Diedrich // *Historical Biology*. – 2011. – Vol. 23. – P. 195–217.

289. Drees, M. Kritische bij de naam Zwarte botten fauna Black bone fauna / M. Drees // *Cranium*. – 1986. – Vol. 3. – P. 103–120.

290. Drees, M. Sexual dimorphism in Pleistocene *Bison priscus* (Mammalia, Bovidae) with a discussion on the position of *Bison schoetensacki* / M. Drees // *Senckenbergianaethaea*. – 2005. – Vol. 85 (1). – P. 153–157.

291. Duffield, L. F. Aging and sexing the post-cranial skeleton of bison / L. F. Duffield // *Plains Anthropologist*. – 1973. – Vol. 18. – P. 132–139.

292. Emiliani, C. Temperature and age analysis of deep-water cores / C. Emiliani // *Science*. – 1957. – Vol. 125. – P. 383–385.

293. Emiliani, C. Paleotemperatures of the Pleistocene / C. Emiliani // *Science*. – 1970. – Vol. 168. – P. 822–825.

294. Evolution of the European Ecosystems during Pleistocene–Holocene transition (24–8 kyr BP) / Eds: A. Markova, Th. van Kolfschoten, A. Yu. Puzachenko. – Moscow: GEOS, 2019. – 279 p.

295. Fisher, D.C. Anatomy, death and preservation of a woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) calf, Yamal Peninsula, northwest Siberia / D.C. Fisher, A.N. Tikhonov, P.A. Kosintsev et al. // *Quaternary International*. – 2012. – Vol. 255. – P. 94–105.

296. Flössner, D. A paedomorphic form type of *Daphnia triquetra* Sars, 1903 (Cladocera, Daphniidae) from Mongolia / D. Flössner // *Hydrobiologia*. – 1987. – Vol. 145. – P. 47–49.
297. Foronova, I. V. Thin-enamel dental specialization in mammoth evolution: an example of direction selection / I. V. Foronova // *Quaternary International*. – 2007. – Vol. 169–170. – P. 95–104.
298. Foronova, I. V. *Mammuthus intermedius* (Proboscidea, Elephantidae) from the late Middle Pleistocene of the southern Western and Central Siberia, Russia: the problem of intermediate elements in the mammoth lineage / I. V. Foronova // *Russian Journal of Theriology*. – 2014. – Vol. 13. – P. 71–82.
299. Foronova, I. V. The structure of the lineage *Archidiskodon–Mammuthus* in Eurasia and peculiarities of its evolution / I. V. Foronova, A. N. Zudin // *Deinsea*. – 1999. – Vol. 9. – P. 103–118.
300. Fortelius, M. *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868) / M. Fortelius, P. Mazza, B. Sala // *Palaeontographia Italica*. – 1993. – Vol. 80. – P. 63–155.
301. Fortin, D. Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles / D. Fortin, J. M. Fryxell, L. O'Brodovich, D. Frandsen // *Oecologia*. – 2003. – Vol. 134. – P. 219–227.
302. Fosse, P. Bone modification by modern wolf (*Canis lupus*): taphonomic study from their natural feeding places / P. Fosse, N. Selva, W. Smietana et al. // *Journal of Taphonomy*. – 2012. – Vol. 10 (3–4). – P. 197–217.
303. Fox, D. Tusk growth increment and stable isotope profiles of late Pleistocene and Holocene *Mammuthus primigenius* from Siberia and Wrangel Island / D. Fox, D. Fisher, S. Vartanyan // *Occasional Papers in Earth Sciences*. – 2003. – No 5. – P. 37–38.
304. Fox, D. L. Paleoclimatic implications of oxygen isotopic variation in late Pleistocene and Holocene tusks of *Mammuthus primigenius* from northern Eurasia / D. L. Fox, D. C. Fisher, S. Vartanyan et al. // *Quaternary International*. – 2007. – Vol. 169–170. – P. 154–165.
305. Fox-Dobbs, K. Pleistocene megafauna from eastern Beringia: paleoecological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and ^{14}C records / K. Fox-Dobbs, J. A. Leonard, P. L. Koch // *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*. – 2008. – Vol. 261. – P. 30–46.
306. Frey, D. G. Remains of animals in Quaternary lake and bog sediments and their interpretation / D. G. Frey // *Ergebnisse der Limnologie*. – 1964. – Vol. 2. – P. 1–114.
307. Fritts, H. C. *Tree Rings and Climate* / H. C. Fritts. – London: Academic Press, 1976. – 567 p.

308. Frolova, L. Subfossil Cladocera from surface sediment in thermokarst lakes in northeastern Siberia, Russia, in relation to limnological and climatic variables / L. Frolova, L. Nazarova, L. Pestryakova, U. Herzschuh // *Journal of Paleolimnology*. – 2014. – Vol. 22. – P.107–119.
309. Gardner, C. L. Habitat assessment of potential wood bison relocation sites in Alaska / C. L. Gardner, M. Berger, M. E. Taras // Alaska Department of Fish and Game. Final Research Technical Report. Project 9.10, Juneau, Alaska, USA. – 2007. – 25 p.
310. Garutt, V. E. Das Mammut. *Mammuthus primigenius* (Blumenbach) / V. E. Garutt. – Wittenberg (Lutherstadt): Ziemsen, 1964. – 140 s.
311. Garutt, V. E. *Mammuthus* Brookes, 1828 (Mammalia, Proboscidea): proposed conservation, and *Elephas primigenius* Blumenbach, 1799 (currently *Mammuthus primigenius*): proposed designation as the type species of *Mammuthus*, and designation of a neotype / V. E. Garutt, A. Gentry, A. M. Lister // *Bulletin of Zoological Nomenclature*. – 1990. – Vol. 47. – P. 38–44.
312. Garutt, N. Neue Angaben über die Hörner des Fellnashorns *Coelodonta antiquitatis* / N. Garutt // *Deinsea*. – 1998. – Vol. 4. – S. 25–39.
313. Genoni, L. Oxygen isotope measurements of mammoth and reindeer skeletal remains: an archive of Late Pleistocene environmental conditions in Eurasian Arctic / L. Genoni, P. Iacumin, V. Nikolaev et al. // *Earth and Planetary Science Letters*. – 1998. – Vol. 160. – P. 587–592.
314. Gibbard, P. L. Quaternary chronostratigraphy: the nomenclature of terrestrial sequences / P. L. Gibbard, R. G. West // *Boreas*. – 2000. – Vol. 29. – P. 329–336.
315. Giles, M. Bog bodies: face to face with the past / M. Giles. – Manchester: Manchester University Press. – 2020. – 328 p.
316. Giterman, R. E., Golubeva L. V. Vegetation of eastern Siberia during the Anthropogene Period / R. E. Giterman, L. V. Golubeva // *The Bering land bridge*. Ed.: D.M. Hopkins. – Stanford University Press. – 1967. – P. 232–244.
317. Goddard, J. Age criteria and vital statistics of a black Rhinoceros population / J. Goddard // *East African Wildlife*. – 1970. – Vol. 8. – P. 105–121.
318. Green, A. J. Recent advances in the study of long-distance dispersal of aquatic invertebrates via birds / A. J. Green, J. Figuerola // *Diversity and Distributions*. – 2005. – Vol. 11. – P. 149–156.
319. Gubin, S. V. Soils and Sediments of the Lacustrine-Alas Depressions in Tundra Zone of the Kolyma Lowland / S. V. Gubin, A. V. Lupachev // *Eurasian Soil Science*. – 2020. – Vol. 53. – No 7. – P. 845–858.
320. Guérin, C. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale; comparaison avec les espèces actuelles / C. Guérin // *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*. – 1980. – Vol. 79. – P. 1–1185.

321. Guthrie, R. D. Mammals of the mammoth steppe as paleoenvironmental indicators / R. D. Guthrie // *Paleoecology of Beringia*. – 1982. – P. 307–327.
322. Guthrie, R. D. Frozen fauna of the mammoth steppe: the story of Blue Babe / R. D. Guthrie. – Chicago and London: The University of Chicago Press, 1990. – 323 p.
323. Haynes, G. Bone modifications and skeletal disturbances by natural agencies: studies in North American: PhD for the Degree Doctor of Philosophy / G. Haynes. – Washington, 1981. – 527 p.
324. Haynes, G. Utilization and skeletal disturbances of North American prey carcasses / G. Haynes // *Arctic*. – 1982. – Vol. 35 (2). – P. 266–281.
325. Haynes, G. Mass deaths and serial predation: comparative taphonomic studies of modern large mammal death sites / G. Haynes // *Journal of Archaeological Science*. – 1988. – Vol. 15. – P. 219–235.
326. Hillman-Smith, A. K. K. Age estimation of the white rhinoceros (*Ceratotherium simum*) / A. K. K. Hillman-Smith, N. Owen-Smith, J. L. Anderson et al. // *Journal of Zoology*. – 1986. – Vol. 210. – P. 355–377.
327. Hitchins, P. M. Age determination of the black rhinoceros (*Diceros bicornis* Linn.) in Zululand / P. M. Hitchins // *South African Journal of Wildlife Research*. – 1978. – Vol. 8. – P. 71–80.
328. Hutton, J. Theory of the Earth; or an Investigation of the Laws observable in the Composition, Dissolution, and Restoration of Land upon the Globe / J. Hutton. // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh Royal Society of Edinburgh*. – 1788. – Vol. 1. – P. 209–304.
329. IAEA/WMO 2018: Global Network of Isotopes in Precipitation. The GNIP Database. [Электронный ресурс]. – URL: Available at: <http://www.iaea.org/water>.
330. Ilyashuk, B. P. Interglacial history of a palaeo-lake and regional environment: a multi-proxy study of a permafrost deposit from Bol'shoy Lyakhovsky Island, Arctic Siberia / B. P. Ilyashuk, A. A. Andreev, A. A. Bobrov et al. // *Journal of Paleolimnology*. – 2006. – Vol. 35. – P. 855–872.
331. Kahlke, R.-D. The origin of Eurasian Mammoth Faunas (*Mammuthus-Coelodonta* Faunal Complex) / R.-D. Kahlke // *Quaternary Science Reviews*. – 2014. – Vol. 96. – P. 32–49.
332. Kahlke, R.-D. Generalism as a subsistence strategy: advantages and limitations of the highly flexible feeding traits of Pleistocene *Stephanorhinus undsheimensis* (Rhinocerotidae, Mammalia) / R.-D. Kahlke, T. M. Kaiser // *Quaternary Science Reviews*. – 2011. – Vol. 30. – P. 2250–2261.
333. Kharlamova A. S. The mummified brain of a pleistocene woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) compared with the brain of the extant African elephant (*Loxodonta africana*) / A. S. Kharlamova, S. V. Saveliev, A. V. Protopopov et al. // *Journal of Comparative Neurology*. – 2015. – Vol. 523. – No 16. – P. 2326–2343.

334. Khodzhaeva, A. K. Quantification of mineralizable pool of organic matter in tundra cryosols of Kolyma Lowland / A. K. Khodzhaeva, A. V. Shatilovich, S. V. Gubin, A. V. Lupachev // *Eurasian Soil Science*. – 2020. – V. 53. – P. 215–222.
335. Kienast, F. Continental climate in the East Siberian Arctic during the last interglacial: Implications from palaeobotanical records / F. Kienast, P. Tarasov, L. Schirrmeister et al. // *Global and Planetary Change*. – 2008. – Vol. 60. – P. 535–562.
336. Kienast, F. Paleontological records indicate the occurrence of open woodlands in a dry inland climate at the present-day Arctic coast in western Beringia during the Last Interglacial / F. Kienast, S. Wetterich, S. Kuzmina et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2011. – Vol. 30. – P. 1234–2159.
337. Kierdorf, U. Healed fracture of the tibia in a bison (*Bison menneri* Sher, 1997) from the late Early Pleistocene site of Untermassfeld (Thuringia, Germany) / U. Kierdorf, R.-D. Kahlke, S. Flohr // *International Journal of Palaeopathology*. – 2012. – Vol. 2. – P. 19–24.
338. Kirillova, I. Master and visitors of the cave Ostantsevaya (Sakhalin Island, Russian Far East) / I. Kirillova, N. Zelenkov, A. Tesakov // *Slovenský Kras Acta Carsologica Slovaca*. – 2009. – Vol. 47. – P. 57–66.
339. 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.
340. Kirillova, I. V. Horse remains from the Gnezdovo archaeological complex, Smolensk Region Russia / I. V. Kirillova, N. N. Spasskaya // *Russian journal of Theriology*. – 2015a. – Vol. 14 (1). – P. 85–104.
341. Kirillova, I. V. On the discovery of a cave lion from the Malyi Anyui River (Chukotka, Russia) / I. V. Kirillova, A. V. Tiunov, V. A. Levchenko et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2015b. – Vol. 117. – P. 135–151.
342. Kirillova, I. V. An ancient bison from the mouth of the Rauchua River (Chukotka, Russia) / I. V. Kirillova, O. G. Zanina, O. F. Chernova et al. // *Quaternary Research*. – 2015c. – Vol. 84. – P. 232–245.
343. 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.
344. Kirillova, I. V. The first finding of a rhinoceros of the genus *Stephanorhinus* in Arctic Asia / I. V. Kirillova, O. F. Chernova, V. V. Kukarskikh et al. // *Doklady Biological Sciences*. – 2016b. – Vol. 471. – P. 300–303.

345. 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*. – 2016c. – Vol. 45. – No. 3. – P. 455–469.
346. 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.
347. Kirillova, I. V. The metapodials of ancient bison (*Bison priscus* Boj.) of North-Eastern Russia: “stress markers”, sex and withers height / I. V. Kirillova, F. K. Shidlovskiy, A. V. Zinoviev // *Integrative Zoology*. – 2019. – Vol. 14 (3). – P. 270–279.
348. 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*. – 2020. – Vol. 49. – P. 269–285.
349. 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>. ISSN 0300-9483.
350. Knecht, R. J. *Surculichnus bifurcauda* n. igen., n. isp., a trace fossil from Late Pleistocene glaciolacustrine varves of the Connecticut River Valley, USA, attributed to notostracan crustaceans based on neoichnological experimentation / R. J. Knecht, J. S. Benner, D. C. Rogers, J. C. Ridge // *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*. – 2009. – Vol. 272. – P. 232–239.
351. Koch, W. The age order of epiphyseal union in the European Bison (*Bos bonasus* L.) / W. Koch // *The Anatomical Record*. – 1935. – Vol. 61. – P. 371–376.
352. Konhauser, K. Bacterial biomineralization / K. Konhauser, R. Riding // *Fundamentals of Geobiology*, 1st Edition. Hoboken, New Jersey: Wiley-Blackwell, 2012. – P. 105–130.
353. Kosintsev, P. A. Environmental reconstruction inferred from the intestinal contents of the Yamal baby mammoth Lyuba (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) / P. A. Kosintsev, E. G. Lapteva, S. S. Trofimova et al. // *Quaternary International*. – 2011. – Vol. 255. – P. 231–238.
354. Kosintsev, P. A. Living environments and diet of the Mongochen mammoth, Gydan Peninsula, Russia / P. A. Kosintsev, E. G. Lapteva, O. M. Korona, O. G. Zanina // *Quaternary International*. – 2012. – Vol. 276–277. – P. 253–268.
355. Kosintsev, P. Evolution and extinction of the giant rhinoceros *Elasmotherium sibiricum* sheds light on late Quaternary megafaunal extinctions / P. Kosintsev, K. J. Mitchell, T. Devièse et al. // *Nature Ecology, Evolution*. – 2019. – Vol. 3. – No 1. – P. 31–38.
356. Kosintsev, P. A. The First Find of Merck’s Rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae, *Stephanorhinus kirchbergensis* Jager, 1839) remains in the Russian Far East / P. A.

Kosintsev, S. V. Zykov, M. P. Tiunov et al. // *Doklady Biological Sciences*. – 2020. – Vol. 491. – P. 47–49.

357. Koudelka, F. Das Verhältnis der Ossa longa zur Skelethöhe bei Säugetieren. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereines in Brünn* / F. Koudelka. – 1885. – Vol. 24. – P. 127–153.

358. Kubiak, H. Über die Bedeutung der Kadaver des Wollhaarnashorns von Starunia / H. Kubiak // *Berichte der Deutschen Gesellschaft für Geologische Wissenschaften. Reihe A, Geologie und Paläontologie*. – 1969. – Vol. 14. – S. 345–347.

359. Kumke T. Limnological characteristics of lakes in the lowlands of Central Yakutia, Russia / T. Kumke, M. Ksenofontova, L. Pestryakova et al. // *Journal of Limnology*. – 2007. – Vol. 66. – P. 40–53.

360. Labe, B. Rehabilitation de *Mammuthus intermedius* (Jourdan, 1861), un mammoth (Mammalia, Elephantidae) du Pleistocene moyen recent d'Europe / B. Labe, C. Guerin // *Comptes Rendus Palevol*. – 2005. – Vol. 4. – P. 235–242.

361. Lacombat, F. Morphological and biometrical differentiation of the teeth from Pleistocene species of *Stephanorhinus* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) in Mediterranean Europe and the Massif Central, France / F. Lacombat // *Palaeontographica*. – 2006. – Vol. 274. – P. 71–111.

362. Larter, N. C. Diet and habitat selection of wood bison in relation to seasonal change in forage quantity and quality / N. C. Larter, C. C. Gates // *Canadian Journal of Zoology*. – 1991. – Vol. 2677. – P. 69–85.

363. Larter, N. C. Home-range size of wood bison: effects of age, sex, and forage availability / N. C. Larter, C. C. Gates // *Journal of Mammalogy*. – 1994. – Vol. 75. – P. 142–149.

364. Late Quaternary Vegetation and Climates of Siberia and the Russian Far East (Palynological and Radiocarbon Database) / Eds.: P. M. Anderson, A. V. Lozhkin. North-eastern Scientific Center of the Far East Branch RAS. – Magadan, 2002. – 369 p.

365. Leshchinskiy, S. V. Paleoecological investigation of mammoth remains from the Kraków Spadzista Street (B) site / S. V. Leshchinskiy // *Quaternary International*. – 2012. – Vol. 276–277. – P. 155–169.

366. Leshchinskiy, S. V. Strong evidence for dietary mineral imbalance as the cause of osteodystrophy in Late Glacial woolly mammoths at the Berelyokh site (Northern Yakutia, Russia) / S. V. Leshchinskiy // *Quaternary International*. – 2017. – Vol. 445. – P. 146–170.

367. Lewis, P. J. Sexing *Bison* metapodials using principal component analysis / P. J. Lewis, B. Buchanan, E. Johnson // *Plains Anthropologist*. – 2005. – Vol. 50 (194). – P. 1–14.

