

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МАМОНТОВОЙ ФАУНЫ ЮГА СИБИРИ

Выявлено, что в позднем неоплейстоцене территория Алтае-Саянской горной области находилась на границе Европейско-Сибирской и Центрально-Азиатской зоогеографических подобластей Палеарктики. Существование границы подтверждается пересечением в регионе ареалов многих узкоспециализированных видов млекопитающих. Рассчитаны индексы сходства фауны крупных млекопитающих Алтае-Саянской горной области с сопредельными регионами. Выявлено, что одним из ключевых элементов этой границы являлась территория Минусинской котловины. Благодаря высокому разнообразию ландшафтов в регионе был богатый видовой состав крупных млекопитающих, сочетающий как арктические, так и центральноазиатские виды.

Ключевые слова: мамонтовая фауна; неоплейстоцен; зоогеография; ареалогический метод; индекс сходства; Минусинская котловина; юг Сибири.

Введение

Алтае-Саянская горная область располагается на юге Средней Сибири и представляет собой сочетание различной высоты горных хребтов и межгорных котловин. Рельеф региона, особенно его орографическая специфика, вносит много изменений в зональность климата и оказывает сильное воздействие на движение воздушных масс. Различная абсолютная высота хребтов, экспозиция склонов, увлажненность территории, широта местности способствуют широкой дифференциации ландшафтов Алтае-Саянской горной страны [1].

На севере Алтае-Саянской области располагается Минусинская межгорная котловина. Эта котловина представляет собой систему разнообразных по конфигурации и размерам впадин, разделенных поднятиями субширотного простирания. Административно территория включает в себя юго-западную часть Красноярского края и северную и центральную части Республики Хакасия. Границами котловины на юге и востоке являются системы хребтов Западного и Восточного Саян и Кузнецкого Алатау. Минусинская котловина состоит из трёх крупных впадин: Северо-Минусинской, Сыдо-Ербинской и Южно-Минусинской [2]. Благодаря высокому разнообразию ландшафтов в пределах котловины в настоящее время регион является южной частью переходной зоны между Восточной и Западной Сибирью, по которой проходит важнейшая зоогеографическая граница Палеарктики – Енисейский зоогеографический рубеж [3].

Поскольку климат Алтае-Саянской области обусловлен в первую очередь рельефом, то высокое разнообразие ландшафтов было характерно для региона и ранее. Фактические материалы как по фауне, так и по флоре хорошо это подтверждают [2, 4]. Исходя из этого, можно предполагать, что современная зоогеографическая граница существовала в регионе и ранее. В настоящей статье рассмотрена возможность существования зоогеографической границы на севере Алтае-Саянской области в позднем неоплейстоцене.

Материал и методы исследования

В статье проведен зоогеографический анализ фауны крупных млекопитающих Минусинской котловины и

сопредельных регионов. Сделана попытка наиболее полно отразить информацию о фауне крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена на юге Сибири, для этого использован как фактический материал, так и литературные данные.

Список фауны котловины составлен на основе материалов, собранных и исследованных автором (коллекции палеонтологического музея Томского государственного университета (г. Томск); зоологического музея Хакасского государственного университета – (г. Абакан); Минусинского краеведческого музея им. Н.М. Мартынова (г. Минусинск); Хакасского национального краеведческого музея им. Л.Р. Кызылова (г. Абакан). Кроме этого, использованы опубликованные данные по ископаемой териофауне региона [2; 5–12]. Данные по современной фауне котловины взяты из [13–16]. На основе анализа литературных данных составлены списки фаун сопредельных регионов: юго-восток Западной Сибири [17–23], Алтай [4; 24–29], Прибайкалье [30–38].

Для оценки зоогеографического положения регионов Южной Сибири применен ареалогический подход. В данной статье показаны границы распространения центральноазиатских и арктических видов на юге Сибири в позднем неоплейстоцене. Построение ареалов весьма наглядно показывает границы зоогеографических биохорий. Поэтому данный метод всегда играет большое значение в зоогеографических исследованиях.

Также для оценки степени сходства и различия фаун отдельных регионов в работе использованы индексы сходства Симпсона и Чекановского–Сёренсена. Оба индекса вычислялись в процентах.

Индекс Симпсона:

$$R = C/N_1,$$

где C – количество общих таксонов для обеих выборок; N_1 – общее число таксонов в меньшей выборке.

Индекс Чекановского–Сёренсена:

$$ICS = 2a/(n_1 + n_2),$$

где a – число вариантов, общих для обоих сравниваемых списков; n_1 – число вариантов в 1-м списке и n_2 – число вариантов во 2-м списке.

Индекс Симпсона показывает степень сходства двух указанных фаун по критерию наличия видов в обеих фаунах, поэтому данный критерий хорошо показывает именно общность фаун. Для разделения фа-

ун лучше подходит индекс Чекановского–Сёренсена. Этот индекс линейно зависит от различий сравниваемых фаунистических списков по числу видов, а также от относительного числа общих видов в сравниваемых списках. Поэтому этот индекс оценивается как наиболее адекватный при измерении сходства между списками по качественным данным [39].

Сокращения, принятые в работе: Ю-М – Южно-Минусинская впадина; С-Е – Сыдо-Ербинская впадина; С-М – Северо-Минусинская впадина; ТО – Томская область; НО – Новосибирская область; КК – Кузнецкая котловина; Ал – Алтай; МК – Минусинская котловина; ПА – Приангарье; ЗБ – Забайкалье.

Фауна крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена Минусинской котловины

В палеофаунистическом отношении наиболее изученной частью Минусинской котловины является Северо-Минусинская впадина. На территории этой впадины известно множество крупных местонахождений четвертичных млекопитающих. В основном эти местонахождения относятся ко второй половине позднего неоплейстоцена (каргинское и сартансское время). Материал из местонахождений, расположенных в двух других впадинах, также относится преимущественно к этому временному интервалу. Возраст местонахождений подтверждается как их геологическим строением, так и большим количеством радиоуглеродных датировок, полученных по костному материалу и древесному углю [6, 9 и др.].

Основная часть местонахождений, содержащих костные остатки четвертичных млекопитающих связана в регионе с многочисленными стоянками палеолитического человека [7]. Кроме этого, на территории котловины известны ряд пещерных местонахождений зоогенного генезиса [9] и несколько естественных местонахождений аллювиального типа [40–42].

Каждый из этих типов тафоценозов имеет свои особенности в сравнении с другими. Так, материалы из зоогенных накоплений пещер отражают локальные особенности фауны. При этом материал в них будет крайне выборочным потому, что накопление ископаемых остатков в них напрямую связано с избирательностью хищников, населявших данные пещеры. Кроме того, большая часть материала (до 80–90% остатков, в некоторых пещерах) в таких местонахождениях становится неопределенной в результате пищевой активности животных [18]. Схожими недостатками обладают и материалы с палеолитических стоянок. Но зато в местонахождениях такого типа наблюдаются большие скопления остатков доминантных представителей фауны. В естественных местонахождениях аллювиального типа видовые составы зачастую представлены более полно. Однако такие материалы нередко бывают переотложенными. Таким образом, чтобы получить наиболее полные и достоверные данные по составу ископаемой фауны, желательно привлекать данные из как можно большего количества место-

нахождений, при этом желательно, чтобы данные местонахождения имели разный генезис.

Анализ имеющихся данных позволил установить, что в позднем неоплейстоцене на территории Минусинской котловины обитало не менее 42 видов крупных млекопитающих (табл. 1).

Местонахождений, содержащих остатки млекопитающих первой половины позднего неоплейстоцена, в регионе крайне мало [2]. Поэтому сложно достоверно оценить состав фауны для этого временного промежутка. Наиболее вероятно, что он мало чем отличался от фауны второй половины позднего неоплейстоцена и также носил смешанный характер. Подтверждением этого можно считать совместное обитание животных лесных биоценозов (*Cervus elaphus*, *Capreolus pygargus*, *Ursus* sp.) и открытых тундростепных ландшафтов (*Saiga tatarica*, *Rangifer tarandus*, *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis* и др.).

Во второй половине позднего неоплейстоцена на территории Минусинской котловины наиболее многочисленны были копытные. В это время в фауне млекопитающих доминировали крупные стадные копытные, населявшие открытые ландшафты – лошади, бизоны, северные олени, архары. Это подтверждается как высоким процентом остатков этих животных, так и тем, что они известны практически во всех местонахождениях региона [5, 6 и др.]. В меньшей степени встречаются остатки животных, населяющих лесные биоценозы. Также большой процент видов составляют представители горных ландшафтов, хотя их остатки представлены в основном единичными находками [9, 37, 43]. Эти факты свидетельствуют о высоком ландшафтном разнообразии региона, что позволяло животным с весьма различной экологией обитать на относительно небольшой площади.

Следует отметить, что существенных различий в фауне региона в холодные и теплые эпохи позднего неоплейстоцена не обнаружено. Так виды, которые считаются типично лесными животными – *Cervus elaphus*, *Capreolus pygargus*, *Alces alces*, *Ursus arctos*, были достаточно обильны на протяжении всего позднего неоплейстоцена. А малое количество остатков некоторых видов (*Uncia uncia*, *Lynx lynx*, *Felis manul*, *Moschus moschiferus*, *Camelus bactrianus*, *Ovis palantis*), вероятно, связано с особенностями их экологии, которые снижали вероятность захоронения этих животных, а не с их отсутствием в регионе.

Спорным остается присутствие в позднем неоплейстоцене на территории котловины *Camelus bactrianus* и *Sus scrofa*. Оба этих вида представлены единичными экземплярами. Верхний МЗ кабана в настоящее время известен только из одного местонахождения (Новосёлово аллювиальное) и не имеет точной стратиграфической привязки, хотя по ряду косвенных признаков может быть отнесен к позднему неоплейстоцену [41]. Фаланга верблюда отмечалась И.Д. Черским [44] для местонахождения Узунжул, однако материал не имел стратиграфической привязки и не был описан, поэтому возможен и голоценовый возраст этой находки. Известно, что в голоцене домашние верблюды встречались в регионе [45].