368. Lewis, P. J. The evolution of *Bison bison*: a view from the southern plains / P. J. Lewis, B. Buchanan, E. Johnson, S. E. Churchill // *Bulletin of the Texas Archaeological Society*. – 2007. – Vol. 78. – P. 197–204.
369. Lisiecki, L. E. Pliocene-Pleistocene stack of globally distributed benthic stable oxygen isotope records / L. E. Lisiecki, M. E. Raymo // *PANGAEA*. – 2005. <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.704257>
370. Lister, A. M. Mammoth and musk ox ESR-dated to the Early Midlandian at Aghnadarragh, County Antrim, Northern Ireland, and the age of the Fermanagh Stadial / A. M. Lister, G. Grűn // *Geological Journal*. – 2015. – Vol. 50. – P. 306–320.
371. Lister, A. M. Evolution and dispersal of mammoths across the Northern Hemisphere / A. M. Lister, A. V. Sher // *Science*. – 2015. – Vol. 350. – P. 805–809.
372. Lister, A. M. The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia / A. M. Lister, A. V. Sher, H. van Essen, G. Wei // *Quaternary International*. – 2005. – Vol. 126–128. – P. 49–64.
373. Lobachev, Y. V. New findings of *Stephanorhinus kirchbergensis* in Siberia / Lobachev Y. V., Shpansky A. V., Bondarev A. A. et al. // *Palaeontologia Electronica*. – 2021. – Vol. 24 (1):a14. – P. 1–42. <https://doi.org/10.26879/734>
374. Longin, R. New method of collagen extraction for radiocarbon dating / R. Longin // *Nature*. – 1971. – Vol. 230. – P. 241–242.
375. Loose, H. Pleistocene Rhinocerotidae of W. Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and S.E. Asia / H. Loose // *Scripta Geologica*. – 1975. – Vol. 33. – P. 1–59.
376. Lopatina, D. A. Paleobotanical analysis of materials from fossil gopher burrows and upper Pleistocene host deposits, the Kolyma River lower reaches / D. A. Lopatina, O. G. Zanina // *Stratigraphy and Geological Correlation*. – 2006. – No 5. – P. 549–560.
377. Lozhkin, A. V. Forest or no forest: implications of the vegetation record for climatic stability in Western Beringia during Oxygen Isotope Stage 3 / A. V. Lozhkin, P. M. Anderson // *Quaternary Science Reviews*. – 2011. – Vol. 30. – P. 2160–2181.
378. Maglio, V. J. Origin and evolution of the Elephantidae / V. J. Maglio // *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, 1973. – Vol. 63. – 149 pp.
379. Manconi R. Suborder Spongillina subord. nov.: freshwater sponges / R. Manconi, R. Pronzato // *A Guide to the Classification of Sponges*. – New York. Kluwer Academic/Plenum Publishers. – 2002. – Vol. 1. – P. 921–1019.
380. Manning, P. G. Prepas E. E. Pyrite and vivianite intervals in the bottom sediments of mesotrophic Narrow Lake, Alberta, Canada / P. G. Manning, T. P., Murphy // *The Canadian Mineralogist*. – 1991. – Vol. 29. – P. 77–85.

381. Maschenko, E. N. Individual development, biology and evolution of the woolly mammoth *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) / E. N. Maschenko // *Cranium*. – 2002. – V. 19 (1). – 120 p.
382. Maschenko, E. Zaraysk late Palaeolithic site: mammoth assemblages, age profile and morphology / E. Maschenko, S. Lev, N. Burova // 3rd International Mammoth Conference “New direction in mammoth research”. Dawson City, Yukon, Canada (May 24–29). – 2003. – P. 71–73.
383. Maschenko, E. N. The Sevsk woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) site in Russia: Taphonomic, biological and behavioral interpretations / E. N. Maschenko, S. S. Gablina, A. S. Tesakov, A. N. Simakova // *Quaternary International*. – 2006. – Vol. 142 (3). – P. 147–165.
384. Maschenko, E. N. The Zhenya mammoth (*Mammuthus primigenius* (Blum.)): Taphonomy, geology, age, morphology and ancient DNA of a 48,000 year old frozen mummy from western Taimyr, Russia / E. N. Maschenko, O. R. Potapova, A. Vershinina et al. // *Quaternary International*. – 2017. – Vol. 445. – P. 104–134.
385. McDonald, J. N. North American bison: their classification and evolution / J. N. McDonald. – Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 1981. – 316 p.
386. Mol, D. The Yukagir mammoth: brief history, ¹⁴C dates, individual age, gender, size, physical and environmental conditions and storage / D. Mol, J. Shoshani, A. Tikhonov et al. // *Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki*. – 2006. – Special Vol. 98. – P. 299–314.
387. Murton, J. B. Palaeoenvironmental Interpretation of Yedoma Silt (Ice Complex) Deposition as Cold-Climate Loess, Duvanny Yar, Northeast Siberia / J. B. Murton, T. Goslar, M. E. Edwards et al. // *Permafrost and Periglacial Processes*. – 2015. – Vol. 26 (3). – P. 208–288.
388. Naurzbaev, M. M. Variation of summer and annual temperature in the east Taymir and Putoran (Siberia) over the last two millennia inferred from tree-rings / M. M. Naurzbaev, E. A. Vaganov // *Journal of Geophysical Research*. – 2000. – Vol. 105 (D6). – P. 7317–7327.
389. Nemeč, M. Alternative Methods for cellulose reparation for AMS measurement / M. Nemeč, L. Wacker, I. Hajdas, H. Gaggeler // *Radiocarbon*. – 2010. – Vol. 55. – No 2–3. – P. 1358–1370.
390. Nikolskiy, P. Preliminary data from the study of the intact 50 000 YBP frozen mummy of the Anyuy steppe bison (Anyuyu R., Arctic Far East) / P. Nikolskiy, F. Shidlovsky // *Scientific Annals of the School of Geology, Aristotle University of Thessaloniki*. – 2014. – Special Vol. 2. – P. 141.
391. Nowak, J. The second woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis* Blum.) from Starunia, Poland / J. Nowak, E. Panow, J. Tokarski et al. // *Bulletin international de l'Académie polonaise des sciences et des lettres. Classe des sciences mathématiques et naturelles. Série B: sciences naturelles*. – 1930. N° Supplémentaire. – P. 1–47.

392. Pellegrini, M. Comparing bioapatite carbonate pretreatments for isotopic measurements. Impact on carbon and oxygen isotope compositions / M. Pellegrini, C. Snoeck // *Chemical Geology*. – 2016. – Vol. 420. – P. 88–96.
393. Plumb, G. E. Foraging ecology of bison and cattle on a mixed prairie: implications for natural area management / G. E. Plumb, J. L. Dodd // *Ecological Applications*. – 1993. – Vol. 3. – P. 631–643.
394. Polaris Aquatic Survey Dataset. U.S. National Science Foundation Funding (grant numbers 1044610 and 0732944), 2012. [Электронный ресурс]. – URL: www.thepolarisproject.org.
395. Proctor, V. W. Viability of Crustacean eggs recovered from ducks / V. W. Proctor // *Ecology*. – 1964. – Vol. 45 (3). – P. 656–65.
396. Puzachenko, A. Yu. Late Pleistocene chronology and environment of woolly rhinoceros (*Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799)) in Beringia / A. Yu. Puzachenko, V. A. Levchenko, F. Bertuch et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2021. – Vol. 263. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.106994>
397. Puzachenko, A. Yu. Evolution of the European regional large mammals assemblages in the end of the Middle Pleistocene – the first half of the Late Pleistocene (MIS 6 – MIS 4) / A. Yu. Puzachenko, V. V. Titov, P. A. Kosintsev // *Quaternary international*. – 2021. – Vol. 605–606. – P. 155–191.
398. Reimer, P. J. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration Curve (0–55 cal kBP) / P. J. Reimer, R. W. Reimer, W. E. N. Austin et al. // *Radiocarbon*. – 2020. – Vol. 62. – No 4. – P. 725–757.
399. Rivals, F. Resource partitioning and niche separation between mammoths (*Mammuthus rumanus* and *Mammuthus meridionalis*) and gomphotheres (*Anancus arvernensis*) in the Early Pleistocene of Europe / F. Rivals, D. Mol, F. Lacombat et al. // *Quaternary International*. – 2014. – Vol. 379. – P. 164–170.
400. Rivals, F. Investigation of equid paleodiet from Schöningen 13 II-4 through dental wear and isotopic analyses: archaeological implications / F. Rivals, M.-A. Julien, M. Kuitens et al. // *Journal of Human Evolution*. – 2015. – Vol. 89. – P. 129–137.
401. Rogaev, E. I. Complete mitochondrial genome and phylogeny of Pleistocene mammoth *Mammuthus primigenius* / E. I. Rogaev, Y. K. Moliaka, B. A. Malyarchuk et al. // *PLOS Biology*. – 2006. – No 4. – P. 73.
402. Roskocz, T. Morphologie der Wirbelsäule des Wisents, *Bison bonasus* (Linnaeus 1758) / T. Roskocz // *Acta Theriologica*. – 1962. – Vol. 6 (5). – P. 113–164.

403. Rothe, M. The occurrence, identification and environmental relevance of vivianite in waterlogged soils and aquatic sediments / M. Rothe, A. Kleeberg, M. Hupfe // *Earth-Science Reviews*. – 2016. – Vol. 158. – P. 51–64.
404. Sangster, A. G. Some factors in relation to bulliform cell silicification in the grass leaf / A. G. Sangster, D. W. Parry // *Annals of Botany*. – 1969. – Vol. 33. – P. 315–323.
405. Scager, D. J. The Kor, Bot collection revisited, with a biostratigraphic interpretation of the Early Pleistocene Oosterschelde Fauna (Oosterschelde Estuary, the Netherlands) / D. J. Scager, H.-J. Ahrens, F. E. Dieleman et al. // *Deinsea*. – 2017. – Vol. 17. – P. 16–31.
406. Schirrmeister, L. Paleoenvironmental and Paleoclimatic Records from Permafrost Deposits in the Arctic region of Northern Siberia / L. Schirrmeister, C. Siegert, T. Kuznetsova et al. // *Quaternary International*. – 2002. – Vol. 89. – P. 97–118.
407. Schirrmeister, L. Sedimentary characteristics and origin of the Late Pleistocene Ice Complex on north-east Siberian Arctic coastal lowlands and islands – A review / L. Schirrmeister, V. Kunitsky, G. Grosse et al. // *Quaternary International*. – 2011. – Vol. 241. – P. 3–25.
408. Schwertl, M. Reconstruction of the isotopic history of animal diets by hair segmental analysis / M. Schwertl, K. Auerswald, H. Schnyder // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. – 2003. – Vol. 17. – P. 1312–1318.
409. Semenov, V. M. Humification and nonhumification pathways of the organic matter stabilization in soil: a review / V. M. Semenov, A. S. Tulina, N. A. Semenova, L. A. Ivannikova // *Eurasian Soil Science*. – 2013. – Vol. 46 (4). – P. 355–368.
410. Semprebon, G. M. Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? / G. M. Semprebon, I. R. Godfrey, N. Solounias et al. // *Journal of Human Evolution*. – 2004. – Vol. 47. – P. 115–144.
411. Semprebon G. M. Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to recent Antilocapridae (Mammalia: Artiodactyla) / G. M. Semprebon, F. Rivals // *Paleogeography, paleoclimatology, paleoecology*. – 2007. – Vol. 253. – P. 332–347.
412. Sher, A. V. A brief overview of the Late-Cenozoic history of the Western Beringian Lowlands / A. V. Sher // *Terrestrial paleoenvironmental studies in Beringia: Proc. of a Joint Russian-American Workshop, Fairbanks, Alaska*. – 1991. – P. 3–6.
413. Sher, A. Tundra-steppe environment in Arctic Siberia and the evolution of the woolly mammoth / A. Sher, S. Kuzmina, S. Kiselyov, A. Lister // *The Third Intern. Mammoth Conf.: Abstr. (Yukon, Canada, May 24–29, 2003)*. Yukon. – 2003. – P. 136–142.
414. Sher, A. V. New insights into the Weichselian environment and climate of the East Siberian Arctic, derived from fossil insects, plants, and mammals / A. V. Sher, S. A. Kuzmina, T. V. Kuznetsova, L. D. Sulerzhitsky // *Quaternary Science Reviews*. – 2005. – Vol. 24. – P. 533–569.

415. Shidlovskiy, F. K. Horns of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) in the Ice Age Museum collection (Moscow, Russia) / F. K. Shidlovskiy, I. V. Kirillova, J. Wood // *Quaternary International*. – 2012. – Vol. 255. – P. 125–129.
416. Smirnov, N. N. Application fields of investigation of subfossil remains and living freshwater fauna / N. N. Smirnov // *Inland Water Biology*. – 2011. – Vol. 4. – P. 405–407.
417. Solounias, N. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids / N. Solounias, G. Semprebon // *American Museum Novitates*. – 2002. – Vol. 3366. – P. 1–49.
418. Sushkin, P. Outlines of the history of the recent fauna of palaeartic Asia / P. Sushkin // *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* – 1925. – Vol. 11. – P. 299–302.
419. Taylor, L. A. Tooth wear in captive rhinoceroses (*Diceros*, *Rhinoceros*, *Ceratotherium*: Perissodactyla) differs from that of free-ranging conspecifics / L. A. Taylor, D. W. H. Müller, Ch. Schwitzer et al. // *Contributions to Zoology*. – 2014. – Vol. 83 (2). – P. 107–117.
420. Thomas, R. The role of age, sex and body weight in the formation of ‘buttresses’ on sheep metatarsals / R. Thomas, J. M. Grimm // *International Journal of Palaeopathology*. – 2011. – Vol. 1. – P. 121–125.
421. Titov, V. V. The skeleton of mammoth *Mammuthus trogontherii* cf. *chosaricus* Dubrovo, 1966 from terminal Middle Pleistocene of the Lower Volga region (Russia) / V. V. Titov, M. V. Golovachev // *Russian Journal of Theriology*. – 2017. – Vol. 16. – P. 15–29.
422. Tong, H. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Rhinocerotidae, Mammalia) from the Rhino Cave in Shennongjia, Hubei / H. Tong, X. Z. Wu // *Chinese Science Bulletin*. – 2010. – Vol. 55. – P. 1157–1168.
423. Twiss, P. C. Grass-opal phytoliths as climatic indicators of the Great Plains Pleistocene / P. C. Twiss // *Quaternary Environments of Kansas: Guidebook Series 5*. Kansas Geological Survey. – Lawrence, KS. – 1987. – P. 179–188.
424. van Asperen, E. N. Dietary variation and overlap in central and northwest European *Stephanorhinus kirchbergensis* and *S. hemitoechus* (Rhinocerotidae, Mammalia) influenced by habitat diversity / E. N. van Asperen, R.-D. Kahlke // *Quaternary Science Reviews*. – 2015. – Vol. 107. – P. 47–61.
425. van der Made, J. The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark–Nord (Saxony–Anhalt) / J. van der Made // *Veröffentlichungen des Landesamtes für Denkmalpflege und Archäologie*. – 2010. – Vol. 62. – P. 433–500.
426. van der Made, J., Grube R. The rhinoceroses from Neumark-Nord and their nutrition / J. van der Made, R. Grube // *Elefantenreich – Eine Fossilwelt in Europa*. – Landesmuseum für Vorgeschichte, Halle. – 2010. – P. 383–394.

427. van Geel, B. Mycological evidence of coprophagy from the feces of an Alaskan Late Glacial mammoth / B. van Geel, R. Guthrie, J. Altmann et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2011a. – Vol. 30. – P. 2289–2303.
428. van Geel, B. Palaeoenvironmental and dietary analysis of intestinal contents of a mammoth calf (Yamal Peninsula, Northwest Siberia) / B. van Geel, D. C. Fisher, A. N. Rountrey et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2011b. – Vol. 30. – P. 3935–3946.
429. van Geel B., Protopopov A., Bull I. et al. Multiproxy diet analysis of the last meal of an early Holocene Yakutian bison // *Journal of Quaternary Science*. – 2014. – Vol. 29 (3). – P. 261–268.
430. Vanschoenwinkel B., Waterkeyn A., Nhiwatiwa T. et al. Passive external transport of freshwater invertebrates by elephant and other mud-wallowing mammals in an African savannah habitat. *Freshwater Biology*. – 2011. – Vol. 56 (8). – P. 1606–1619.
431. Vartanyan, S. L. Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic / S. L. Vartanyan, V. E. Garutt, A. V. Sher // *Nature*. – 1993. – Vol. 362. – P. 337–340.
432. Vartanyan, S. L. Collection of radiocarbon dates on the mammoths (*Mammuthus primigenius*) and other genera of Wrangel Island, northeast Siberia, Russia / S. L. Vartanyan, Kh. A. Arslanov, J. A. Karhu et al. // *Quaternary Research*. – 2008. – Vol. 70. – P. 51–59.
433. Vershinina, A. O. 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.
434. von den Driesch, A. A Guide to the Measurements of Animal Bones from Archaeological Sites / A. von den Driesch. – Cambridge: Harvard University, 1976. – 138 p.
435. Walker, A. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet / A. Walker, H. N. Hoek, L. Perez // *Science*. – 1978. – Vol. 201. – P. 908–910.
436. Walker, M. Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records / M. Walker, S. Johnsen, S. O. Rasmussen et al. // *Journal of Quaternary Science*. – 2009. – Vol. 24. – P. 3–17.
437. Walter, K. M. Thermokarst lakes as a source of atmospheric CH₄ during the last deglaciation / K. M. Walter, M. E. Edwards, G. Grosse et al. // *Science*. – 2007. – V. 318. – P. 633–636.
438. Welp, L. R. A high-resolution time series of oxygen isotopes from the Kolyma River: implications for the seasonal dynamics of discharge and basin scalewater use / L. R. Welp, J. T. Randerson, J. C. Finlay et al. // *Geophysical Research Letters*. – 2005. – Vol. 32, L14401, <https://doi.org/10.1029/2005gl022857>

439. Wetterich, S. Ice Complex permafrost of МІС 5 age in the Dmitry Laptev Strait coastal region (East Siberian Arctic) / S. Wetterich, V. Tumskey, N. Rudaya et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2016. – Vol. 147. – P. 298-311.
440. Widga, C. C. Niche variability in late Holocene bison: a perspective from Big Bone Lick, KY / C. C. Widga // *Journal of Archaeological Science*. – 2006. – Vol. 33. – P. 1237–1255.
441. Wilson, M. C. Late Pleistocene northward-dispersing *Bison antiquus* from the Bighill Creek Formation, Gallelli Gravel Pit, Alberta, Canada, and the fate of *Bison occidentalis* / M. C. Wilson, L.V. Hills, B. Shapiro // *Canadian Journal of Earth Sciences*. – 2008. – Vol. 45. – P. 827–859.
442. Ukraintseva, V. V. Vegetation cover and environment of the "Mammoth Epoch" in Siberia / V. V. Ukraintseva // *Hot Springs, SD: Mammoth Site of Hot Springs, Inc.*, 1993. – 309 p.
443. Ukraintseva, V. V. *Mammoths and the Environment* / V. V. Ukraintseva. – Cambridge: Cambridge University Press, 2013. – 354 p.
444. Yashina, S. Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost / S. Yashina, S. Gubin, S. Maksimovich et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2012. – Vol. 109. – No 10. – P. 4013–4008.
445. Yurtsev, B. A. Floristic division of the Arctic / B. A. Yurtsev // *Journal of Vegetation Science*. – 1994. – Vol. 5. – P. 765–776.
446. Zanina, O. G. Late-Pleistocene (МІС 3–2) palaeoenvironments as recorded by sediments, palaeosols, and ground-squirrel nests at Duvanny Yar, Kolyma lowland, northeast Siberia / O. G. Zanina, S. V. Gubin, S. A. Kuzmina et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2011. – Vol. 30 (17–18). – P. 2107–2123.
447. Zazula, G. D. A late Pleistocene steppe bison (*Bison priscus*) partial carcass from Tsiigehtchic, Northwest Territories, Canada / G. D. Zazula, G. MacKay, Th. D. Andrews et al. // *Quaternary Science Reviews*. – 2009. – Vol. 28. – P. 2734–2742.
448. Zazzo, A. Experimental determination of dietary carbon turnover in bovine hair and hoof / A. Zazzo, S. M. Harrison, B. Bahar et al. // *Canadian Journal of Zoology*. – 2007. – Vol. 85. – P. 1239–1248.
449. Zeuner, F. Die Beziehungen zwischen Schädelform und Lebensweise bei den rezenten und fossilen Nashörnern / F. Zeuner // *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg*. – 1934. – Vol. 34. – S. 21–80.
450. Zimov, S. A. Mammoth steppe: a high-productivity phenomenon / S. A. Zimov, N. S. Zimov, A. N. Tikhonov, F. S. Chapin III // *Quaternary Science Reviews*. – 2012. – Vol. 57. – P. 26–45.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ 1 (к Главе 1)

Современные физико-географические условия в местах находок ключевых образцов

Природные условия в месте находки бизона на р. Раучуа (с-з Чукотка)

Низовья р. Раучуа расположены к северу от Полярного Круга и характеризуются суровыми арктическими условиями: среднегодовая температура воздуха $-10,6^{\circ}\text{C}$; средняя температура января -26°C ; средняя температура июля $+7,6^{\circ}\text{C}$; годовое количество осадков составляет 150–200 мм; северные ветры постоянно дуют с берега; снег сходит в июне и ложится постоянно в начале октября (Атлас Арктики, 1985). Место находки относится к континентальной Чукотской субпровинции арктической флористической области, подзоне северной субарктической тундры (Юрцев, 1973; Yurtsev, 1994). Современная флора устья р. Раучуа насчитывает около 200 видов Tracheophytes (Юрцев, 1973). Она состоит из степных, бореальных, арктических и арктических видов, в том числе эндемичных: *Artemisia flava*, *Oxytropis sverdrupii*, *Lychnis sibirica* subsp. *villosula*, *Taraxacum leucocarpum*, *Potentilla nudicaulis*. Рядом с восточным ареалом вегетативного размножения обнаружены *Ranunculus sabinii* и *Phippsia concinna*. Доминирующими растительными сообществами являются карликовые кустарники, кочки, пушицевые тундры (*Eriophorum vaginatum*, *Salix pulchra*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* spp. *minus*) с *Betula exilis* при постоянном присутствии аркто-альпийских видов (*Anemone sibirica*, *Salix sphenophylla*) в сочетании с моховыми тундрами и карликовыми ивово-березовыми тундрами и травяно-гипновыми болотами. Берег Восточно-Сибирского моря в районе находки занят равнинной тундрой. Древесная растительность (рослые ивы) появляется в долине р. Раучуа примерно в 10 км от берега моря.