Таблица 1

Фауна млекопитающих Минусинской впадины второй половины позднего неоплейстоцена

№ п/п	Вид	Геологический возраст (горизонт)										
		Казанцев- ский С-М	Муруктинский С-М	Каргинский			Сартанский			Современность		
				Ю-М	С-Е	С-М	Ю-М	С-Е	С-М	Ю-М	С-Е	С-М
1	<i>Lepus tolai</i>	+?	+?	+	+	+	+	+	+			
2	<i>Lepus timidus</i>			+		+			+	+	+	+
3	<i>Marmota baibacina</i>				+	+	+	+	+			
4	<i>Castor fiber</i>					+				+		+
5	<i>Canis lupus</i>			+	+	+		+	+	+	+	+
6	<i>Canis subtilis</i>			+								
7	<i>Vulpes (=Alopex) lagopus</i>					+			+			
8	<i>Vulpes vulpes</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	+
9	<i>Vulpes corsac</i>			+		+			+?			
10	<i>Cuon alpinus</i>					?				+?		
11	<i>Ursus arctos</i>	+?	+?	+	+	+	+	?	+	+	+	+
12	<i>Ursus savini rossicus</i>			+								
13	<i>Martes zibellina</i>			+		?				+	+	+
14	<i>Gulo gulo</i>			+	+	+	+		+	+	+	+
15	<i>Mustela sp.</i>	+		+	+				+			
16	<i>Meles leucurus</i>					+			+	+	+	+
17	<i>Crocuta spelaea</i>			+	+	+		+	+			
18	<i>Panthera spelaea</i>					+			+			
19	<i>Uncia uncia</i>					+				+?		+?
20	<i>Lynx lynx</i>					+				+	+	+
21	<i>Felis (=Otocolobus) manul</i>							?		+?		+?
22	<i>Mammuthus primigenius</i>	+	+			+	+	+	+			
23	<i>Equus «широкопалая»</i>	+	+	+	+	+	+	+	+			
24	<i>Equus «грацильная»</i>	+	+			+	+	+	+			
25	<i>Coelodonta antiquitatis</i>	+	+			+	+	+	+			
26	<i>Sus scrofa</i>									?	+?	+?
27	<i>Camelus bactrianus</i>							?				
28	<i>Moschus moschiferus</i>						?			+	+	+?
29	<i>Cervus elaphus</i>	+			+	+	+	+	+	+	+	+
30	<i>Capreolus pygargus</i>		+		+		+	+	+	+	+	+
31	<i>Megaloceros giganteus</i>	+	+				+	+		+		
32	<i>Alces alces</i>					?	+	+		+	+	+
33	<i>Rangifer tarandus</i>	+	+			+	+	+	+	+	+?	+?
34	<i>Ovibos pallantis</i>							?				
35	<i>Bos primigenius</i>				?			?		?		
36	<i>Bos (=Poephagus) baikalensis</i>					+	+		+			
37	<i>Bison priscus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+			
38	<i>Saiga tatarica</i>	+	+			+	+	+				
39	<i>Procapra cf. gutturosa</i>					+	+					
40	<i>Capra sibirica</i>					+	+	+			+?	
41	<i>Ovis nivicola</i>	+?	+?			?	+		+			
42	<i>Ovis ammon</i>					+	+	+	+	+	+?	

Примечание. +? – единичные находки, требующие уточнения возраста; +(?) – современные виды, населяющие Кузнецкий Алатау, Западный или Восточный Саян, непосредственно на территории котловины либо не встречаются, либо заходят эпизодически.

Сравнение фауны крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена Минусинской котловины с фаунами сопредельных территорий

В течение позднего неоплейстоцена на юге Сибири не наблюдается существенных изменений в фаунистическом составе крупных млекопитающих. Фауна первой половины позднего неоплейстоцена изучена не достаточно хорошо. В основном это связано с пробле-

мой датирования местонахождений, поскольку для радиоуглеродного метода остатки, относимые к первой половине неоплейстоцена, находятся за пределами его чувствительности, а местонахождений, датированных другими физическими методами, в настоящее время не так много [46]. Вероятно, незначительные различия в видовых составах фауны первой и второй половин позднего неоплейстоцена связаны в большей степени с недостаточной изученностью первой, а не с реальными

изменениями в составе фауны [18]. Хотя, безусловно, могут существовать и некоторые различия в разновременных фаунах, связанные как с вымиранием некоторых таксонов, так и с их миграцией. Однако в основных элементах экологическая структура фауны оставалась

неизменной вплоть до момента распада мамонтовой фауны на границе плейстоцена и голоцен. На основании этого автор предполагает, что комплексное сравнение фауны для всего позднего неоплейстоцена вполне допустимо (табл. 2).

Таблица 2
Видовой состав крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена, для различных регионов юга Сибири

№ п/п	Вид	Юго-Восток Западной Сибири			Ал	МК	Прибайкалье	
		ТО	НО	КК			ПА	ЗБ
1	<i>Lepus tolai</i>				+	+	+?	+
2	<i>Lepus timidus</i>	+	+		+	+	+	
3	<i>Marmota</i> sp.	+	+		+	+		
4	<i>Castor fiber</i>	+	+	+	+	+	+	
5	<i>Hystrix hirsutirostris</i>				+			
6	<i>Canis lupus</i>	+	+	+	+	+	+	+
7	<i>Canis subtilis</i>				+	+		
8	<i>Vulpes</i> (= <i>Alopex</i>) <i>lagopus</i>	+?			+?	+	+	
9	<i>Vulpes vulpes</i>		+	+	+	+	+	+
10	<i>Vulpes corsac</i>	+?			+	+		+
11	<i>Cuon alpinus</i>		+		+	+	+	
12	<i>Ursus arctos</i>	+	+	+	+	+	+	+
13	<i>Ursus savini rossicus</i>	+	+	+	+	+		
14	<i>Martes zibellina</i>				+	+	+	
15	<i>Gulo gulo</i>	+	+		+	+	+	
16	<i>Mustela</i> sp.			+?	+	+		
17	<i>Meles leucurus</i>	+	+		+	+		+
18	<i>Crocuta spelaea</i>	+	+	+	+	+	+	+
19	<i>Panthera spelaea</i>	+	+	+	+	+	+	+?
20	<i>Uncia uncia</i>				+	+		
21	<i>Lynx lynx</i>				+	+	+	+
22	<i>Felis</i> (= <i>Otocolobus</i>) <i>manul</i>				+	+	+	
23	<i>Mammuthus primigenius</i>	+	+	+	+	+	+	+
24	<i>Equus</i> «широкопалая»	+	+	+	+	+	+	+
25	<i>Equus</i> «грацильная»			+	+	+	+	+
26	<i>Coelodonta antiquitatis</i>	+	+	+	+	+	+	+
27	<i>Sus scrofa</i>				+?	+?		
28	<i>Camelus bactrianus</i>				+	+?		+
29	<i>Moschus moschiferus</i>					+	+	
30	<i>Cervus elaphus</i>	+	+	+	+	+	+	+
31	<i>Capreolus pygargus</i>			+	+	+	+	+
32	<i>Megaloceros giganteus</i>	+	+	+	+	+	+	+?
33	<i>Alces alces</i>	+	+	+	+	+	+	
34	<i>Rangifer tarandus</i>	+	+	+	+?	+	+	+
35	<i>Spirocerus kiakhtensis</i>				+?		+	+?
36	<i>Soergelia</i> sp.		+?					
37	<i>Ovibos pallantis</i>	+	+?	+		+		
38	<i>Bos primigenius</i>		+?	+?	+	+	+	+
39	<i>Bos</i> (= <i>Poephagus</i>) <i>baikalensis</i>			+?	+	+	+	+
40	<i>Bison priscus</i>	+	+	+	+	+	+	+
41	<i>Saiga tatarica</i>	+	+	+	+	+	+	+?
42	<i>Procapra gutturosa</i>				+	+	+	+
43	<i>Capra sibirica</i>				+	+	+	+
44	<i>Ovis nivicola</i>			+		+	+	+
45	<i>Ovis ammon</i>		+		+	+	+	+
Всего видов		22	25	23	41	42	33	27

Примечание. +? – данные по обитанию видов требуют подтверждения.

Имеющиеся на сегодняшний день данные указывают на то, что в позднем неоплейстоцене наиболее богатый фаунистический состав был характерен для территории Алтая и Минусинской котловины (табл. 2). Это обусловлено двумя факторами: разнообразием ландшафтов в предгорных районах и большим количеством пещерных тафоценозов, которые способствуют лучшему сохранению фаунистического материала. Видовые составы в этих регионах практически идентичны и

отличаются лишь отдельными элементами. Так, для территории Алтая более характерны специфические центральноазиатские виды *Hystrix hirsutirostris*, *Spirocerus kiakhtensis*, остатки которых не известны с территории Минусинской котловины. В последней, напротив, более обильны и разнообразны представители тундровых биоценозов – *Vulpes lagopus*, *Rangifer tarandus*, *Ovibos pallantis*, хотя в целом фауны этих регионов довольно близки друг другу (рис. 1).