Природные условия между реками Алазея и М. Коньковая (находки мелких МЗ мамонта)

Регион приурочен к Колымской низменности выше Северного Полярного Круга и относится к арктическому климатическому поясу. Нижнее течение Алазеи относится к Алазее-Колымской озерно-термокарстовой провинции, с распространением едомного ландшафта низких равнин. Среднегодовая температура, по данным метеостанции в устье реки Алазея – минус $15,2^{\circ}\text{C}$, среднеиюльская – $+6^{\circ}\text{C}$ в устье р. Алазеи и 12°C в её среднем течении; среднегодовое количество осадков – 271 мм (Аржакова и др., 2007). Современная растительность представлена кустарничковыми, травяно-кустарничковыми и моховыми тундрами в сочетании с травяно-гипновыми болотами на мерзлотных перегнойно-торфянисто-глеевых почвах (Атлас Арктики, 1985). Зональность растительности тесно связана с зональностью летних температур воздуха. К югу от 70° с.ш. развиты ерниковые (из *Betula exilis*) и ивняковые тундры с участием кустарниковой ольхи (*Alnus fruticosa*), а также кустарничковые,

лишайниковые и моховые лиственничные редколесья из *Larix gmelinii*, в сочетании с тундрами и болотами. Ещё далее к югу лиственничные северотаёжные леса с подлеском из *B. exilis* и ив, с участием *Rhododendron adamsii* (Атлас Арктики, 1985).

*Природные условия в месте находки черепа носорога *Stephanorhinus kirchbergensis* («чондонского носорога»)*

Район реки Чондон расположен в северной части Приморской (Яно-Индибирской) низменности, примыкающей к морю Лаптевых. Геологический возраст отложений на побережье моря Лаптевых и обнаженных рекой отложений от среднего плейстоцена до голоцена. Основным типом рыхлых отложений в этом регионе является ледяной комплекс (так называемые едомные и другие образования), состоящий из ледяных илов и крупных сингенетических полигональных ледяных клиньев преимущественно озерно-аллювиального происхождения (Баранова, Биске, 1964; Плахт, 1979; Шер, 1981, 1984). На этом участке отложения включают остатки мамонтовой фауны, характерной для зырянского (раннего вюрмского или раннего висконсинского) периода (Ломаченков, 1957).

Современный климат в регионе суровый из-за влияния зимнего антициклона и близости Северного Ледовитого океана. По многолетним наблюдениям на метеорологических станциях в поселках Усть-Янск и Казачье, в регионе зима длится 8–9 месяцев; среднесуточная температура в самые холодные месяцы, декабрь и январь, около -31°C ; «лето» длится 2–4 месяца с июня по сентябрь, температура от 11°C до 24°C . Количество выпадающих осадков до 113 мм летом и 45 мм зимой (Ломаченков, 1957). Речная сеть в районе развита слабо. Впадины, образовавшиеся в результате таяния вечной мерзлоты (аласы), широко распространены на водоразделе, их глубина достигает 10–15 м. Обычно они покрыты луговой растительностью, в которой преобладают осоки, карликовые ива и береза. Северная граница лесной растительности (лиственница) доходит до озера Оротко, в нижнем течении реки Чондон (Ломаченков, 1957).

ПРИЛОЖЕНИЕ 2 (к Главе I)

Природные палеогеографические архивы позднего плейстоцена региона:

(1) Рыхлые отложения и стратиграфия региона

На Приморских низменностях до 75% поверхности слагают отложения верхнего плейстоцена и голоцена. Среди них наиболее распространены отложения ЛК верхнего плейстоцена (36 % территории), меньшую площадь (24%) занимают озёрно-болотные (аласные) отложения голоцена. Отложения долинного комплекса рек занимают 15% территории. Около 7% площади занимает аллювиально-морская равнина в низовьях Колымы и аллювиально-морские отложения голоцена в приустьевых частях крупных рек (Государственная геологическая карта..., 2000; Шмелёв и др., 2013).

Наиболее распространёнными в регионе отложениями позднего плейстоцена и голоцена являются едомные ледовые комплексы (далее ЕЛК), характеризующиеся высокой льдистостью, включая полигонально-жильные, пластовые и повторные льды, тонкодисперсным механическим составом (преимущественно алеврит). Мощность ЕЛК достигает нескольких десятков метров. Происхождение едомных отложений долго было дискуссионной темой; в настоящее время принято в основном как озёрно-аллювиальное: преимущественно песчаные фракций русловой фации в зоне блуждания русел рек и преимущественно супесчано-суглинистые фации в зоне застаивания паводковых вод. Их широкое распространение в позднем плейстоцене связано с тем, что в условиях гиперзональной ледниковой эпохи сартанско-зырянского времени площадь пойменного осадконакопления разрасталась (Суходровский, 2002). Тем не менее, долю в формирование едомы вносили склоновые (делювиально-пролювиальные) и эоловые процессы, а также процессы криогенного выветривания. Накопление ЕЛК в Северной Якутии происходило при температуре около -20°C , чему способствовало отсутствие наземных ледников и длительные стабильные условия холодного климата (там же).

ЕЛК предлагается рассматривать как особый вид перигляциальных или криогенных фаций, типичных для позднего плейстоцена в арктических низменностях Восточной Сибири, хронологически и стратиграфически, но не генетически эквивалентных типичному лёссовому поясу, встречающемуся на севере средних широт или вблизи ледников и ледниковых щитов (Schirmer et al., 2011).

Таберальные отложения, или табериты, – протаявшие и просевшие высокольдистые синкриогенные или эпикриогенные отложения, содержащие мощные повторно-жильные льды, сформировавшиеся в результате деградации едомы в днищах аласных котловин. Мощность от 7 до 15 м (Каплина, Ложкин, 1979). Обычно формирование таберитов происходит при затоплении едомных отложений озёрами, сместившимися в их сторону, тогда происходит вытаивание

сингенетических подземных льдов. Однако их наличие не свидетельствует о начале образования термокарстовых озёр. Соответственно, таберальные отложения не являются признаком потепления; они могут иметь как голоценовый, так и запредельный ^{14}C возраст (Суходровский, 2002, с. 59).

Ископаемые почвы и торфа. Многолетнемёрзлые позднеплейстоценовые отложения хорошо сохраняют признаки почвообразования. Палеопедологическое изучение наиболее полных разрезов Колымской низменности (Дуванный яр, Станчиковский яр и обнажение у посёлка Черский, Зелёный мыс) выявило четыре профиля погребённых почв (ПП) в МИС 3. Нижний – раннекаргинский (40 и более тыс. лет), и три расположенных выше – позднекаргинские (I-й ПП – 37–35 тыс. лет, II-й ПП – 33–31 и III-й ПП около 28 тыс.лет). Причиной почвообразования в течение МИС 3 на фоне изменения условий осадконакопления являлись краткие потепления, во время которых происходило переувлажнение сезонно талого (деятельного) слоя. Повышение температуры и влажности вызывало развитие разнообразной травянистой и кустарничковой растительности, а на увлажнённых участках над головами ледяных жил формировались заросшие осокой заболоченные участки. Торфонакопление происходило за счёт дополнительного увлажнения в условиях западного рельефа (Zanina et al., 2011, Губин, Занина, 2013, 2014). Таким образом, погребённые почвы и торфа маркируют условия изменения климата и осадконакопления в разрезах на разных этапах развития территории. При этом только погребённые почвы указывают на тёплый этап развития территории; торфообразование шло на смене режимов осадконакопления.

Представление о стратиграфии покрывающего рыхлого чехла территории, с которой происходит материал, сформировано на основании исследования опорных обнажений в среднем и нижнем течении р. Б. Чукочьа, долине р. Коньковая, среднем течении р. Алазеи (Шер, 1971; Архангелов, 1977; Каплина, 1981; Решения..., 1987; Региональная геокриология..., 1989). Благодаря этим и другим работам изучены местные свиты (миоценовая бегуновская; олёрская, первоначально датированная ранним плейстоценом, позднее включившая поздний плиоцен по старой схеме и ещё позднее вошедшая в состав нижнего неоплейстоцена при переходе на современную схему; средненеоплейстоценовая маастахская; поздненеоплейстоценовые едомная и алёшкинская, и т.д.). Позднее свиты увязали с региональной схемой, некоторые получили другой ранг (например, олёрский надгоризонт). В разных частях приморских низменностей свиты различны из-за разницы в строении разрезов, выделено три региона: (1) восток Яно-Индибирской низменности, (2) бассейны рек Алазея и Б. Чукочьа, (3) восточная окраина Колымской низменности (Решения..., 1987).

Отложения позднего плейстоцена разделяют на 4 климатостратиграфических горизонта: казанцевский – МИС 5, зырянский (ермаковский) – МИС 4, каргинский – МИС 3, и сартанский

(позднезырянский) – МИС 2. Соответственно, поздний плейстоцен имел сложную историю развития природной среды (детали схемы до сих пор дискуссионны). Он состоял из двух холодных этапов, МИС 2 и МИС 4, и двух относительно тёплых (межледниковье МИС 5е и интерстадиал МИС 3). Разные исследователи по-разному трактуют пятую изотопную стадию, а именно: включать ли в межледниковье всю пятую изотопную стадию или только ее начало, 5е; было ли каргинское межледниковье или интерстадиал (последнее время большинство исследователей придерживается второго мнения).

(2) Многолетняя мерзлота

Формирование мерзлых толщ началось в конце неогена, судя по криотурбациям, подземным льдам, грунтовым жилам и псевдоморфозам в различных горизонтах геологического разреза Приморских низменностей (Шмелёв и др., 2013). Самый распространённый едомный надгоризонт накапливался в условиях уникальных криоаридных ландшафтов, которые отличали высокая биопродуктивность и разнообразие (Каплина, 1981; Sher, 1991; Sher et al., 2003). Осадконакопление в холодные периоды позднего плейстоцена в таких условиях привело к формированию криолитогенных толщ с мощным подземным оледенением (Конищев, Рогов, 1993). В современном устье Колымы накапливались дельтовые пылеватые пески, ныне слагающие аккумулятивную дельтовую равнину.

Многолетняя мерзлота распространена повсеместно, имеет слитный профиль и достигает мощности 500–600 м, максимум 1500 м. Температура современной мерзлоты составляет $-7...-11^{\circ}\text{C}$ (Архангелов и др., 1989). В основании мёрзлого слоя могут быть породы, содержащие солёную незамёрзшую воду с температурой ниже 0° – *криопэги* (Начала четвертичной геологии, 2008). Глубина сезонного оттаивания на водоразделах достигает 40–70 см и зависит главным образом от ландшафта и экспозиции. В настоящее время из-за повышения температуры в Арктике, которое почти вдвое опережает потепление в остальных регионах Земли, происходит увеличение мощности деятельного слоя, повышение температуры мёрзлых пород и сокращение их распространения, активизация термокарста (Шмелёв, 2013).

При агградации мерзлоты происходило вспучивание приповерхностных рыхлых пород за счёт увеличения объёма подземной воды при замерзании с формированием шпиров льда и сетчатых криотекстур. Локальные поднятия торфяных бугров с ледяным ядром (*булгунняххи* = *пинго*) в виде округлых холмов высотой 10–50 м формируются на месте надмерзлотных таликов, которые часты под озёрами средних размеров.

Самыми распространёнными ледовыми структурами на Приморских низменностях являются Повторно-Жильные Льды (ПЖЛ): полигоны, ограниченные прямолинейными канавками. Их формирование подчиняется контурам водных объектов (озёра, реки), которые определяют рисунок изотерм в грунтах. Границы полигонов образованы головами

клиновидных жил льда, которые образуются за счёт морозного растрескивания плиты многолетнемёрзлых пород при самых низких зимних температурах. При летнем протаивании в них застаивается вода; при осеннем замерзании вода увеличивается в объёме и образует клин, направленный узким концом вниз. ПЖЛ, рассекающие более ранние отложения, называются *эпигенетическими*. Наиболее крупные жилы формируют *сингенетические* ПЖЛ, образующиеся, например, в условиях поймы равнинной реки при ежегодном приросте слоя алевро-глинистого аллювия, при условиях прогибания или при увеличении влажности климата.

Комплекс сингенетических ПЖЛ экстремальной мощности, которые часто практически сливаются, оставляя между собой небольшие блоки исходного алеврита с моховыми прослойками, занимающий все низины вдоль морей Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского и острова (С-В Сибирь и Аляска), представляет собой толстую ледяную решетку с ячейками мёрзлого минерального грунта и свидетельствует об условиях резко континентального климата с постоянным привносом алеврита и мелкого песка. Эти процессы формируют едому. Восточно-арктические острова представляют собой остатки лёссово-ледовой равнины, уничтоженной «тёплыми» водами послеледниковой трансгрессии моря (Начала четвертичной геологии, 2008). Формирование огромных полигональных сингенетических систем ледяных клиньев и мощных непрерывных последовательностей богатых льдом отложений тесно связано с сохранением стабильных, слабо дренированных аккумулятивных равнин и многолетних снежных полей на краях террас и в пределах низких холмов (Schirrmeister et al., 2011).

В плейстоцене и в начале голоцена была высокая активность термокарстовых процессов (Каплина, Ложкин, 1979; Каплина, 2011а,б; Walter et al., 2007), которые перерабатывали отложения ЛК. Оттаивание ПЖЛ приводило к образованию термокарстовых озёрных котловин, которые на определённых участках сливались в эрозионно-термокарстовые аласные равнины. Изменение базиса эрозии в голоцене и дифференцированные неотектонические движения обусловили врезание гидрологической сети и формирование обширных речных долин. Вытаивающие жильные льды сохраняют полигональную решётку трещин и заполняются грунтом, формируя псевдоморфозы по ПЖЛ.

(3) Рельеф и процессы его формирования

На протяжении плейстоцена в горных районах Северо-Востока было несколько оледенений, следы которых сохранились в виде моренных образований и абразивных форм рельефа. Выделяется от 2 до 5 самостоятельных горно-долинных, полупокровных или даже покровных оледенений. Одновременно с этим на территории Приморских низменностей отсутствовало покровное оледенение и существовали перигляциальные условия.

Современный рельеф Приморских низменностей сложен озерно-аллювиальными отложениями ЛК верхнего плейстоцена и голоцена, которые на территории слагают четыре основных морфологических уровня рельефа. Покровное залегание мёрзлых пород обусловило развитие специфических форм криогенного рельефа: термокарстовые озёра и аласы, полигональные структуры, булгунняхи, байджарахи и т.д. в сочетании с аллювиальными, озёрными, склоновыми и эоловыми формами рельефа.

Аласы представляют собой плоские просадочные понижения, формирующиеся при потеплениях в результате вытаявания подземных льдов в процессе термокарста. Их размеры варьируют от десятков метров до первых километров, глубина до 15 м, редко до 30 м (Каплина, Ложкин, 1979). Время формирования рельефообразующих современных аласов соответствует времени голоценовых потеплений (Каплина, 2009). Время образования древних, погребённых под ЛК аласов, выявленных при изучении опорных разрезов на Колыме (Дуванный Яр), на левом притоке Индигирки (р. Аллаиха) и на побережье пролива Дм. Лаптева – термохроны позднего плейстоцена (Каплина, 2011а,б).

(4) Остатки растений и животных

Многолетняя мерзлота, как естественный консервант, представляет собой уникальное хранилище палеоэкологических объектов – свидетелей древних эпох. Многочисленные находки скелетов и трупов животных мамонтовой фауны (Черский, 1891; Заленский, 1903; Попов, 1948; Шер, 1971; Флёров, 1977; Мамонтовая фауна и среда ее обитания..., 1977; Верещагин, 1979; Лазарев, 1980, 1998; Guthrie, 1990; Магаданский мамонтёнок, 1981; Юрибейский мамонт, 1982; Мамонт и его окружение, 2001; Maschenko, 2002; Mol et al., 2006; Mashchenko et al., 2013, 2017; Berman et al., 2011; Voeskorov et al., 2011; Kosintsev et al., 2011, 2012; Спасская и др., 2012; Kirillova et al., 2015b, c), остатков растений (Томская, 2000; Юрцев, 1981; Ukraintseva, 1993, 2013; Украинцева, 2002; Lopatina and Zanina, 2006; Yashina et al., 2012), беспозвоночных (Киселёв, 1981; Кузьмина, 1989; Берман, 1992; Берман, Алфимов, 1998; Берман и др., 2001; Киселёв, Назаров, 2009; Котов, 2013; Сердюк, Мащенко, 2018) и микроорганизмов (Gilichinsky and Wagener, 1995; Gilichinsky et al., 2008) в сочетании с изучением палеоботанических, геоморфологических, палеопедологических, палеокриолитологических и др. данных позволили восстановить природную среду эпохи обитания животных и растений для разных регионов С-В Азии. Отмечено, что большая часть остатков мамонта имеет ^{14}C возраст 41–26 тысяч лет, т.е. соответствует каргинскому времени, когда растительность С-В Сибири была близка современной (Томская, 2000).

Так, при изучении таймырского мамонта спорово-пыльцевые спектры (СПС) из его желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) и вмещающих торфянистых отложений позволили

определить, что мамонт жил немного ранее термического минимума в голоцене, когда древесная растительность продвинулась к северу, но не достигала арктического побережья (Заклинская, 1953, 1954). СПС из ЖКТ знаменитого Берёзовского мамонта показали широкое распространение в местах его обитания луговых участков с обилием злаков. Основной пищей его были злаки и осоки, а также полыни и зонтичные, с небольшим участием древесных пород и примесью спор мхов и папоротников. Анализ полученных данных реконструировал открытые травянистые группировки в месте его захоронения (Тихомиров, 1954; Куприянова, 1957). Наиболее информативно для реконструкций комплексное изучение растительности из ЖКТ представителей мегафауны позднего плейстоцена и из вмещающих пород, поскольку содержимое желудка часто отражает локальные условия пастбищ и пищевые предпочтения животных при достаточном количестве пищи; однако при изменении условий они действуют по принципу «ешь, что дают» (van Asperen, Kahlke, 2015).

В настоящее время подробные палинологические исследования, начатые в середине XX века, являются необходимой составляющей при любых работах на обнажениях.

Таким образом, обнаруженные в ЖКТ остатки растений в значительной мере характеризуют пастбищные и ближайшие биотопы. Именно благодаря содержимому желудков реконструирована пища мамонта, носорога, лошади и других позднеплейстоценовых фитофагов, чему посвящена обширная литература (например, Томская, 2000; Украинцева, 2002 и др.). Остатки растений во вмещающих породах могут характеризовать более широкие пространства, включая пыльцу растений-анемофилов, чья пыльца переносится на дальние расстояния (сосна).