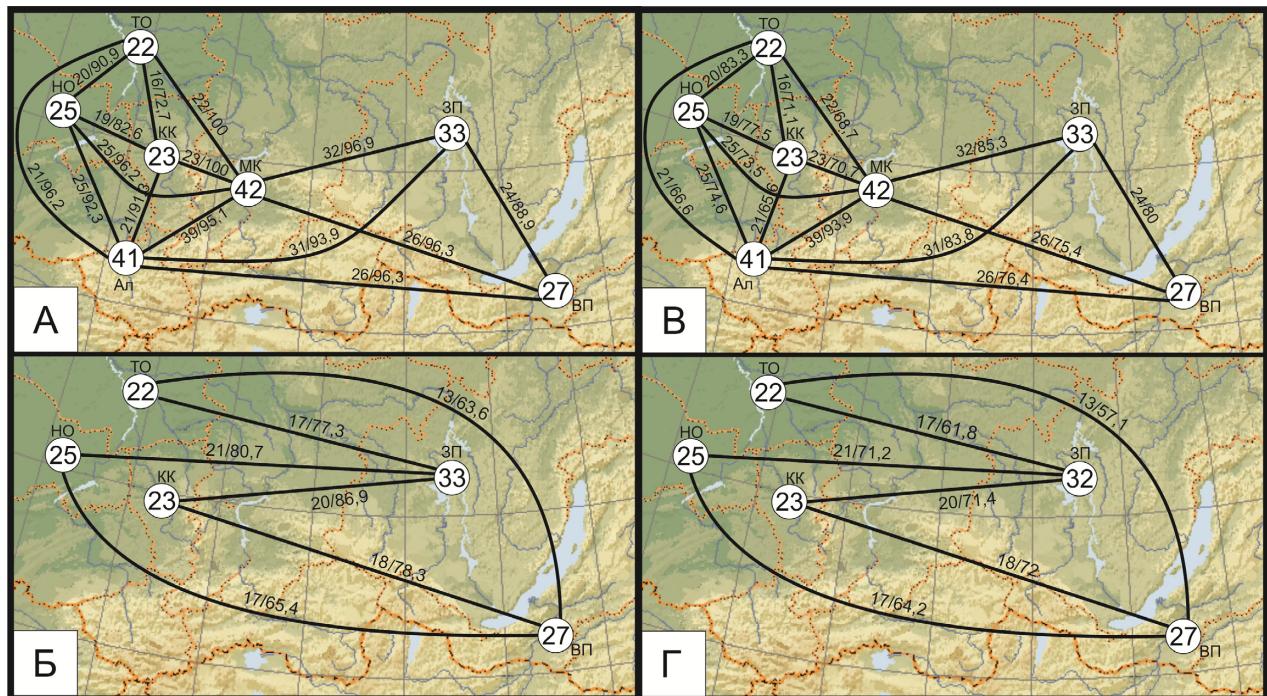


Рис. 1. Коэффициенты сходства фаун крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена в различных регионах южной Сибири (общих видов / индекс сходства). А, Б – индекс Симпсона; В, Г – индекс Чекановского–Сёренсена

Сравнивая индексы сходства фаун юго-востока Западной Сибири (Кузнецкая котловина, Томская и Новосибирская области) между собой, можно заметить, что они в целом достаточно близки друг другу. Это характерно и для территории Прибайкалья (рис. 1). При этом, если сравнивать каждый из этих регионов с Минусинской котловиной и Алтаем, то коэффициенты сходства с ними получаются ещё более высокими. К примеру, индекс сходства Симпсона между Томской областью и Кузнецкой котловиной составляет 72,7%, в то время как индекс сходства у каждого из этих регионов с территорией Минусинской котловины – 100%. Притом юго-восточная часть Западной Сибири зоogeографически более близка к территории Минусинской котловины, в то время как территория Забайкалья, напротив, ближе к фауне Алтая.

Наибольшие зоогеографические отличия наблюдаются между Томской областью и Забайкальем. Для этих регионов известно всего 13 общих видов, что составляет примерно 50–60% от биоразнообразия данных регионов (рис. 1). Также для этих регионов характерен наибольший уровень эндемизма. Немного в меньшей степени эти различия наблюдаются между Томской областью и Приангарьем (примерно 50–70%), однако и здесь они достаточно высоки. По мнению автора, территории Томской области и Забайкалья представляют собой две разобщённые фауны; первая является типичной фауной Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики, тогда как Забайкалье входило в Центральноазиатскую палеозоогеографическую подобласть. Для каждой из этих подобластей характерны узкоспециализированные виды (ТО – *Vulpes lagopus*, *Gulo gulo*, *Ovibos pallantis*; ЗБ – *Procapra gutturosa*, *Camelus bactrianus*, *Bos baikalensis*, *Spirocerus kiakhtensis*). В то же время до-

минантные представители фауны в этих регионах идентичны (*Panthera spelaea*, *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Equus* sp., *Rangifer tarandus*, *Bison priscus* и др.).

Следует отметить, что фауна Кузнецкой котловины тяготеет одновременно и к типично Западно-Сибирской фауне (Новосибирская и Томская области), и к фаунам Прибайкалья (Приангарье и Забайкалье). Индексы сходства между Кузнецкой котловиной и этими регионами примерно равны и составляют в среднем около 75%. Вероятно, это связано с принадлежностью Кузнецкой котловины к территории Алтая-Саянской горной области, наравне с Алтаем и Минусинской котловиной.