ПРИЛОЖЕНИЕ 3 (к Главе 1)

Начало изучения мамонтовой фауны с Северо-Востока России

Интерес к остаткам представителей мамонтовой фауны в России возник в период освоения русскими промышленниками и купцами Сибири и масштабной торговли «слоновой костью», СК (коммерческое название СК включает, помимо бивней, кость мамонта и слона, бивни моржа и нарвала, роговые чехлы снежного барана, а также клыки бегемота и зубы кашалота), хотя описания ископаемых слонов появились гораздо раньше. Геродот (V век до н.э.) и Плиний (I в. н.э.) писали о гигантских костях (принадлежавших ископаемым карликовым слонам) великанов. Первое упоминание ископаемой СК, по некоторым данным, принадлежит Плинию; вероятно, речь шла о материале из Сибири, т.к. пригодны к резьбе ископаемые материалы только из мёрзлых пород (Анучин, 1879, цит. по В. Гарутт, 2001), хотя последнее утверждение в настоящее время не совсем актуально. В X веке арабы вывозили из России *мамонтову кость*, выменивая её у ежегодно собиравшихся кочевников в Булгарах (Усов, 1988, цит. по: В. Гарутт, 2001). Нередко кости древних слонов рассматривали как «игру природы», «продукт деятельности земли», не считая их остатками некогда живых существ. В период Средневековья бивни ископаемых слонов приписывали мифическому единорогу, кости скелета – великанам или святым, и оказывали им соответствующие почести (В. Гарутт, 2001).

Уже в XVII в. на основании сходства остатков «великанов» с современными слонами утвердилось мнение об их принадлежности ископаемым слонам (например, Tenzelius, 1697: В. Гарутт, 2001), однако причины находок приводили, с современной точки зрения, фантастические: занесение водами Всемирного Потопа, походы на слонах во время римского владычества и т.д. Голландский географ и дипломат Николас Витсен в 1692 г., комментируя находки в северных регионах, писал про «поворот» земного шара как причину смену климата, «там, где сейчас господствует холод, было жарко и жили слоны». Он же отмечал, что сибирякам известно, что мамонт – это слон (цит. по В. Гарутт, 2001).

Начало исследования мамонта и его окружения связано с деятельностью Петра Великого, который среди государственных дел чрезвычайной важности находил время уделить внимание находкам древних слонов и других необычных предметов. В 1714 г. Пётр создал первый в России музей – Кунсткамеру – и предпринял меры для сбора экспонатов. Указом Петра от 13 февраля 1718 г. «О приносе родившихся уродов, также найденных необыкновенных вещей во всех городах к Губернаторам и Комендантам, о даче за принос оных награждения и о штрафе за утайку», а также другие Указы, касающиеся конкретных редких находок (цит. по В. Гарутт, 2001). Этими Указами было положено начало направленных сборов для Кунсткамеры, которыми руководили сподвижники Петра 1, «птенцы гнезда Петрова».

Одним из них стал выпускник Московской артиллерийской инженерной школы Василий Никитич Татищев, разносторонние таланты, энтузиазм и патриотизм которого Государь заметил и приблизил к себе, чтобы подготовить масштабного государственного деятеля. Помимо многочисленных государственной важности дел (политика, история, право, философия, экономика, география, геология, военное, горное и строительное дело, этнография, просвещение и т.д.), учёный-энциклопедист уделял время и палеонтологии. Именно ему принадлежит первая в мире научная работа по мамонту, написанная по запросу просвещённых шведских «вещелюбцев» (Tathischew, 1725, цит. по В. Гарутт, 2001), выпущенная в 1725 г. на латыни в Швеции; второе издание напечатано там же в 1729 г.; третье – в Лондоне в 1743 г., на английском языке (Гарутт, 2001; Архипова, 2004). Это был ответ на невероятные и противоречивые описания и реконструкции от пленных шведов, живших в Сибири и собравших материалы по нравам местных жителей, Г. Мюллера (1720) и Л. Каттаи, и другие источники (В. Гарутт, 2001).

Следует отметить, что в разных источниках название первой палеонтологической публикации 1725, принадлежащей перу В.Н. Татищева, указано по-разному (например, Пидопличко, 1974, с. 3; В. Гарутт, 2001, с. 21). В «Сказании о звере мамонте» Василий Никитич обобщил бытовавшие мнения и рассуждения о мамонте, отверг старинные и всё ещё тогда бытовавшие сибирские легенды о живом мамонте и его хождении под землей, обосновал несостоятельность идеи «потопа», занесшего кости слонов из Индии, минерального происхождения («игра природы») и привёл свою точку зрения, согласно которой эти звери жили именно там, где найдены их кости, но в более тёплое время. В статье определены как принадлежавшие слонам находки из северной Сибири, и территории Русской равнины («у меня в деревне Дмитровской... в речке Родтохе... , в Нижегородской вотчине его сиятельства князя Алексея Михайловича Черкасского в селе Павлове... »); отмечены многие находки слоновьих костей (рёбра, позвонки, голени), которые он видел в разных государствах, «при церквях хранимые». В последней версии статьи Василий Никитич дал описание остатков мамонта, которые удалось найти на тот момент. Сделаны были и некоторые наблюдения по сохранности костей, происходящих из разных мест. Разностороннее освещение статьи В.Н. Татищева о мамонте получило в исследовании А.Н. Иванова (1968).

Именно работы В.Н. Татищева положили начало российской палеонтологии как науки, что с должным пиететом отмечали выдающиеся научные деятели (Пидопличко, 1974; Тихомиров, 1977), отражая её состояние на начало XVIII века. В.Н. Татищев считал необходимым разыскать скелет или череп мамонта для изучения. Именно с его подачи в 1723 г. Пётр Великий приказал губернатору Сибири князю Долгорукову объявить вознаграждение за подобные находки (В. Гарутт, 2001).

Академия наук и первые экспедиционные исследования Северо-Востока России

В 1725 г. в Петербурге была создана Академия наук, и вопрос о мамонте оказался в центре внимания. Именно мамонта, а не иного представителя современной ему эпохи – т.к. наиболее крупное и загадочное сильнее привлекало внимание первых сборщиков и исследователей. И.Г. Дювернуа исследовал привезённые из Сибири кости мамонта и препарировал азиатского слона из придворного зверинца, после чего на торжественной ассамблее АН 28 июня 1728 доложил результаты. В своей речи он подтвердил и научно обосновал, что мамонт является слонем (Иванов, 1968. Цит. по В. Гарутт, 2001).

По поручению Петра I в 1719–1727 гг. Даниил Готлиб Мессершмидт участвовал в изучении Сибири, собирал естественноисторические, археологические и этнографические коллекции и предпринимал усердие к разыскиванию костей мамонта, которые впервые увидел в 1720 г. в Тобольске. В 1724 г. Д. Готлиб в Иркутске описал и зарисовал остатки мамонта, привезённые с Индигирки и предназначенные для Кунсткамеры. Он убедился, что они принадлежат не подземному или морскому зверю, а слону (Новлянская, 1970; В. Гарутт, 2001). Часть материалов и некоторые рисунки Готлиб передал своему другу доктору И.Ф. Брейну, который в письме президенту Лондонского Королевского общества Г. Слоану описал мамонтовые кости, привезённые Готлибом из Сибири, и приложил свой доклад в Данцигском научном сообществе по поводу этих материалов о несомненной принадлежности их слону. Это письмо было опубликовано с рисунками Мессершмидта.

Великая Северная Экспедиция (Рис. 1 Прил.), или Вторая Камчатская (1733—1743 гг.), объединявшая несколько экспедиций семи самостоятельных отрядов общей численностью пять тысяч человек, имела целью изучение с-в части Азии от Печоры до Чукотки. В её состав специальным императорским Указом был включён академический отряд под руководством Г.Ф. Миллера. Сибирь, более века находящаяся в составе Российской империи, была ещё мало изучена, несмотря на поступающие оттуда пушнину, полезные ископаемые и мамонтову кость. Экспедиция работала по трем регионам: 1) побережье Северного Ледовитого океана (западный участок – под командованием Муравьёва, которого сменил Малыгин) под непосредственным подчинением Адмиралтейской коллегии. Четыре остальных были под общим руководством В. Беринга: от Оби до Енисея - отряд Овцына и Стерлигова; восточнее Енисея – отряд Минина; к западу от Лены – отряд Прончищева, Х. Лаптева и Челюскина; к востоку от Лены - отряд Лассниуса и Дм. Лаптева). 2) Два морских отряда на Дальнем Востоке (отряд Беринга – Чирикова исследовал путь к Северной Америке; отряд Шпанберга составлял опись Курильских о-вов, охотоморского побережья до Японии). 3) два сухопутных отряда: академический, который должен был исследовать внутренние районы Восточной Сибири, в т.ч. Камчатку, и отряд П. Скобельцына и В. Шатилова, который искал удобный речной путь от Верхнеудинска

до Охотска. Главным результатом была генеральная карта Российской империи (напечатана в 1746 г.), включая размеры и границы, на которую были нанесены ранее неизвестные острова и полуострова: Таймыр, Ямал, Аляска, Алеутские, Командорские о-ва и многие другие географические объекты. Кроме того, были сделаны географические, геологические, ботаническое, зоологические, этнографические описания территорий, заложена сеть гидрометеостанций, открываемых по пути следования, начиная с Казани и Екатеринбурга, общим числом 20. Трудami выдающихся естествоиспытателей Г.Ф. Миллера, С.П. Крашенинникова, И. Г. Гмелина, Г. В. Стеллера, В. Беринга, А. Д. Красильникова, Х.П. Лаптева, Прончищева, И. Э. Фишера, А. Чирикова и других были расширены знания о территориях и положено фундаментальное начало их научному изучению.

Великая Северная экспедиция заложила традиции русских полярных исследований, задачи которых прежде всего определялись политическими и экономическими потребностями Российской империи. Кроме того, для всех российских полярных исследований дореволюционного периода стало нормой сотрудничество правительства, ВМФ и научных учреждений. Эта традиция была продолжена и в советское время.

Древние слоны были одними из первых ископаемых позвоночных описаны в летописях и научных статьях. Описание другого «знакового» представителя мамонтового (в западно-европейской версии – мамонтово-целодонтного, например, Kahlke, 2014) ФК, шерстистого носорога, и некоторых других видов введены в научный оборот после путешествий П.С. Палласа в Сибирь (1768–1772), результаты которых опубликованы в его монументальных трудах (Pallas, 1769, 1772, цит. по В. Гарутт, 2001). По сути, это были комплексные экспедиции, имевшие целью изучение физической и экономической географии, этнографии, истории и т.д. Среди описаний наиболее известен замороженный труп носорога с р. Вилюй; из-за него Паллас изменил свою точку зрения о находках крупных костей животных на месте их проживания на... свидетельства катастрофического всемирного потопа. Обоснованием послужило нахождение в морских отложениях Сибири раковин моллюсков – обитателей южных морей (Pallas, 1772). Заслугой П. С. Палласа было описание морфологии черепа, в том числе отличительной черты ископаемого носорога: окостеневшей при жизни носовой перегородки; он же назвал составные единицы рога (кератинового деривата кожи) филаментами. Найденным в Сибири, в основном, в долине реки Лены, остаткам носорога он дал название *Rhinoceros lenensis*, которое, однако, не закрепилось, несмотря на пионерство (Н. Гарутт, 2001). Таким образом, в XVIII в., помимо костей и скелетов, стали поступать новые находки: трупы и фрагменты тел из зоны многолетней мерзлоты Сибири. Их изучение открыло новую страницу в истории изучения мамонтовой фауны.

Официальное описание шерстистого мамонта, шерстистого носорога и других представителей мегафауны позднего плейстоцена

В 1799 г. Иоганн Фридрих Блюменбах дал наименование для скелета ископаемого слона, выкопанного в 1695 г. около Бургтонны (Тюрингия, Германия): *Elephas primigenius*. Правда, впоследствии оказалось, что это остатки не мамонта, а другого ископаемого вида – лесного слона, но название было оставлено по праву первоописания, дабы не вносить путаницу в классификацию, тем более, что в том же году, спустя несколько месяцев, Жорж Леопольд Кювье, выявив различия между современными африканским и индийским слоном и мамонтом, дал мамонту название *Elephas mammontheus* Blum. (В. Гарутт, 2001). В тот же год Блюменбах описал и шерстистого носорога, наименовав его *Rhinoceros antiquitatis*. Несмотря на повторность описания шерстистого носорога, название было принято специалистами как основное. По предположению Н. Гарутт (2001), Блюменбах не видел черепа носорога, но мог знать работы Палласа. То же произошло позже, когда шерстистого носорога по рисункам черепов из работ Палласа описал Жорж Кювье и дал ему название *Rhinoceros tichorhinus* (1832). В 1831 г. И. Бронн предложил новое родовое название, *Coelodonta*, поскольку старое объединяло всех известных носорогов, живущих и вымерших, независимо от морфологических различий (цит. По Н. Гарутт., 2001). Позже валидность таксона *Coelodonta antiquitatis* была подтверждена (Шаповалов, Тесакова, 2007; Каландадзе и др., 2009). Научное описание и придание номенклатурного статуса двум гигантам ледникового периода стало вехой, отмечающей начало обстоятельного изучения мамонтовой фауны, хотя некоторые виды уже были описаны ранее, например, пещерный медведь *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794.

Позже были описаны другие представители мамонтовой фауны: гигантский олень *Megaloceros* (Blumenbach, 1799) сибирский эласмотерий *Elasmotherium sibiricum* J. Fischer, 1809; пещерный лев *Panthera (leo) spelaea* Goldfuss, 1810; пещерная гиена *Crocota spelaea* Goldfuss, 1823; первобытный бизон *Bison priscus* Voj., 1827; плейстоценовый овцебык *Ovibos pallantis* H. Smith, 1827; носорог Мерка *Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger 1839 и др.

XIX век стал временем активного изучения млекопитающих ледникового периода. Несмотря на успехи науки, ещё находилось место заблуждениям относительно животных ледникового периода. Так, в 1822 г. немец Г.Х. фон Шуберт описал носовой рог шерстистого носорога как коготь древней птицы и присвоил название *Gryphus antiquitatis*; позже, изучив сибирские материалы, И.Г. Фишер фон (Валдхайм) в своём скрупулёзном исследовании развенчивает этот миф (Шаповалов, Тесакова, 2007). Другое заблуждение о рогах шерстистого носорога бытовало долго. Брандт полагал, что округлые в основании носовые рога шерстистого носорога – это хорошо сохранившиеся экземпляры, а уплощённые – плохой сохранности (Brandt, 1849). Позже выяснилось, что первые из упомянутых рогов принадлежали

современным африканским носорогам, а уплощённость передних рогов специфична именно для шерстистого носорога (N. Garutt, 1998; Лазарев, 1998). Одновременно с прогрессом в научном подходе к изучению плейстоценовых животных были живучи и курьёзные представления об их остатках, например, как об остатках дракона, которые почитали и даже размещали в церквях и ратушах (Шаповалов, Тесакова, 2007).

Находки трупов и мумий крупных представителей мамонтовой фауны

В многолетней мерзлоте сохраняются не только костные остатки, но и мягкие ткани, фрагменты и целые трупы животных ледникового периода, изучение которых дали уникальную информацию по их биологии и природному окружению (Черский, 1891; Заленский, 1903; Попов, 1959; Мамонтовая фауна..., 1977; Верещагин, 1979; Guthrie, 1990; Верещагин, Тихонов, 1999; Шило и др., 1983; Томская, 2000; В. Гарутт, 2001; Н. Гарутт, 2001; Лазарев и др., 2001; Voeskorov et al., 2011 и 2014; Спасская и др., 2012; Kirillova et al., 2015c; Чернова и др., 2020 и др.). Наиболее часты находки трупов мамонта и бизона, прежде всего, в силу их многочисленности и крупных размеров, делающих их заметными в осыпях и разрезах. Известны находки трупов лемминга, зайца, россомахи, волка, пещерного льва и др.

Шерстистый мамонт (*Mammuthus primigenius*)

Первая достоверная информация о нахождении в 1799 г. трупа мамонта на Быковском п-ве была получена в начале XIX века от Осипа Шумахова (Дубинин, Гарутт, 1954). Бивни он продал купцу Р. Болтунову, который описал, зарисовал находку и сообщил о ней в Якутск. Пока информация дошла до Санкт-Петербурга, пока снарядили экспедицию и М.И. Адамс прибыл во главе отряда на место, от ценной находки остался только объединенный скелет с остатками мягких тканей, которые были привезены в 1808 г. в Санкт-Петербург, где его изучил и описал Г. Тилезиус (В. Гарутт, 2001).

Несмотря на то, что в последующие десятилетия неоднократно поступала информация о находке трупов, они либо оказывались ложными, либо к моменту прибытия учёных были утрачены.

За XVIII и XIX вв. было обнаружено свыше 20 достоверных находки туш, их фрагментов и костей с мягкими тканями мамонта. В XX веке их стало гораздо больше (Тихонов, 2005).

Берёзовский мамонт, взрослый самец, найденный на р. Берёзовка, притоке р. Колымы, в 1900 г., имел прекрасную сохранность. Зверь погиб, сломав кости, очевидно, при падении. В 1901 г. на местонаходки из Зоологического музея Петербурга прибыл отряд, включавший зоолога О.Ф. Герца, препаратора Е. Пфиценмайера и геолога П. Севастьянова, который произвёл раскопки и доставил находку в Петербург. Остатки растений из пасти позволили реконструировать питание мамонта. Геологический возраст около 44000 лет (Тихонов, 2005).

Последующие годы находки трупов и их частей следовали довольно регулярно. Во второй половине XX века обнаружены трупы и отдельные части на реках Берелёх, Шандрин в Якутии, Хатангский мамонт на Таймыре (Верещагин, Тихонов, 1990).

Отдельная страница истории исследований мамонта – находки трупов мамонят, изучение которых позволили получить ранее недоступную информацию о развитии частей и всего организма животного в целом, весе, росте, размерах.

Первый детёныш («Дима»), 7–8 месяцев отроду, был найден в 1977 г. на золотоносном прииске в окрестностях пос. Киргиллях Сусуманского района Магаданской области. Вскрытие впервые показало строение внутренних органов детёныша. Судя по истощённости тела и наличию глинистой породы в ЖКТ, он погиб, вероятно, от голода.

Детёныш «Маша» возрастом не более 4 месяцев найден в 1988 г. на п-ве Ямал (Тихонов, Храбрый, 1989). Вероятно, новорожденный детёныш погиб от тяжёлой травмы ноги. Мамонтёнок «Люба» (3–4 месяца) обнаружен в верхнем течении р. Юрибей, п-в Ямал, в 2007 г. (Бурлаков, 2007; Kosintsev et al., 2011). Из всех найденных детёнышей он имел наилучшую сохранность. Было выявлено сходство в расположении внутренних органов и строении покровов с современными слонами. Кроме того, впервые получена «чистая» древняя микрофлора. находка 4–5 месячного детёныша с реки Хрома была подробно изучена с помощью компьютерного томографа, подобное исследование проведено на мамонтах впервые (из: Машенко и др., 2012). Последними из целых находок стали трупы подростков мамонта: самки 6–8 лет, найденной в 2009 г. на побережье моря Лаптевых («Юка»), с сохранившимся шёрстным покровом (Voeskorov et al., 2014) и самца возрастом 48000 лет («Женя») с западного Таймыра (Maschenko et al., 2017).

Ископаемый бизон (*Bison* sp.)

Бизон – один из самых многочисленных и изученных представителей мамонтового ФК. Его остатки нередко преобладают в позднеплейстоценовых рыхлых отложениях С-В Азии и северной части Северной Америки. Динамика ареала испытала резкое сокращение в конце плейстоцена (Маркова и др., 2013). Тем не менее, до последнего времени находки целых и фрагментарных трупов бизонов были немногочисленны. Среди наиболее известных – отличной сохранности туш бизона-самки и особенно самца «Blue Babe» (найденны в 1952 и 1979 гг.) из золотоносных отложений в районе города Фэйербэнкс на Аляске (Флёров, 1977; Guthrie, 1990). На территории России труп бизона с полностью сохранившимся волосным покровом обнаружен в 1971 г. на реке Индигирка (Флёров, 1977). Сравнение аляскинской и якутской находок показало их значительное сходство между собой и с современным лесным бизоном Канады *B. bison athabascae* (Флёров, 1977; Guthrie, 1990).

В последние годы интерес к ископаемым бизонам возрос благодаря новым находкам. В 2007 г. неполная туша бизона была обнаружена в Arctic Red River коммуны Tsiigehtchic, с-з территории Канады. ^{14}C возраст образца $11,830\pm 45$ до н.э. Это первая находка на территории, занятой в позднем плейстоцене ледяным щитом (Zazula et al., 2009). В начале 2012 г. на Аляске (Alaska's North Slope) обнаружен полный скелет древнего бизона с остатками мягких тканей и шерстью. На С-В России в период с 2009 по 2012 гг. найдено 4 трупа бизона разной сохранности и полноты. В 2009 г. местный «охотник за бивнями» в долине реки Батагайки (Верхоянский улус Якутии) обнаружил голоценовый мумифицированный труп новорожденного телёнка бизона.

Летом 2009 г. житель пос. Анюйск (с-з Чукотка) Александр Ватагин на левом берегу р. М. Анюй в 10 км выше поселка обнаружил полный труп молодого самца бизона отличной сохранности абсолютным возрастом свыше 50000 лет (Nikolskiy, Shidlovskiy, 2013).

В августе 2011 г. члены местной общины "Юокагир" нашли на с-з берегу оз. Чукчалэх, Якутия, целый замороженный труп взрослой самки бизона, ^{14}C возрастом 9310 ± 45 лет назад (Boeskorov et al., 2013).

В 2012 г. в устье р. Раучуа на поверхности льдистых рыхлых отложений житель г. Билибино Аркадий Репин обнаружил неполную тушу первобытного бизона (Kirillova et al., 2015c). На момент обнаружения это был самый поздний, голоценовый, и самый высокоширотный бизон С. Азии. Описание находки, сделанное автором, приведено в главе 3.

Шерстистый носорог

Трупы носорога с территории с-в России единичны, что можно объяснить его относительной редкостью в плейстоцене региона, по сравнению с бизоном и мамонтом. Первая находка зафиксирована в 1771 г. на р. Вилюй; отчленённые от неё голова, кисть и стопа в 1772 г. были отправлены в Санкт-Петербург, в академию наук, и изучены П. Палласом (Pallas, 1769, 1772, цит. по Н. Гарутт, 2001); в настоящее время они экспонированы в витрине Зоологического музея. Самыми значимыми находками стали найденные при проведении вскрышных работ трупы носорогов из низовьев р. Колыма в 2007 г. Впервые были проведены морфологические и морфометрические исследования целого тела, изучена анатомия отдельных органов и частей тела. Непосредственно по содержимому желудка проведено определение рациона шерстистого носорога, жившего в МИС 3 (Boeskorov, 2012; Boeskorov et al., 2011).

Пещерный лев

Первые находка цельных трупов пещерного льва были сделаны с 2015 по 2018 гг. в долине р. Индигирка на участке длиной 60 км. Это оказались детёныши в возрасте нескольких месяцев. Несмотря на обнаружение двух из них, самки Спарта и самца Бориса в непосредственной близости друг от друга на р. Семюэлях, детёныши не имеют родства,

поскольку ^{14}C возраст составляет около 28000 и 43500 лет, соответственно. Все четыре котёнка жили в стадию МИС 3. Первые исследования уникальных находок показали их сходство с современными львятами (*Panthera leo L., 1758*). Компьютерная томография обнаружила повреждения скелета, связанные, вероятно, с деформацией в толще многолетнемёрзлых пород (Boeskorov et al., 2021).

Другие представители мамонтовой фауны

Мёрзлые туши плейстоценовых млекопитающих (лошади, лося, овцебыка, россомахи, лемминга, песца) и птиц (рогатый жаворонок) также известны, начиная с XIX века. Как правило, эти находки приурочены к эрозионным берегам рек и морей, термокарсту междуречий, а также, особенно в последние годы, – к местам разработок полезных ископаемых, как в случае билибинской лошади, нижнеколымского носорога, индигирских детёнышей пещерного льва и т.д. (Боескоров, 2012; Спасская и др., 2012; Boeskorov et al., 2014).

Во второй половине XX – первой четверти XXI вв. изучено больше мумий представителей мамонтового фаунистического комплекса, чем за всю предыдущую историю.

Концепции, связанные с изучением мамонтовой фауны

Концепция Берингийской суши и Берингийского моста (Рис. 1 Прил.)

Проблема берингийского моста и берингийской суши как места происхождения и миграций плио-плейстоценовых видов, прежде всего, как идею единства территорий с-в Азии и с-з Северной Америки высказывали ещё Г. Стеллер, А.П. Крашенинников, П.С. Паллас, А.Ф. Миддендорф и другие выдающиеся исследователи. Правда, известные знатоки берингийской фауны Д. Хопкинс, Д. Гатри и энтомолог С. Элайс называют автором концепции и термина Берингии шведского географа Э. Хултена, который называл этим словом затопленные территории, то есть современное дно Берингова моря (Слободин, 2016); этой же позиции придерживаются и некоторые современные исследователи. Однако П.П. Сушкин (Sushkin, 1925) свои зоогеографические и экологические исследования С-В Азии и С-З Северной Америки, включая гипотезу о существовании обширной суши – центра формирования своеобразной фауны и флоры, и собственно термин «Берингия», опубликовал в начале 20-х гг. Э. Хултен же публиковался в конце 1920 – начале 1930 гг. уже после П.П. Сушкина и Н.А. Северцова (по: Слободин, 2016).

В широкой теме «Берингия» дискуссионным вопросом были её границы. А.Я. Тугаринов (1929), последователь Сушкина, считал Берингией территорию от п-ва Таймыр до Канадского архипелага и проводил северную границу в 300-350 милях от современной береговой линии. Упрощённое понимание границ, от горного правобережья Колымы до горного правобережья р. Маккензи, на основании континентально-берингийских элементов флоры, принимал Б.А.

Юрцев (1967) и вслед за ним другие исследователи (Дорт-Гольц, Терехова, 1976; Галанин, Беликович, 1990).

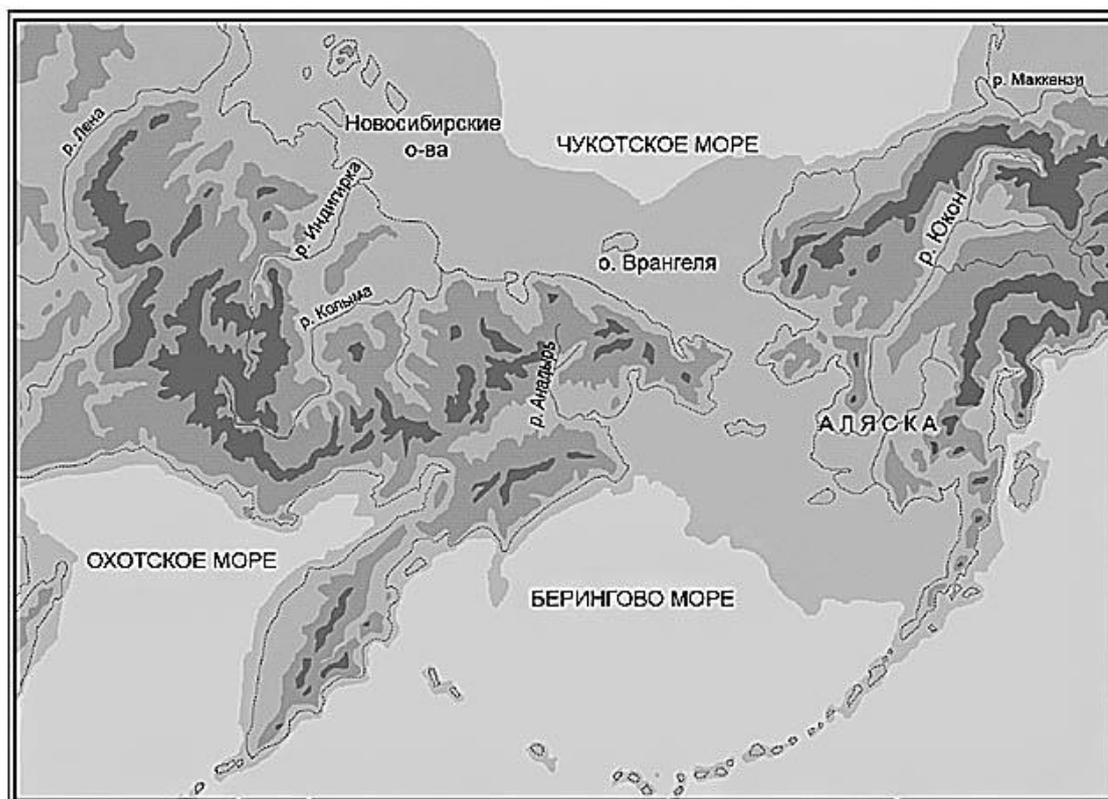


Рис. 1 Прил. Карта Берингии (из: Слободин, 2016)

Берингия была своеобразным биогенетическим очагом в мегаблоке палеостран северной части Тихого океана «... чьи границы абсолютно произвольны» (Кожевников, Железнов-Чукотский, 1995, с. 5). А.В. Шер (1976) называл территорию осушенных шельфов северных морей к в. от п-ва Таймыр до устья р. Маккензи в Канаде, на юге, включая нижнюю половину бассейнов рек Яна, Индигирка, Колыма и весь бассейн р. Анадырь, вслед за В. Кобельтом (1903), *Берингидой* (Кожевников, Железнов-Чукотский, 1995). По мнению Э. Матис (1986), азиатская часть Берингии находится в современных физико-географических границах С-В Сибири и до оконечности Чукотского п-ва (там же). Но он также включил в него п-ов Камчатку, шельф внутренних морей с о-вами (Новосибирские, Командорские, Северные Курилы, Врангеля) и Алеутский хребет.

И.И. Букс (1976) придерживался той же точки зрения, но отмечал, что «не существует единой точки зрения, признанной всеми учеными относительно границ Берингии и концепции ее территории в прошлом и сегодня, и, следовательно, они не имеют данные о тех масштабных процессах, которые имели место в прошлом, и об их эволюции» (цит. по: Кожевников, Железнов-Чукотский, 2014, с. 33). Под Берингией авторы подразумевали территорию осушенных шельфов северных морей в азиатской части (включая п-ов Таймыр), которые

обнажились в плейстоцене и частично в плиоцене, а затем расширились на восток с включением арктических о-вов до территории Аляски и Канады от нижнего течения р. Маккензи до ее верховий до 120 ° з.д. (там же). Южнее Берингия включала всю территорию Аляски до нижнего побережья Алеутского хребта, Курильских о-вов, п-ва Камчатка до мыса Лопатка с прилегающими о-вами Сахалин, японскими о-вами, Корейского п-ва, Приморья с включением Приморской низменности, Хабаровского края и даже с выходом к Байкалу. И, наконец, на север – до границы с Северо-Сибирской низменностью и западной оконечностью Таймырского п-ва (цит. по: Кожевников, Железнов-Чукотский, 2014).

Большой вклад в изучение Берингии внёс А.В. Шер. Его кандидатская работа (1971) и многочисленные публикации обобщали палеобиологические и биостратиграфические данные по С-В Азии (Западная Берингия) и Северной Америке (Восточная Берингия).

Концепция плейстоценовой тундростепи, или безаналоговых сообществ

Изучение мамонтовой фауны создавало концепции её возникновения, существования и вымирания. Одной из них была концепция тундростепей (Тугаринов, 1929; Giterman, Golubeva, 1967; Юрцев, 1974, 1981; Алфимов и др., 2003; Алфимов, Берман, 2004), согласно которой растительные сообщества на обширной территории Голарктики сочетали тундровые и степные виды и сообщества растений. Начало этой концепции было положено с публикацией в 1890 г. книги специалиста по вымершим позвоночным А. Неринга (Nehring) «Ueber Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit: mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fauna». Разрушение тундростепи произошло в самом конце плейстоцена в результате потепления и гумидизации климата, приведших к вымиранию многих представителей мамонтовой фауны из-за сокращения кормовой базы, хотя локально она продолжает существовать и сейчас (Макунина, 2018; Chytrý et al., 2019). Однако ботаники и экологи возражают против выделения такого типа зональных растительных сообществ (Кожевников, 1986; Кожевников, Украинцева, 1997; Украинцева, 2002 и др.), утверждая, что нет доводов в пользу изобилия крупных животных. Интересно, что реконструкция позднеплейстоценовых тундростепей на основе современных данных (по экологии жука *Morychus viridis*) выявила их низкую продуктивность и, соответственно, невозможность тогдашних растительных сообществ прокормить крупных растительноядных (Берман, 2007). Этому мнению противоречит как многочисленность остатков представителей мамонтовой фауны (с учётом, что в геологической летописи сохраняется только незначительная часть остатков когда-то живших организмов), так и мнение зоологов, указывающих, что на севере Сибири и в настоящее время есть места с высокой плотностью крупных растительноядов, например, якутских лошадей и северных оленей. Есть работы, указывающие на высокую продуктивность «мамонтовой степи» (Zimov et al., 2012).

Концепция мозаичности ландшафтов

Критика термина плейстоценовой «тундростепи» привела к возникновению идеи о мозаичности позднеплейстоценовых ландшафтов, обеспечивавших пищей многочисленных представителей мегафауны, о которой писал ещё Б.А. Юрцев (1973, 1976, 1981; Yurtsev, 1994), изучавший реликтовые степные сообщества на северо-востоке России и полагавший, что тундростепь представляет собой не смешение сообществ тундровых и степных видов растений, а специфический тип ландшафта, сочетавший чисто степные и чисто тундровые сообщества, расположенные пятнами, с переходными участками между ними (цит. по: Винарский, 2019). Его идею поддерживали и другие авторы (Шер, 1976; Sher et al., 2005). На основании идентичности растительного покрова позднего плейстоцена и голоцена (Томская, 2000) было установлено, что причиной трансформации растительного покрова в начале голоцена было смещение «сукцессионных процессов в сторону достижения климаксных формаций, взамен их стабилизации на серийных стадиях. Это привело к постепенному сокращению площадей луговых сообществ и, соответственно, к постепенному вымиранию крупных растительноядных животных...» (Протопопов, 2017, с. 5).

Идея минеральной недостаточности в питании мамонтов, приведшей к их вымиранию, основанная на изучении многих костей скелета из разных местонахождений (Leshchinskiy, 2012, 2017), дополнила список причин угасания мамонтовой линии в конце плейстоцена и обогатила научную базу информацией о болезнях костей и протекающих в них процессах деструкции костного вещества. Однако связь этих процессов с тектоникой (Лещинский, 2009) вряд ли можно считать доказанной.

ПРИЛОЖЕНИЕ 4 (к главе 3)

Описание и промеры костей скелета анюйского льва

Осевой скелет

Нижняя челюсть *F-2678/68-69* (Рис. 2 Прил.). Крупная. Сохранность очень хорошая. Резцы утрачены, клык только правый, сохранились также по два последних щечных зуба с каждой стороны. Правая ветвь *F-2678/68* без повреждений, сохранились клык и два последних щечных зуба.

Челюсть хорошо развитая, с сильно выраженными отростками восходящей ветви. Венечный имеет широкую вершинную лопасть, передневнутренняя часть его имеет интенсивно выраженный рельеф. Сочленовный отросток очень крупный, на его поверхности неровный микрорельеф. Массетерная ямка очень глубокая. Периост на внутренней части нижнечелюстной кости заметно бугристый, особенно в середине и под зубным рядом. В нижней части его поверхность разрушена. Вокруг М1 и особенно Р4, в большей степени лингвально, а также вокруг клыка и в симфизной части заметно увеличены питательные отверстия.

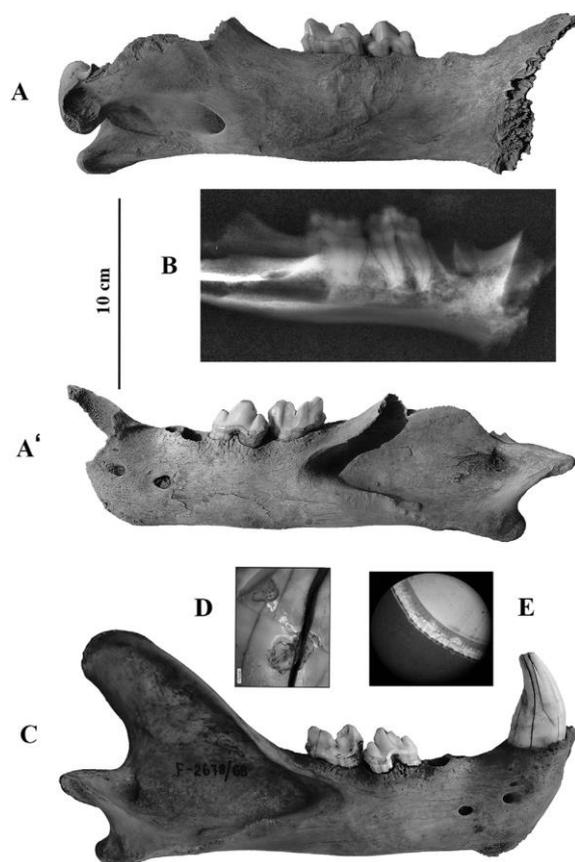


Рис. 2 Прил. Нижняя челюсть анюйского льва. А – левая, *F-2678/69*, лингвально; А' – буккально; В – рентгенограмма; D – след от удара на клыке, E – поперечный спил клыка. С – правая, *F-2678/68*, буккально (Kirillova et al., 2015b, Fig. 2)

Клык крупный, слабо изогнут латерально, длина 97.7 мм. Максимальные ширина\поперечник корня 28.8\20.4 мм. Ширина\поперечник зуба у основания коронки – 26.5\20.7. Высота коронки макс. – 37.2 мм. Вершина коронки стерта при жизни зверя, образовав площадку диаметров ок. 8.4x7.8 мм. В двух местах коронка повреждена. Апикальная часть корня давно замкнута. Индекс ширина\поперечник – 12.4/9.3. Зуб рассечен старыми крупными продольными трещинами, проходящими от коронки до половины, а в двух случаях – через весь зуб по длинной оси. По ним зуб развалился на две неравные части. С внутренней стороны прямо под коронкой посередине расположен след от удара твердым предметом. Дентин зуба покрашен на большую часть продольного сечения. Внутри зуб по трещинам пронизан мелкими корнями травянистых растений, что свидетельствует о нахождении зуба какое-то время у дневной поверхности в зоне протайки мерзлоты.

Левая ветвь *F-2678/69* без венечного отростка (сломан) и части симфиза. Буккально наружная часть компакты повреждена примерно на четверти поверхности. На сохранившейся компакте видны многочисленные сильно увеличенные питательные отверстия (симфизная часть и вокруг зубов). На лингвальной поверхности чётко выражены значительные неровности компакты, похожие на ореховидные вздутия (*torus mandibularis*).

Зубы очень крупные, включая отсутствующий P3 (судя по альвеолам). Передняя часть M1 немного заходит за заднюю часть P4, нарушая зубную аркаду. Этот признак выражен у других пещерных львов (например, *F-279*) в меньшей степени. Сильно развит P4 на обеих нижних челюстях с М. Аня (*F-2450*; *F-2678/68-69*). В этих случаях по массивности и длине он превосходит M1. На челюстях *F-2678/68-69* последний премоляр, P4, немного развернут относительно продольной оси, задней частью наружу.

Промеры нижних челюстей приведены в Табл. 1 Приложения.