Приведённые выше данные требуют уточнения. Наиболее вероятно, что показанные зоогеографические отличия в действительности были ещё более сглаженными. Так, нет никаких сомнений, что в позднем неоплейстоцене лиса обитала на территории современной Томской области, а заяц-беляк – на территории Кузнецкой котловины, и их остатки просто ещё не обнаружены. В то же время отсутствие остатков *Capra sibirica* и *Bos baikalensis* в равнинных районах Западной Сибири, вероятно, указывает на то, что данные виды в этих районах действительно не обитали.

Сравнение границ максимального распространения (рис. 2) центральноазиатских (*Procapra gutturosa*, *Camelus bactrianus*, *Bos baikalensis*, *Spirocerus kiakhtensis*, *Vulpes corsac*) и арктических (*Ovibos pallantis*, *Vulpes lagopus*) форм подтверждает данные, полученные путём вычисления индексов сходства. Из приведённой карты видно, что в пределах Алтая-Саянской горной области происходит пересечение ареалов этих специализированных форм. Притом максимальное пересечение ареалов наблюдается на территории Ми-

нусинской котловины, где отмечено присутствие практически всех указанных видов. Тогда как для

территории Алтая преобладающими являются именно представители центральноазиатской фауны.

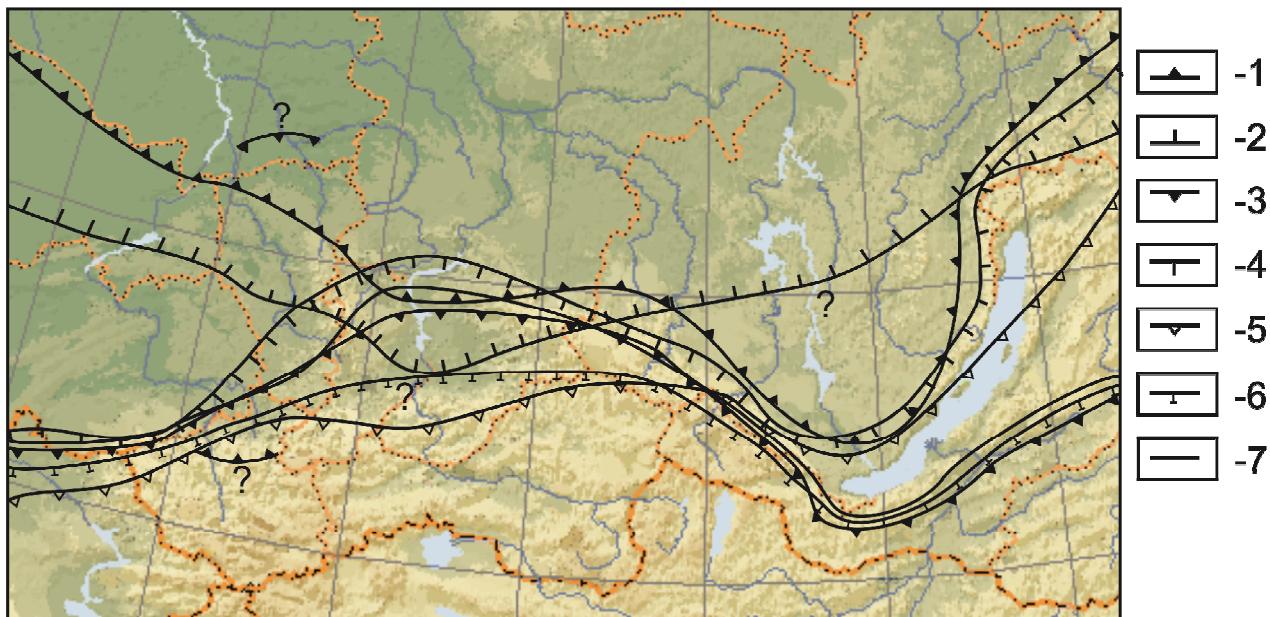


Рис. 2. Границы распространения центральноазиатских и арктических видов крупных млекопитающих:
1 – *Vulpes lagopus*; 2 – *Ovibos pallantis*; 3 – *Vulpes corsac*; 4 – *Bos baikalensis*; 5 – *Spirocerus kiakhtensis*;
6 – *Camelus bactrianus*; 7 – *Procapra gutturosa*

В настоящий момент спорным остаётся распространение двух видов рода *Vulpes* – *V. lagopus* и *V. corsac*. Так, на Алтае отмечены единичные находки остатков песца [4. С. 197], а на территории Томской области – единичная находка *Vulpes corsac* [17. С. 24]. Эти находки заметно удалены от границ основных ареалов указанных видов (находки данных видов отсутствуют на территории Новосибирской области и Кузнецкой котловины). При этом данные находки лежат внутри ареалов противопоставленных видов. По мнению автора, существуют два варианта объяснения этого явления. *Первый вариант* – в позднем неоплейстоцене ареалы песца и корсака были значительно расширены на юг и на север соответственно; тогда указанные находки не противоречат друг другу, а на территории Новосибирской области и Кузнецкой котловины их остатки просто ещё не обнаружены. *Второй вариант* – возможно, эти экземпляры не точно определены и образец с Алтая на самом деле принадлежит не песцу, а корсаку; а находка из Томской области, напротив, относится к *V. lagopus*. Такое предположение имеет основание, поскольку эти находки в значительной мере повреждены. Так, в Томской области найдена повреждённая нижняя челюсть со сломанными зубами [17. С. 24], а на Алтае – изолированные зубы и пара костей посткраниального скелета, которые отнесены к *V. lagopus* на основании более крупного размера [4. С. 197].