Таблица 1 Прил. Промеры нижних челюстей пещерного льва

N	Measurements, mm	<i>F-2678</i>	<i>F-150</i>	<i>F-279</i>	<i>F-2450</i>	N-E Russua*		France	E.Beringi
			L.Kolyma			Ps2	Ps3	♂ **	***
1	Total length (from the condyle process - Infradentale)	264.0	(204.0)	250.0	209.0	249.0- 278.0	210.0- 246.1	285.4	226-248♂ 194- 215♀
2	Length from the indentation between the condyle process and the angular process - Infradentale	244.0	(188.0)	(238.0)	199.0	238.0- 268.0	232.5- 236.5	273.8	-
3	Length: the condyle process - aboral border of the canine alveolus	223.0	(179.0)	210.5	176.0	207.0- 240.0	200.1- 206.6	-	-

4	Length from the indentation between the condyle process and the angular process - aboral border of the canine alveolus	206.0	(167.0)	200.0	166.0	227.0- 228.0	193.0- 197.0	-	-
5	Length of the cheektooth row, P ₃ -M ₁ , measured along alveoli	82.0	(72.0)	70.0	68.0	70.3- 86.8	62.8- 75.3	84.5	-
6	Length of M ₁ , measured at the cingulum	29.5	24.5	(26.0)	25.5	26.8- 33.4	23.9- 29.2	32.0	-
6a	Breadth of M ₁ , measured at the cingulum	14.5	12.0	13.5	13.8	13.0- 17.3	13.0- 14.6	-	-
7	Length of the carnassial alveolus	29.5	27.0	27.0	26.3	27.3- 35.0	26.0- 30.1	-	-
8	Height of the vertical ramus: basal point of the angular process - Coronion	129.0	-	-	95.0	115.7- 139.6	95.3- 117.6	141.6	-
9	Height of the mandible behind M ₁ , measured buccally	52.6	46.0	55.5	42.7	45.0- 58.3	45.5- 56.3	60.0	-
10	Height of the mandible in front of P ₃ , measured buccally	51.5	39.5	50.0	42.4	44.7- 57.8	38.7- 55.2	58.0	-

Здесь и ниже: скобках указаны промеры, сделанные по повреждённой кости. * Boeskorov et al. (2012). ** Argant (1988). *** Kurten (1985). Из: Kirillova et al., 2015, Table 2

Позвоночный столб представлен 36-ю позвонками, в том числе: шейных – 5; грудных – 11; поясничных – 7; крестцовых – 3; хвостовых – 10. Всего у кошачьих 50-57 позвонков, в том числе: шейных – 7, грудных – 13; поясничных – 7; крестцовых – 3; хвостовых - 20-27. Сохранность хорошая.

Грудина средней сохранности, 20 хрящевых ребер средней и плохой сохранности, некоторые представлены фрагментами. Следы возрастных изменений (спондилоартроз): начальная деграция компакты в проксимальной части (*F-2678/50,54*), разной степени выраженности остеофиты (*F-2678/37, 38, 40, 45, 47, 48*). Сходная картина наблюдается на позвонках. На позвонках фасетки для головок ребра имеют четко выраженные остроугольные разрастания. Аналогичные разрастания выражены на поперечных отростках позвонков.

Периферийный скелет (Рис. 3, 4 Прил.; Табл. 2 Прил.) в основном хорошей сохранности.

Лопаточная кость *F-2678/55* правая. Кость целая, хорошей-отличной сохранности, местами на выступающих участках повреждена наружная часть компакты. На многих участках образовалась сеть тонких трещин, на основной лопасти они сквозные. Цвет кости коричневатый, прокрашивание произошло практически на всю глубину тонкой части кости, о

чем можно судить по сквозному искусственному отверстию (след от щупа). На нижнем ребре лопатки сформированы остеофиты. Места крепления сухожилий хорошо развиты. По ребру дистальной части кости в нижней трети четко выражена выемка, вокруг которой с сформировано некоторое уплотнение компакты, протяженностью до 64.5 (по прямой) и шириной до 19 мм с латеральной стороны и протяженностью 70.7 и шириной 11.6 мм – с медиальной. Выемка производит впечатление сформировавшегося ложного сустава, возникновение которого могло быть обусловлено постоянным функциональным контактом с сухожилием, остистым отростком позвонка или другим достаточно твёрдым для этого образованием. Расширенная часть дистального ребра лопаточной кости неровная, с естественным отверстием 13.8x7.9, глубиной 4.6 мм. На медиальной стороне лопаточной кости в верхнем углу хорошо развиты две пересекающиеся под прямым углом линии «укрепленной» компакты (места прикрепления сухожилий?), подчеркнутые мелкими остеофитами. Судя по положению этой части лопатки в скелете, ее контакт с позвоночным столбом приходится на 4-6 грудные позвонки. У грудных позвонков 3 и 4 (F-2678/8 и F-2678/9) резко выражены асимметричные углубления на невральном дуге и остистом отростке. Ещё одна особенность – наличие естественных отверстий в проксимальной части кости. На латеральной стороне – одно отверстие в 61 мм от края суставной поверхности, размер отверстия 9.8x5.1 и глубиной 7.3 мм. На медиальной стороне в 50.3 мм от края суставной поверхности расположено два совсем мелких отверстия, более крупное из них имеет диаметр 5.2 и глубину 3.4 мм.

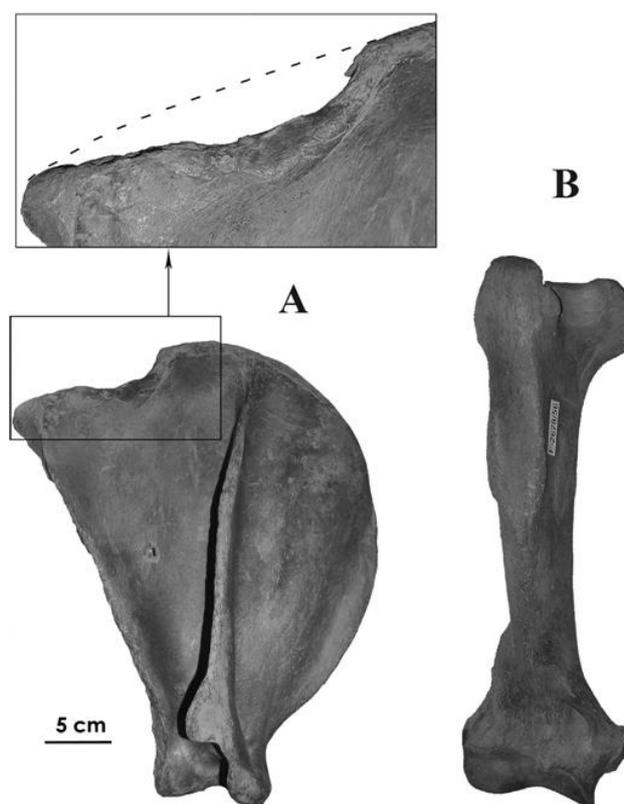


Рис. 3 Прил. Лопаточная и плечевая кости анюйского льва (Kirillova et al., 2015, Fig. 8)

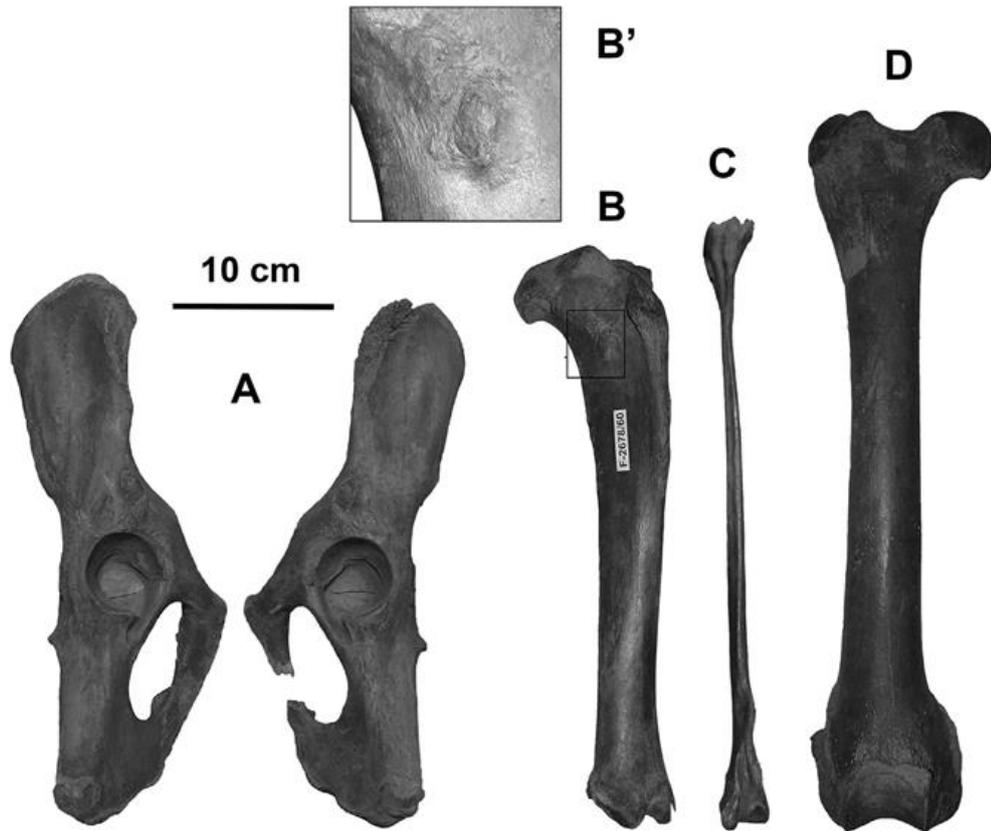


Рис. 4 Прил. Тазовая, бедренные и берцовая кости амурского льва (Kirillova et al., 2015b, Fig. 9)

Плечевая кость *F-2678/56*, правая, хорошей сохранности, без повреждений, цвет с поверхности желтовато-бурый, местами белесый от воздействия воды (например, в средней части диафиза на внутренней стороне кости). Прирастание эпифизов произошло давно, шов по месту срачивания с диафизом заметен только на отдельных участках проксимального края. Проксимальный эпифиз поврежден с наружной стороны. Хорошо выражена бугристость в местах прикрепления сухожилий, особенно снаружи под проксимальным эпифизом. Тонкие трещины, в том числе проходящие вглубь кости и длиной до 9 см, посмертного происхождения. По своим параметрам образец практически идентичен находке с р. Омолон, Чукотка (частная коллекция), имеющей несколько худшую сохранность. Согласно соотношению длины плечевой кости и ширине ее дистального конца (Diedrich, 2011, Fig.16), она принадлежала самцу.

Тазовая кость *F-2678/57*, правая. Кость целая, хорошей сохранности, с тонкими трещинами (в том числе сквозными) длиной до 2.5 см в районе *os pubis* и вертлужной впадины. Судя по расположению следов от щупа и участка с разрушенной компактой на подвздошной кости, кость лежала латеральной стороной в породе, наружу – медиальной, которая какое-то время подвергалась выветриванию (возможно, это время от начала экспонирования до следующего половодья, размывшего скелет).

Запирательное отверстие имеет овальную форму, слегка зауженную в передней части и широкую – в задней. Поверхность кости имеет ярко выраженную бугристость в местах прикрепления сухожилий, особенно вокруг вертлужной впадины. При жизни зверя правая и левая ветви уже срослись, однако постмортально произошло их разделение практически по линии сращивания в симфизе, с повреждением лонной и седалищной костей в зоне контакта.

Тазовая кость F-2678/58, левая. Кость имеет повреждения в районе передней части лонной кости, а также в месте сочленения с правой половиной. Тонкие трещины в районе os pubis и вертлужной впадины выражены сильнее, чем на F-2678/57. Более выветреной выглядит ее наружная сторона. В остальном она аналогична правой кости.

Бедренная кость F-2678/59. Кость целая; по соотношению длины бедренной кости и ширине ее дистального конца (Diedrich, 2011, Fig.16), она принадлежала самцу.

Большая берцовая кость F-2678/60, правая

Кость отличной сохранности, полнокомплектная, темно-бурого цвета. Диафиз сильно сжат с боков, особенно в проксимальной части, где его поперечное сечение имеет субтреугольную форму с узким основанием задней поверхности и значительно выступающей вперед вершиной частью. Сильно выражена бугристость в местах крепления сухожилий, особенно в проксимальной части кости. На этом участке размеры полосы уплотнения компактны составляют 39.1x15.2 мм. Под проксимальным эпифизом находится остеофит, образовавшийся в результате склеротизации связки, что нередко является следствием миозита. Подобное явление известно для всадников, которые постоянно пружинят ногами, приспособившись к аллюру лошади. Вместе с тем иные признаки заболевания кости отсутствуют, скорее наоборот, она выглядит исключительно здоровой. Согласно соотношению длины берцовой кости и ширине ее дистального конца (Diedrich, 2011), она принадлежала самцу (Kirillova et al., 2015b).

Малая берцовая кость F-2678/61, правая. Кость целая, отличной сохранности, темно-бурого цвета. Сильно выражен микрорельеф, особенно в местах прикрепления сухожилий. Отдельные остеофиты, один крупный – в проксимальной части. Боковые грани кости острые.

Коленная чашечка F-2678/64, правая, отличной сохранности, овальной формы с мысообразно удлинённым нижним краем, слабо уплощенная. Суставная поверхность кости субквадратная, выпуклая в средней части, двумя широкими фасетами выходит на боковые стороны. Передняя поверхность в значительной степени неровная в местах прикрепления сухожилий.

Коленная чашечка F-2678/65, левая, с внутренней стороны хорошей, а с наружной – плохой сохранности из-за десквамации компакты, практически аналогична кости F-2678/64.

Астрагал (таранная кость) F-2678/63, правый. Кость отличной сохранности.

Плюсневая МТТ III, F-2678/67.

Таблица 2 Прил. Промеры костей пещерного льва с р. М. Анюй (Kirillova et al., 2015b)

Abb.	Measurements, mm		N-E Russia	Other sites	
	<i>Atlas F-2678/1</i>		<i>F-2879</i>		
GL	Greatest length	89.0	85.0	-	-
GB	Greatest breadth over the wings, real	(155.0)	166.0	-	-
GB	Greatest breadth over the wings, reconstructed	175.0	166.0	-	-
BFcr	(Greatest) breadth of the Facies articularis cranialis	75.5	68.0	-	-
Bfcd	(Greatest) breadth of the Facies articularis caudalis	79.0	81.0	-	-
LAd	Length of the Arcus dorsalis, median	37.0	35.0	-	-
H	Height	56.0	55.0	-	-
LAv	Length of the Arcus ventralis, median	26.0	27.0	-	-
Sacrum F-2678/24					
GL	Greatest length	134.0	-	-	-
PL	Physiological length	115.0	-	-	-
GB	Greatest breadth (across the wings)	103.0	-	-	-
BFcr	(Greatest) breadth of the Facies terminalis cranialis	54.0	-	-	-
HFcr	(Greatest) height of the Facies terminalis cranialis	34.0	-	-	-
Sternum bone F-2678/62					
GL	Greatest length	83.0	-	-	-
Scapula F-2678/55					
HS	Height along the spine	326.0	-	-	-
SLC	Smallest length of the Collum scapulae (neck of the scapula)	72.0	-	-	-
GLP	Greatest length of the Processus articularis	82.0	-	-	-
Humerus F-2678/56			<i>F-755a</i>	X ^a	NWG ^b
GL	Greatest length	385.0	-	(363.0)	319.0-396.0
GLC	Greatest length from caput	370.0	-	355.0	-
Bp	(Greatest) breadth of the proximal end	88.0	-	88.0	-
SD	Smallest breadth of diaphysis	36.5	28.0	34.5	-
Bd	(Greatest) breadth of the distal end	103.0	81.0	96.0	84.0-103.0
Pelvis F-2678/57					
GL	Greatest length of one half	382.0	-	-	-
LAR	Length of the acetabulum on the rim	54.0	-	-	-
LS	Length of the symphysis (only when the two halves have fused)	(140.5)	-	-	-
SH	Smallest height of the shaft of ilium	62.0	-	-	-
SB	Smallest breadth of the shaft of ilium	31.0	-	-	-
LFo	Inner Length/breadth of foramen obturatum	85.0/49.0			
Femur F-2678/59					NWG
GL	Greatest length	432.0	-	-	359.0-465.0
GLC	Greatest length from caput	428.0	-	-	-
Bp	(Greatest) breadth of the proximal end	107.0	-	-	-
DC	(Greatest) depth of the Caput femoris	48.0	-	-	-

SD	Smallest breadth of diaphysis	38.5	-	-	-
Bd	(Greatest) breadth of the distal end	92.0	-	-	77.0-96.0
Patella F-2678/64					
GL	Greatest length	70.0	-	-	-
GB	Greatest breadth	45.0	-	-	-
Patella F-2678/65					
GL	Greatest length	68.0	-	-	-
GB	Greatest breadth	46.0	-	-	-
Tibia F-2678/60					
GL	Greatest length	362.0	-	-	312.0-392.0
Bp	(Greatest) breadth of the proximal end	95.0	-	-	-
SD	Smallest breadth of diaphysis	35.0	-	-	-
Bd	(Greatest) breadth of the distal end	66.0	-	-	-
Dd	(Greatest) depth of the distal end	48.0	-	-	56.0-71.0
Fibula F-2678/61					
GL	Greatest length	328.0	-	-	-
Astragal F-2678/63					
GL	Greatest length	70.0	-	-	-
GB	Greatest breadth	57.0	-	-	-
Metatarsal III F-2678/67					
GL	Greatest length	144.0	-	-	-

^a образец без № (частная коллекция) с р. Омолон. ^b NWG, с-з Германия (Diedrich, 2009).

О соответствии скелета и нижних челюстей

Нахождение в одной точке разных частей скелета от животных одного вида не является однозначным доказательством их принадлежности одной особи. Для выяснения соответствия или несоответствия находок одной особи они были проанализированы по следующим критериям:

- (1) возраст по состоянию эпифизов, компакты костной ткани и зубов матерый.
- (2) Размерный класс в обоих случаях крупный; самец.
- (3) Индивидуальные особенности схожи. На костях выражена асимметрия невральная дуги и остистого отростка грудных и других позвонков. Естественные отверстия на невральная дуге и остистом отростке позвонков. Стяжения компакты на наружной поверхности под проксимальным эпифизом большой берцовой кости – результат повышенной функциональной нагрузки и/или гормональных сбоев. На нижних челюстях выражены стяжения компакты (функциональные изменения – т.н. ореховидные вздутия) – результат повышенной функциональной нагрузки на зубы. Расширенные питательные отверстия – по-видимому, результат гормональных сбоев.

Т.о., велика вероятность, что это одна особь.

Некоторые элементы скелета пещерного льва с М. Анюя имеют в разной степени выраженности отклонения в строении: нижние челюсти, несколько грудных позвонков, крестец и лопатка. Наиболее ярко выраженные отклонения в строении позвонков (углубления на

невральной дуге и остистом отростке грудных; асимметрия грудных, поясничных и крестцовых) и лопатки (наличие заполированной поверхности уплотненной компакты, которая, скорее всего, служила наподобие суставной поверхности ложного сустава при работе поврежденной или сдвинутой с места мышцы лопатки) указывают на весьма вероятные проблемы с локомоцией. Они могли быть результатом врожденного порока, развившегося в процессе роста, или травмы в молодом возрасте. Тем не менее, эти особенности не помешали ему дожить до относительно большого возраста. Симметрия в строении живых организмов не бывает совершенной, и отклонения от нее могут быть вызваны разными причинами. Тело позвоночных животных в целом зеркально-симметрично, и асимметрия, которая может затрагивать как отдельные черты, так и общий план строения организма, носит вторичный характер и в первую очередь связана с жизненно важными органами, что вызывает асимметрию и других структур. Вместе с тем органы локомоции оказываются более симметричными, чем другие (Захаров, 1987).