Обсуждение

Для позднего неоплейстоцена Э.А. Вангенгейм выделяла в Северной Азии обширную фаунистиче-

скую перигляциальную гиперзону, состоящую из северной (тундростепь с участками лесотундры) и южной подзон (холодные степи и полупустыни). Между северной и южной подзонами перигляциальной гиперзоны располагалась переходная подзона – аридная холодная степь, возможно, с участками лесостепи. Существование переходной зоны было связано с расширением ареалов центральноазиатских видов к северу и западу, а арктических к югу. В результате этого в позднем неоплейстоцене палеозоогеографические различия между Европейско-Сибирской и Центральноазиатской палеозоогеографическими подобластями, а также провинциями Европейско-Сибирской подобласти были менее резкими, чем в настоящее время [47. С. 136].

В состав фаунистического комплекса переходной подзоны входили элементы северной и южной подзон, но ни одна из групп не была особенно многочисленной. Наиболее специализированные субарктические виды – овцебык и лемминг – здесь не встречены, а также отсутствуют представители эндемичных родов Центральноазиатской подобласти – *Spirocerus*, *Poephagus*, *Procapra* [47].

Однако накопление информации по четвертичной фауне показало, что для некоторых регионов характерно присутствие как специализированных северных форм, так и видов, считающихся эндемиками Центральноазиатской подобласти. К примеру, на территории Минусинской котловины отмечено сочетание арктических – *Ovibos pallantis*, *Vulpes lagopus* [5, 6, 48], и центральноазиатских видов – *Procapra gutturosa*, *Camelus bactrianus*, *Bos baikalensis*, *Vulpes corsac* [9, 10]. Имеющиеся данные по фауне мелких

млекопитающих также подтверждают переходный характер фауны региона. На палеолитической стоянке Саженцы, сартанского возраста (22 175–21 100 л.н.), известны находки как арктических и субарктических форм (*Dicrostonyx gulielmi*, *Lemmus sibiricus*), так и центральноазиатских видов (*Allactaga* sp., *Microtus mongolicus*) [49].

Ранее высказывалось предположение о том, что в неоплейстоцене территория Алтая находилась на границе Европейско-Сибирской и Центральноазиатской зоогеографических подобластей [4. С. 230]. В настоящей работе показано, что, вероятно, в позднем неоплейстоцене вся территория Алтая-Саянской горной области находилась в приграничных районах этих подобластей. Одним из ключевых элементов этой границы была территория Минусинской котловины, в которой наблюдалась наибольшая дифференциация ландшафтов за счёт сочетания равнинных и горных участков. В результате физико-географических особенностей региона здесь наблю-

дается чётко выраженная высотная поясность, поэтому в настоящее время в регионе присутствуют все типы ландшафтов – от полупустынь до альпийских лугов и горной тундры [50].

Наиболее вероятно, что показанная зоогеографическая граница существовала и ранее. Подтверждением этого можно считать находку остатков *Procapra gutturosa* в местонахождении Шишгин лог (окрестности Минусинска). По имеющимся геологическим данным, отложения в этом логу формировались в течение среднего неоплейстоцена [51].

Из приведённого обзора умышленно исключена территория Тувинской котловины, поскольку имеющиеся в настоящее время данные [52] не позволяют полноценно рассуждать о её зоогеографическом положении. Однако, вероятно, дальнейшие исследования на территории Тувинской котловины будут способны подтвердить предположение о том, что вся территория Алтая-Саян являлась важным зоогеографическим рубежом для перигляциальной фауны.