ПРИЛОЖЕНИЕ 5 (к Главе 3)

Идентификация и возраст чондонского носорога

Идентификация черепа

Череп ЧН крупный; морфология черепа и зубов типична для Rhinocerotidae. Резцы и клыки отсутствуют, что отличает его от живущих родов *Rhinoceros* и *Dicerorhinus*, у которых по два верхних резца. ЧН отличается от вымершего рода *Elasmotherium* отсутствием крупного куполообразного выроста лобной кости, наличием ругозистости на лобной и носовой частях, что указывает на наличие двух рогов, отсутствием интенсивной пластинчатой складчатости эмали и корней зубов.

Окостеневшая костная перегородка отсутствует у всех четырех ныне живущих родов носорогов, но есть у *Stephanorhinus* и *Coelodonta* (Guérin, 1980). У ЧН окостеневшая носовая перегородка сохранилась лишь частично в переднем отделе черепа. Но след от неё четко прослеживается от кончика носа дорсально, по крайней мере, до уровня глазных орбит, вентрально он сохраняется узкой полосой шириной около 13 мм, достигающей уровня P2. Возможно, он достигал уровня нёбной кости; по крайней мере, нет оснований полагать, что на этом фрагменте все закончилось. Перегородка имеет губчатое строение и не срастается с черепом, как в передней и верхней частях. Вероятно, окостенение её здесь еще не было завершено, и перегородка соединялась с нёбом хрящом/мягкими тканями.

ЧН имеет следующие характеристики, сближающие со *Stephanorhinus*. Затылочный гребень при виде сзади узкий, а череп заметно расширен на уровне скуловых дуг, придавая этой части черепа трапециевидный очертание (у *Coelodonta* затылочный гребень намного шире, а увеличение размера на уровне скуловых дуг намного меньше, что приводит к более квадратным очертаниям: van der Made, 2010). При виде сбоку затылочный гребень ЧН не заходит далеко за затылочные мышелки, что отличает от *Coelodonta* и *S. hemitoechus* (Zeuner, 1934; van der Made and Grube, 2010). При взгляде сверху затылочный гребень имеет открытую V-образную форму, характерную только для *S. kirchbergensis*, но не для других *Stephanorhinus* или *Coelodonta*, у которых гребень прямой. У ЧН постгленоидный и параоципитальный отростки массивные, расположены близко друг к другу. Посттимпанальный отросток не развит как отдельный отросток, а покрывает заднюю сторону постгленоидного отростка. Эта конфигурация такая же, как у *S. kirchbergensis*, но отличается от *S. hemitoechus* и *S. hundsheimensis*, где оба отростка массивны. Таким образом, череп принадлежал носорогу Мерка, *S. kirchbergensis*, что для высоких широт Северной Азии стало первым и довольно неожиданным открытием.

Череп принадлежал взрослой особи, судя по состоянию зубной системы и черепных швов.

Зубная система ЧН

Верхние зубные ряды представлены полностью. Зубы очень крупные; буккальная часть их заметно крупнее лингвальной. Высота коронок небольшая, что связано с её сильным износом. Зубы желтоватого цвета, с неравномерными пятнами серого; эмаль белая, местами выщербленная. Жевательная поверхность сильно стёрта (кроме М³, у которого стирание жевательной поверхности не дошло до цингулюма) почти равномерно на обеих сторонах, имеет сложную форму (состоит из более чем одной плоскости).

Корни всех зубов замкнуты и заполнены дентином. На передненаружном корне Р⁴ различимы 7 годовых приростов. На спиле М¹ в лингвальной части видна небольшая полость, заполнение которой ещё не завершено, с небольшими дентиклями внутри. На всех премолярах, особенно Р³ и Р⁴, чётко выражено расширение корней в средней части, соответствующее смене усиленного роста на замыкание апикальной части. Межкорневой цемент имеет большую толщину; наружный цемент накопился у основания коронки с боков на всех зубах и на самой коронке спереди и сзади на молярах. Наибольший прирост цемента заметен на М¹, который прорезывается первым из моляров и несёт основную жевательную нагрузку до прорезывания двух других моляров и пока молочные предшественники премоляров сменяются на постоянные. Заметна залощённость коронки зубов лингвально (от пищи и языка) и латерально (микротрение зубов друг от друга). Следы начальной резорбции хорошо заметны на корнях Р², значительно меньше — на корнях других зубов.

Определение индивидуального возраста ЧН

Судя по зарастанию швов между костями, значительному стиранию зубов, состоянию корней и небольшой высоте коронок, череп принадлежал матёрой особи. Согласно срокам прорезывания, установленным для современных *Diceros bicornis* (Hitchins, 1978) и *Ceratotherium simum* (Hillman-Smith et al., 1986), полная смена премоляров происходит к 8 годам, прорезывание последнего моляра М³ — в возрасте 8–16 лет. Для подсчёта годовых линий был сделан поперечный срез первого моляра М¹, для которого разработана методика подсчёта годовых цементных линий у современных носорогов (Goddard, 1970; Hitchins, 1978).

У ЧН на поперечном спиле подушки М¹ чётко видны 16–17 слоёв (Рис. 5 Прил., вставка), причём последним идёт тёмный (в отражённом свете) слой, соотносимый с периодом «не роста» (= «холодный сезон»). Возраст *D. bicornis*, вероятно, наиболее близкого «лесному» *S. kirchbergensis*, добавляя три года к количеству годовых слоёв в подушке М¹ (Goddard, 1970). Эта формула проверена на животных обоих полов и известного возраста и не противоречат данным по *C. simum* (Hillman-Smith, 1986). Таким образом, возраст ЧН к моменту его гибели составлял около 20 лет.

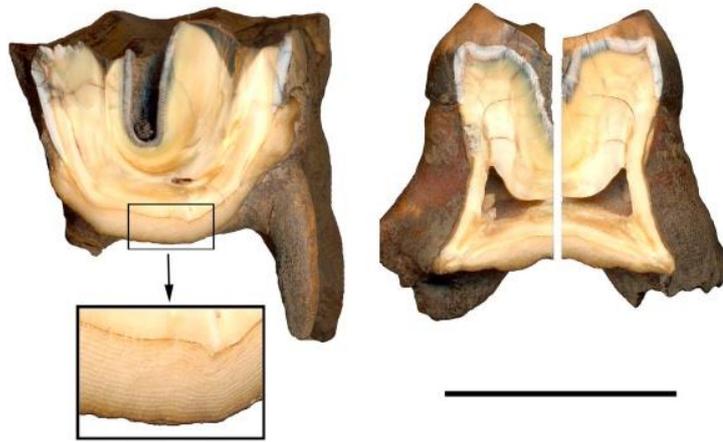


Рис. 5 Прил. Вертикальные срезы М1 (вдоль и поперёк), и годовые слои цемента в корневой подушке (в прямоугольной вставке). Шкала: 5см (Kirillova et al., 2017, Fig. 3)

ПРИЛОЖЕНИЕ 6 (к главе 3)

Описание остатков бизона с р. Раучуа

Промеры и состояние костей бизона с р. Раучуа

Многие кости погрызены и/или повреждены. Позвонки, *F-3246/32-41*, один шейный, остальные грудные (Рис. 6 Прил., А и В). Все остистые отростки обломаны близко к основанию, без следов погрызов. Тела многих позвонков интенсивно погрызены. Рёбра, *F-3246/17-24* левые и *F-3246/25-31* – правые, все повреждены (Рис. 6 Прил., С и D). Фрагментация произошла за счет слома костей. На некоторых следы зубов и/или остатки мягких тканей.

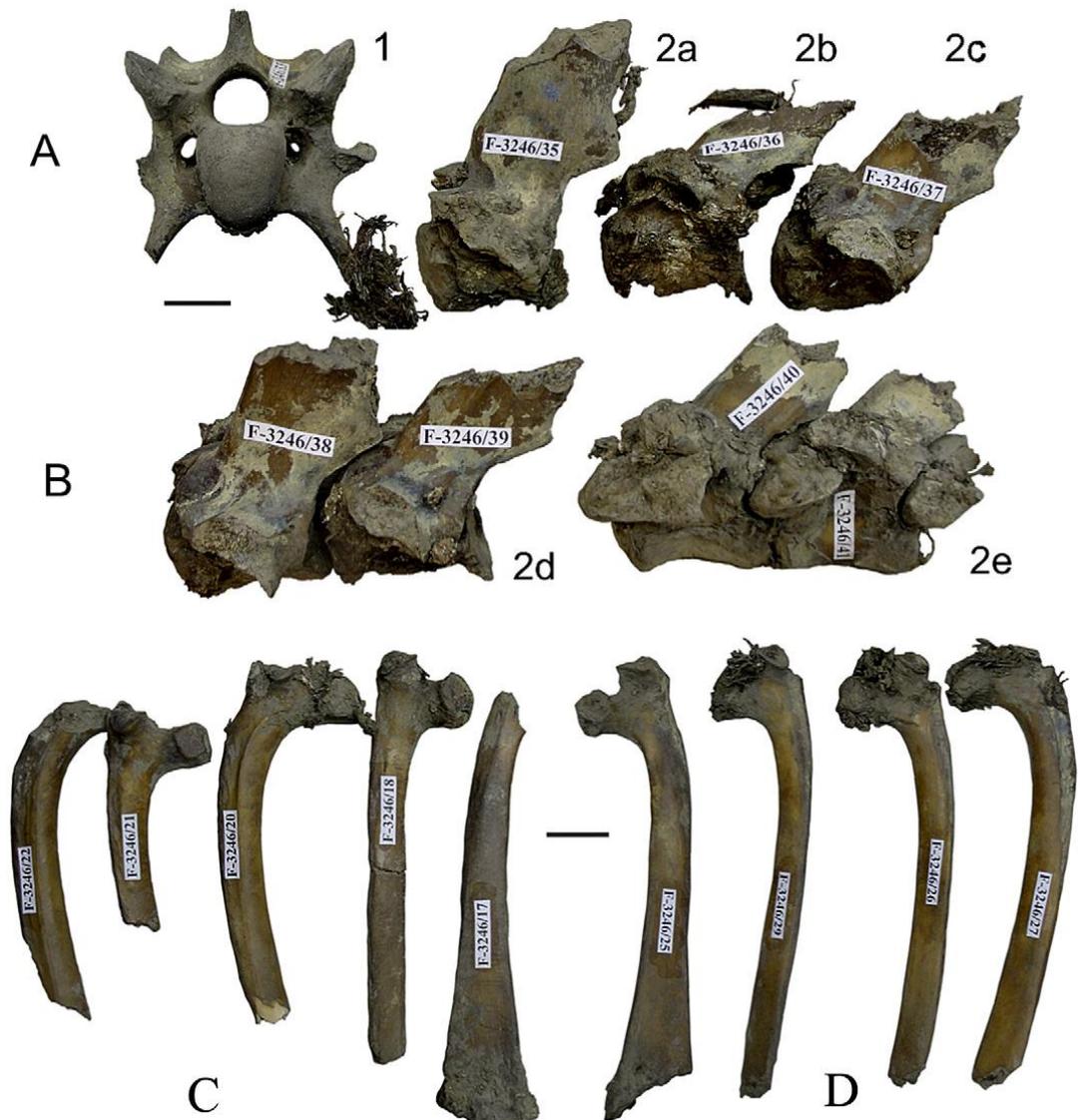


Рис. 6 Прил. Позвонки и ребра бизона с р. Раучуа. А – шейный позвонок. В – грудные позвонки с остатками мягких тканей; остистые отростки повреждены; на телах позвонков глубокие погрызы. С – левые рёбра. D – правые рёбра. Шкала: 40 мм (Kirillova et al., 2015c, Fig. 3)

Плечевые кости. *F-3246/10* левая и *F-3246/9* правая (рис. 7 Прил., В, С). На левой сгрызен большой бугор проксимального эпифиза, повреждена головка у основания. Вр – 130.2; Sd – 48.3. Правая кость целая, с остатками мумифицированных мягких тканей. GLC – 350.0; Sd – 50.0. Предплечье *F-3246/11*, правое (Рис. 7 Прил., Е). Обе кости, локтевая и лучевая, целые, сросшиеся. На диафизах тонкие следы от зубов хищника (скусывание мяса резцами?). Лучевая кость: GL – 391.7; Вр – 107.0; Bd – 94.4; SD – 54.8. Локтевая кость: GL – 471.2, длина олекранона LO – 133.3, минимальная ширина олекранона SDO – 72.5. Предплечье *F-3246/13-14*, левое (Рис. 7 Прил., D, F). Проксимальная часть локтевой кости отломана, бугор скрыт под высохшими мягкими тканями.

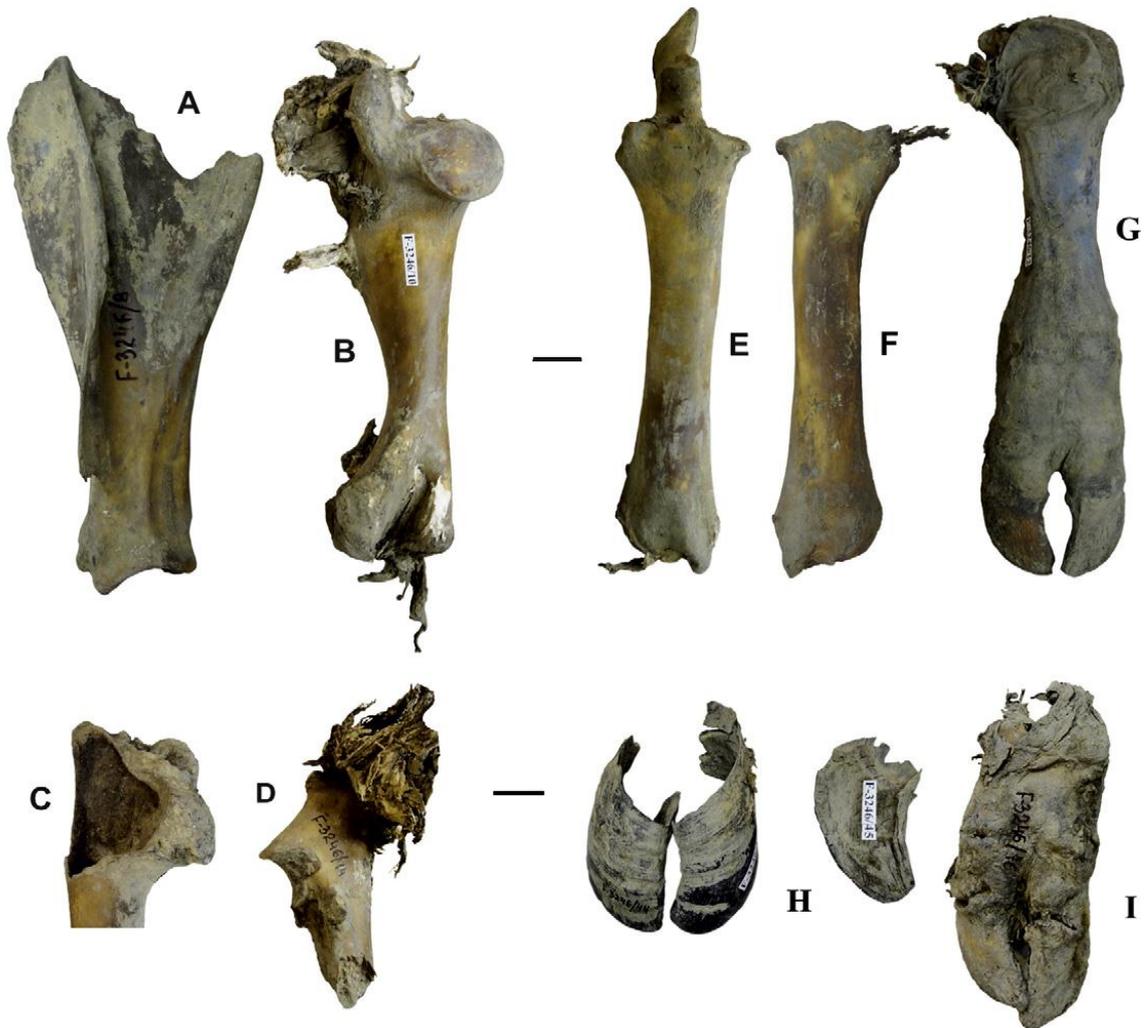


Рис. 7 Прил. Кости грудного пояса бизона с р. Раучуа. А – лопаточная *F-3246/8*. В – левая плечевая кость с остатками мягких тканей *F-3246/10*. С – проксимальный сустав правой плечевой кости, обглоданный крупным хищником, *F-3246/9*. D – проксимальная часть левой локтевой кости с остатками мягких тканей *F-3246/14*. Е – правое предплечье *F-3246/11*. F – левая лучевая кость *F-3246/13*. G – правая передняя автоподия (пять и фаланги пальцев) *F-3246/12*. H – роговые чехлы копыт *F-3246/43-45*. I – левая дистальная часть конечности *F-3246/16*. Шкала: 40 мм (Kirillova et al., 2015c, Fig. 4)

Пястная левая *F-3246/15*, целая (Рис. 8 Прил., в центре в рамке). GL – 240 мм. Вр – 75 мм. Bd – 80 мм. Индекс GL/SD, соответственно, для бизона *Tsiigehtchic* и *Blue Babe* составляют: 223/58 и 200/52 (Zazula et al., 2009). GL и относительная грацильность пястной кости у бизона с р. Раучуа максимальны для позднечетвертичных бизонов Голарктики.

Передние автоподии: *F-3246/12* – правая кисть, включает пястную кость, запястье и фаланги пальцев, покрытые кожей, с примазками вивианита. Местами сохранились остатки короткой рыжеватой шерсти; *F-3246/16* – левая кисть, с кожей (Рис. 8 Прил., А и В).



Рис. 8 Прил. Половой диморфизм пястных костей четвертичного бизона С-В России. В центре пясть бизона с р. Раучуа *F-3246/15*. Слева МК самок, *F-1353*, *F-1339*, *F-1348*. Справа МК самцов, *F-3072*, *F-1155*, *F-1275* (Kirillova et al., 2015c, Fig. 5)

Роговые чехлы копытных фаланг, *F-3246/43-45* были отдельно от фаланг (отмацерированы).

Тазовая кость *F-3246/5* правая (Рис. 9 А Прил.). Правая и левая стороны кости срослись, разлом прошёл практически по шву сращения. Сохранились остатки мягких тканей, особенно в вертлужной впадине. Повздошная кость погрызена. Мин. высота ilium SH – 53.5 мм. Внутренняя длина запирающего отверстия LFo – 106.5.

Бедренные кости *F-3246/6* левая и *F-3246/7* правая (Рис. 9 Прил., В, С, С1). На левой кости сильно погрызен дистальный сустав, сохранились остатки мягких тканей с обоих концов; поверхностных царапин от зубов на диафизе мало. На правой кости сильно погрызены большой вертел с сохранившимся сухожилием и дистальный сустав. Имеются глубокие борозды от клыков в губчатой ткани кости на обоих концах кости; на диафизе – многочисленные поверхностные царапины. GLC – 454.3; SD – 48.7.

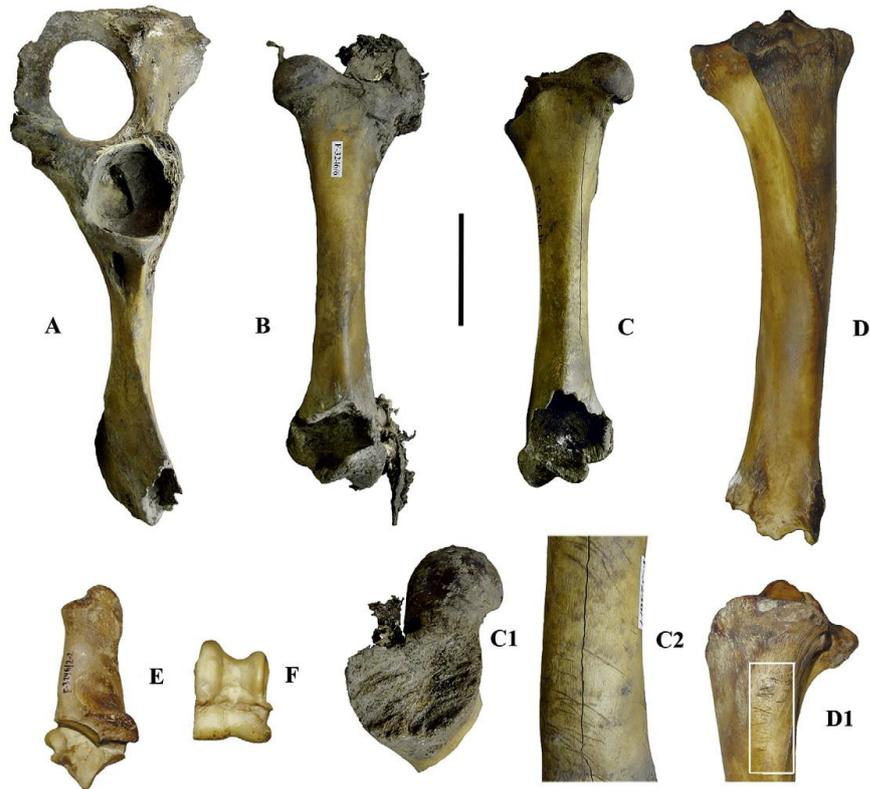


Рис. 9 Прил. Кости заднего пояса конечностей бизона с р. Раучуа. А – таз *F-3246/5*. В – левая бедренная *F-3246/6*. С – правая бедренная *F-3246/7*, дистальный эпифиз погрызен. С1 и С2 – следы клыков крупного хищника на проксимальном эпифизе и диафизе. D – большая берцовая кость *F-3246/2-1*. E – пяточная кость *F-3246/2-2*. F – астрагал *F-3246/2-3*. Шкала: 100 мм (Kirillova et al., 2015, Fig. 5)

Бедренная кость *F-3246/2-1* правая, целая (Рис. 9 Прил., D). Поверхностные короткие следы зубов хищника идут перпендикулярно длинной оси кости на верхней внутренней (medial) части диафиза. В проксимальном эпифизе бугорок для крестовидной связки коленного сустава имеет овальную форму и заходит на диафиз ниже проксимальной суставной поверхности. На небольшом внешне-заднем участке эпифиза виден шов в месте срастания с диафизом. Кость относительно грацильная за счёт небольшой ширины диафиза. GL – 450 мм. Вр – 130. Vd – 80.

Таранная кость *F-3246/2-3* правая, целая (Рис. 9 Прил., F). GL – 86 мм, ширина верхнего и нижнего суставных блоков по 61 мм, толщина кости 51 мм.

Пяточная кость *F-3246/2-2* правая, целая (Рис. 9 Прил., E). GL – 182 мм. Имеет заметно вытянутую форму за счёт относительно небольшой ширины тела кости.

Лодыжковая кость *F-3246/2-4* правая, целая. GD – 40.1 мм.

В Таблице 3 Приложения приведено сравнение промеры трубчатых костей древних бизонов.

Таблица 3 Прил. Промеры и индексы крупных трубчатых костей бизона с р. Раучуа и других ископаемых бизонов северо-востока Азии (Kirillova et al., 2015c, Table 1)

Measurements, mm, and indices	Region of Russia	
	Rauchua mouth (Chukotka)	North East Siberia (collection of the Ice Age Museum)
Radius		
1. Greatest Length	384	327.0-363.0
2. Breadth of the diaphysis	54	47.2-66.8
Index 2:1	13.8	13.8-18.3, mean = 16.54
Metacarpus		
1. Greatest Length	239	207-233
2. Breadth of the diaphysis	49	40.4-61.2
Index 2:1	20.5	18.5-27.8, mean = 23.3
Tibia		
1. Greatest Length	450	388.0-457.0
2. Breadth of the diaphysis	55.5	49.3-58.7
Index 2:1	12.3	11.0-14.0, mean = 12.7

Размеры. Согласно имеющимся представлениям, первобытные бизоны, населявшие в плейстоцене Европу и северо-восток Сибири, мельчали к голоценовому времени и трансформировались соответственно в современного европейского зубра *Bison bison bonansus* и американского лесного бизона *B.b. athabascae*, который исчез на территории Якутии в голоцене, но сохранился до нашего времени на северо-западе Канады (Русанов, 1975; Флёрв, 1977; Зубр, 1979). Вместе с тем для Верхнего Приобья и прилежащих территорий зафиксированное около 30 тысяч лет назад измельчание *Bison priscus* сменилось в сартанское время увеличением размеров тела (Васильев, Оводов, 2009). При этом, исходя из особенностей строения пястных костей бизонов региона, предполагается существование трёх пространственно-временных форм *Bison priscus*: равнинной лесостепной, равнинной степной и горно-степной (там же.). Для бизона с р. Раучуа палеосреда реконструирована по палеоботаническим данным, и её можно отнести к условиям тундры.

Пол и возраст бизона с р. Раучуа

Пол. У рецентных бизонов половой диморфизм ярко выражен, он проявляется также на черепе и костях скелета. Самцы крупнее и массивнее самок. То же и у ископаемых бизонов, на что обращал внимание ещё И.Д. Черский (1891). Б.С. Русанов (1975) отмечал большую массивность пястных костей у взрослых самцов, вследствие большей ширины диафизов, проксимального и дистального концов костей. Несмотря на то, что методики определения пола по МК костям хорошо разработаны, отнесение пясти к кластеру самок довольно условно (Kirillova et al., 2015). Визуально эта кость также скорее может быть отнесена к самкам (относительно узкий диафиз, небольшая ширина дистальной части).

Сравнение размеров и пропорций пясти бизона с р. Раучуа с таковыми других средне-позднечетвертичных бизонов Северо-Востока России и севера Северной Америки (Зубр, 1979; Widga, 2006; Lewis et al., 2007; Wilson et al., 2008) и материалами из коллекции Ф. Шидловского (43 пястных кости) показало, что она выходит за пределы практически всех описанных экземпляров. Есть только два близких случая по длине: из Якутии – самца из среднеплейстоценовых отложений (Русанов, 1975) и две с территории США – ?самца позднеплейстоценового и раннеголоценового возраста (Wilson et al., 2008). Однако по пропорциям пястная кость *F-3246/15* не имеет аналогов.

Индивидуальный возраст. Отсутствие черепа и зубов исключило возможность определения возраста по наиболее надежному показателю – регистрирующим структурам зуба. Вместе с тем, морфология и морфометрия костей позволяет дать приблизительную оценку возраста. Хорошо дифференцированный шерстный покров указывает на взрослую особь. Все эпифизы крупных трубчатых костей полностью срослись с диафизами. Сроки их срастания у современных *B. bonasus*, *Bos taurus* и древнего бизона различны. У последнего к 5,3 годам прирастают оба эпифиза бедренной, проксимальный эпифиз берцовой, тубер пяточной, олекранон локтевой и дистальный эпифиз лучевой (Duffield, 1973; Vement, Vasmajian, 1996). Судя по тому, что срастание на указанных элементах скелета произошло полностью и шов прослеживается не на всём протяжении, возраст бизона с р. Раучуа был больше. Одновременно с этим, прирастание эпифизов на позвонках произошло на некоторых экземплярах неодинаково, спереди – полностью, сзади – частично. У современных *Bison bonasus* полное прирастание эпифизов позвонков происходит к 6 – 8 годам (Koch, 1935; Roskosz, 1962). Отсутствие выраженных возрастных изменений и патологий на костях исключают старый и матерый возраст животного. Таким образом, возраст зверя составлял на момент гибели не менее 5 – 6 и не более 7 – 8 лет.

ПРИЛОЖЕНИЕ 8 (к главе 3)

Контрфорсы на плюснах других крупных парнопалых

Контрфорсы на МТ крупных оленей. На четырёх МТ самого **крупного** из оленей, *Megaloceros* (Алтай), наиболее близкого к бизону по массивности, этот признак вообще отсутствует, как и периостические изменения компакты. Из двух исследованных МТ ископаемого благородного оленя, *Cervus elaphus* (Алтай и С-В России), признак выражен на обеих. Из четырёх правых МТ *Alces*, три из которых происходят с Алтая (ископаемые) и один из северо-востока России (современный), он выражен на всех (Рис. 11 Прил.), в одном случае – сильно. Во всех случаях *контрфорсы* расположены с внутренней стороны МТ. На МТ (ископаемый – 2 экз., современный – 7 левых костей) северного оленя, *Rangifer*, признак либо не выражен, либо выражен очень слабо в виде первичных «островков».



Рис. 11 Прил. Контрфорсы на МТ лося: ископаемого (*F-2612*, Якутия; *F-879*, *F-1442*, Алтай) и современного, *F(R)-316* (Якутия). Шкала: 10 см (Kirillova et al., 2019)

Возможно, слабая выраженность контрфорсов на МТ северных оленей (Рис. 12 Прил.) связана с относительной молодостью оленей из коллекции (взрослые, но не матёрые) и с особенностями локомоции: передвижение по пересечённой, заболоченной и кочковатой местности ведёт к большей разнонаправленности движения суставов и конечностей. Отчасти роль контрфорсов может играть строение их МТ (сдвинутость внутренней части относительно наружной и глубокие ложбины на передней и особенно на задней поверхностях).



Рис. 12 Прил. МТ северного оленя с Северо-Востока России. Современные: *F(R)-305*, *F(R)-307*, *F(R)-303*, *F(R)-274/16*, *F(R)-308*, *F(R)-306* (Западная Чукотка). Ископаемый: *F-590* (Б. Куропаточья). Контрфорсы не выражены. Шкала: 10 см.

Отсутствие изменений компакты на МП гигантских оленей, которые считаются членами преимущественно межледниковых сообществ и обитателями влажных лугов, можно увязать с более мягкими условиями среды, специфическими ландшафтами и одиночным образом жизни.

ПРИЛОЖЕНИЕ 9 (к Главе 5)

Причины почернения остатков крупных млекопитающих

1. Причины и пути преобразования остатков млекопитающих, связь преобразований с составом кости

Кость представляет собой сложный композит белковой (коллаген и остеокальцин) и минеральной (биоапатит) составляющих. Её разложение происходит по трём направлениям диагенеза: (1) химическое разрушение органической фазы: происходит только в средах, которые геохимически стабильны для костного минерала; (2) химическое разрушение минеральной фазы. В большинстве сред кости не находятся в термодинамическом равновесии с почвенным раствором; растворение минерала подвергает коллаген биоразрушению, вслед за которым обычно следует (3) биологическая – микробная – атака, которая приводит к микробиологическому разрушению вещества. Она также происходит путем начальной деминерализации; поэтому пути 2 и 3 по функции эквивалентны. Однако в кости по пути 3 повреждение более локализовано, чем по пути 2, и поэтому области, эквивалентные пути 1, могут существовать за пределами этих зон разрушения (Collins et al., 2002). Композитное вещество кости может быть разрушено в результате потери органической (коллагеновой) фазы либо в результате длительного, медленного разложения, либо в результате ускоренного разрушения, вызванного нагревом или условиями нахождения во вмещающих отложениях. Это чисто химическое разложение коллагена приведет к образованию костей с превосходной гистологией, которые могут сохраниться в течение геологического времени, если они будут стабилизированы вторичным осаждением минералов (там же).

2. Почернение остатков млекопитающих

Черный цвет органических материалов обычно ассоциируется с воздействием огня и является продуктом неполного сгорания растительности, кости, мягких тканей и др. Обугленность остатков огнём, сопровождается разрушением органической части. Внешнюю схожесть с обугливанием приобретают также кости, подвергшиеся разным видам воздействия.

Минерализация солями

Сходство (по цвету) с обугливанием могут приобретать остатки млекопитающих в аллювиальных отложениях, отложенных на водоупоре и с проточной водой, насыщенной солями железа и марганца. В низовьях р. Волга на водоупорных глинах в основании черноморского аллювия многие кости, но не все, из костеносного горизонта приобрели цвет с поверхности тёмно-бурый до чёрного (Рис. 13 Прил.); более мелкие кости прокрашены полностью. Окрашивание в чёрный цвет остатков древних млекопитающих непирогенной природы известно в Нидерландах; разновозрастные кости, прежде объединяемые понятием

«black bone fauna» претегеленского возраста, чёрного и чёрно-бурого цвета и большого удельного веса, сильно минерализованы.



Рис. 13 Прил. Чёрный цвет таранной кости крупного носорога вследствие воздействия солей железа и марганца солей железа и марганца. А – вид спереди. В – вид сзади. Шкала: 5 см.

Образец без номера из частной коллекции (Kirillova et al., Fig. S3, 2021)

Действие биотических факторов

На цвет ископаемой кости повлияли также биотические факторы окружающей среды, которые могут значительно варьировать в пространстве и во времени (Drees, 1986). Чёрный цвет приобретают остатки современных млекопитающих за счёт суммарного воздействия микроорганизмов и влажной среды, в том числе в отложениях высоких широт. Изучение приповерхностного в песчаных отложениях захоронения давностью менее 100 лет на о. Белый в Карском море выявило значительно почернение остатков (Рис. 14 Прил.). Согласно архивным данным РЦСМЭ, воздействие термических факторов исключено (Плетянова, 2016). Залегание в сезонно-активном слое обеспечило доступ влаги, кислорода и микроорганизмов, что привело к поверхностному почернению останков.



Рис. 14 Прил. Окрашивание черепа в условиях современной тундры вследствие деятельности микроорганизмов, фото И. В. Плетяновой (Kirillova et al., 2021, Fig. S4)

Хорошо известны т.н. болотные мумии, обнаруживаемые в торфяных пластах на севере Европы (Дания, Нидерланды, Великобритания, Швеция). Их сохранность вызвана действием дубильной кислоты, выделяющейся при формировании торфяника за счёт преобразования растительных остатков и предохраняющей останки людей без гниения (Giles, 2020). Длительное пребывание в болоте без доступа кислорода придаёт телам тёмно-коричневый, до чёрного, цвет (Рис. 15) за счёт естественной консервации мёртвого тела: под воздействием гуминовых кислот, образующихся при разложении растительных остатков, минеральная компонента растворяется и вымывается из трупа.



Рис. 15 Прил. Торфяная мумия «Человек из Толлунда», Дания (фотография из интернета).

https://tn.fishki.net/26/upload/post/201504/14/1501457/1408114435_4.jpg

Потемнение органических остатков происходит и в почвенных слоях за счёт гуминовых кислот.

Деятельность бактерий-термофилов в холодных условиях

Эксперимент с трупом погибшего естественной смертью бизона показал, что даже при температуре воздуха -34°C внутри туши происходили процессы брожения, подобно компостной яме; только после вскрытия брюшины и извлечения внутренних органов процессы прекратились (Guthrie, 1990). Это явление хорошо известно профессиональным охотникам: при -40°C мясо не освежёванного и не выпотрошенного изюбря или лося становится непригодным в пищу менее чем через сутки (личное сообщение уссурийского охотника Александра Барыльника, 1986 г.). Замораживанию препятствуют термоизолирующая шкура и процессы брожения в ЖКТ, вызванные деятельностью микроорганизмов, от которых и запускается процесс гниения. До обугливания тканей у трупов, лежащих на поверхности земли, процесс не доходит, т.к. их раньше поедают хищники (Hauney, 1981, 1982, 1988) или личинки насекомых (Guthrie, 1990).

Наиболее обычными ловушками-депозитариями в зоне многолетней мерзлоты служат промоины, заполненные оттаявшим грунтом, илистое дно водоёмов, «раскисшие» едомные оползни, ледяные трещины и т.д. Гранулометрический состав вмещающих отложений не менее важен: в случаях с наиболее полно сохранившимися трупами крупных плейстоценовых млекопитающих отмечена их тонкая зернистость и вивианитовая минерализация мягких тканей (Guthrie, 1990; Voeskrov et al., 2011; Fisher et al., 2014); последнее указывает на отсутствие кислорода. Вивианитизация может быть признаком межледниковой (интерстадиальной) обстановки (Kirillova et al., 2021).

Как только организм становится частью литосферы, начинаются процессы посмертных изменений. В качестве агентов могут выступать бактерии-термофилы и биохимические процессы, резко меняющие состав среды, в которой идёт процесс. В ветеринарии для утилизации трупов сельскохозяйственных животных используют так называемые биотермические ямы: специально обустроенные термостойкие водонепроницаемые сооружения с регулируемой подачей воздуха. В них плотно уложенные трупы за 20 суток разогреваются до температуры 65° С. При таких условиях процесс разложения трупов в яме заканчивается за 40 суток с образованием однородного компоста (Большой энциклопедический словарь, 1998). Подобным же образом разлагается навоз скота (Львов, 1953).

Отметим, что если в отложениях едомы обычно мало растительных остатков и другой органики, то **в аласовых отложениях растительный детрит обилен и свидетельствует о богатом травяном покрове в прошлом.** Позднеплейстоценовые пастбища, часто расположенные в аласовых котловинах, изобиловали также навозом травоядных (Kirillova et al., 2016a). Предположим, что всё вместе это создавало подходящие условия для создания «биотермических ям» ледникового периода. Однако навоз и трава разогреваются до температуры не более 50–60°, при уплотнении до 70°С. У термофильных бактерий максимальная температура развития 50–60°С, до 70°С – у единичных видов (de Bertoldi et al., 1983). Высокие температуры подавляют рост большинства присутствующих в компосте микроорганизмов, замедляя разложение органики. Лишь несколько видов термофильных бактерий проявляют метаболическую активность выше 70 ° С: *Bacillus stearotherophilus*, *Bacillus subtilis*, *Clostridium* sp. грамотрицательные, аэробные: род *Thermus* (de Bertoldi et al., 1983). Сено и стога (диаметр и высота не менее 2–3 м, при условии теплоизоляции) начинают гореть через 2–4 недели (2 недели – бобовые, 4 недели и более – злаки), если температура воздуха более 35° (Таубкин, 2016). Дождь и понижение температуры резко снижают температуру внутри стога. Такие процессы не смогут обуглить кости, рога и т.п., но могут привести к самовозгоранию, при котором температура достигает 200–300° С; однако в этом случае происходит пирогенное обугливание.

Обугливание за счёт «мокрого» (кислотного) озоления

Отсутствие огня как агента, вызвавшего обугливание остатков из мерзлоты, выявлено исследованием двух фрагментов образца *F-1990* (с поверхности и из внутренней части) на инфракрасном спектрофотометре Paragon 500 Perkin Elmer; определена значительная деструкция ортофосфатов при хорошей сохранности органического вещества и малом количестве минеральной компоненты как на его поверхности, так и внутри (Kirillova et al., 2021).

Химические и физические процессы преобразования мёртвого органического вещества сначала протекают за счет жизнедеятельности микроорганизмов. Подобные процессы приводят к саморазогреванию и самовозгоранию плохо высушенного сена в тюках и копнах, см. выше. Под толщей воды органические остатки оказываются в условиях ограниченного доступа кислорода. Тогда их преобразование происходит в восстановительной среде под воздействием анаэробных бактерий – *гелификация* (Химические вещества..., 1980). При избытке кислорода происходят процессы *фюзенизации* органических веществ – т.е. окисление, выражающееся в обуглероживании и почернении (Геологический словарь, 1978; Chen et al, 2020).

Изучение проб, взятых с самых почерневших мест нижней челюсти и носового рога шерстистого носорога с р. М. Куропаточья (*F-507, F-509*), показали отсутствие пирогенного воздействия.

ПРИЛОЖЕНИЕ 10. Термины и сокращения

Термины

В работе использованы русифицированные версии англоязычных терминов, которые на русском языке не имеют точного аналога:

Дворфизация, от слова dwarfism=карликовость и dwarf=карлик – процесс уменьшения размеров (зубов) мамонта, конечным результатом которого является карликовая, а не просто мелкая форма.

Браузер – потребитель листовенно-веточного корма.

Грейзер – потребитель травяного корма.

Сокращения

ФК – фаунистический комплекс

РС – регистрирующая структура

ЧН – чондонский носорог

МТ – метаподия

МС – метакарп, пясть

МТ – метатарс, плюсна

С-В – Северо-Восток

с-в – северо-восточный и т.д.