ЛИТЕРАТУРА

- Сухова М.Г. Эколо-климатический потенциал ландшафтов Алтая-Саянской горной страны для жизнедеятельности населения и рекреационного природопользования : автореф. дис. ... д-ра геол.-минер. наук. Томск, 2009. 40 с.
- Дроздов Н.И., Чеха В.П., Хазарте П. Геоморфология и четвертичные отложения Куртакского геоархеологического района (Северо-Минусинская впадина). Красноярск : РИО КГПУ им. В.П. Астафьева, 2005. 112 с.
- Рогачёва Э.В. Птицы Средней Сибири. Распространение, численность, зоогеография. М. : Наука, 1988. 309 с.
- Деревянко А.П., Шуньков М.В., Агаджанян А.К., Барышников Г.Ф., Малаева Е.М., Ульянов В.А., Кулик Н.А., Постнов А.В., Анойкин А.А. Природа и человек в палеолите Горного Алтая. Новосибирск : Изд-во Ин-та археологии и этнографии СО РАН, 2003. 448 с.
- Абрамова З.А. Палеолит Енисея. Афонтовская культура. Новосибирск : Наука, 1979. 157 с.
- Абрамова З.А. Палеолит Енисея. Кокоревская культура. Новосибирск : Наука, 1979. 199 с.
- Абрамова З.А., Астахов С.Н., Васильев С.А., Ермолова Н.М., Лисицын Н.Ф. Палеолит Енисея. Л. : Наука, 1991. 158 с.
- Васильев С.А. Поздний палеолит Верхнего Енисея (по материалам многослойных стоянок района Майны). СПб. : Центр «Петербургское Востоковедение», 1996. 224 с.
- Оводов Н.Д. Древние звери Хакасии // Астроархеология – естественнонаучный инструмент познания протонаук и астральных религий жречества древних культур Хакасии. Красноярск, 2009. С. 189–199.
- Оводов Н.Д., Мартынович Н.В. Новые данные по млекопитающим и птицам грота Двуглазка в Хакасии // Проблемы археологии, этнографии, истории и краеведения приенисейского края. Красноярск, 1992. С. 78–83.
- Мотузко А.Н., Васильев С.Ю., Башков А.А., Еленский Ю.Н., Кравченко Е.Н., Орешников И.А. Мамонт и мамонтовая фауна позднего плейстоцена северных районов Минусинской котловины // Материалы VI Международной мамонтовой конференции. Якутск, 2010. С. 139–149.
- Kuzmin Y.V. Mammalian fauna from Paleolithic sites in the upper Yenisei river basin (Southern Siberia): review of the current zooarchaeological evidence // International Journal of Osteoarchaeology. 2011. Vol. 21. P. 218–228.
- Красная книга Красноярского края : в 2 т. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных / гл. ред. А.П. Савченко (общ. ред.), отв. ред.: Ю.Н. Литвинов, М.П. Тиунов (млекопитающие); 3-е изд., перераб. и доп. Красноярск : СФУ, 2011. Т. 1. 205 с.
- Завацкий Б.П., Рудт М.А. Териологическая коллекция Саяно-Шушенского государственного природного биосферного заповедника (крупные млекопитающие). Научные труды Саяно-Шушенского государственного природного биосферного заповедника. Шушенское, 2002. 35 с.
- Соколов Г.А. Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск : Наука, 1979. 256 с.
- Васильченко А.А., Смирнов М.Н. Современное состояние группировки северного оленя (*Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758) в Кузнецком Алатау // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. Т. 12, № 1 (5). С. 1271–1275.
- Алексеева Э.В. Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири (хищные, хоботные, копытные). М. : Наука, 1980. 188 с.
- Косинцев П.А., Васильев С.К. Fauna крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена Западной Сибири // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. 2009. № 69. С. 94–105.
- Васильев С.К. Бизоны (*Bison priscus* Bojanus, 1827) позднего плейстоцена юго-востока Западной Сибири // Археология, этнография и антропология Евразии. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СОРАН, 2008. № 2 (34). С. 34–56.
- Форонова И.В. Четвертичные млекопитающие юго-востока Западной Сибири (Кузнецкая котловина): филогения, биостратиграфия, палеоэкология. Новосибирск : СО РАН филиал «ГЕО», 2001. 230 с.
- Лобачёв Ю.В., Васильев С.К., Зольников И.Д., Кузьмин Я.В. Крупное местонахождение плейстоценовой фауны на реке Чик (Новосибирская область) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Материалы итоговой сессии Института археологии и этнографии СО РАН. Новосибирск, 2011. Т. 17. С. 72–77.
- Шпанский А.В. Копытные среднего-позднего неоплейстоцена юго-востока Западно-Сибирской равнины (стратиграфическое значение, палеоэкология и палеозоогеография) : дис. ... канд. геол.-минер. наук. Томск, 2000. 231 с.
- Shpansky A.V. Quaternary mammal remains from the Krasniy Yar locality (Tomsk region, Russia) // Quaternary International. 2006. Vol. 142–143. P. 203–207.
- Васильев С.К., Оводов Н.Д., Мартынович Н.В. Новые палеотериологические исследования пещеры Логово Гиены (Северо-Западный Алтай) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск, 2006. Ч. I. С. 43–49.
- Галкина Л.И., Оводов Н.Д. Антропогеновая териофауна пещер Западного Алтая // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск : Наука, 1975. С. 165–180.

26. Окладников А.П., Оводов Н.Д. Палеолитическая стоянка в Денисовой пещере на Алтае // Археологические открытия 1977. М. : Наука, 1978. С. 266–268.
27. Оводов Н.Д., Ивлева Н.Г. Позднеантропогеновая териофауна Алтая // В Съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР. Т. I. 1990. С. 24–25.
28. Деревянко А.П., Агаджанян А.К., Мартынович Н.В., Оводов Н.Д., Постнов А.В., Сердюк А.В., Чевалков Л.М. Палеоэкологическая реконструкция позднего плейстоцена Канской котловины по материалам комплексных многолетних исследований Усть-Канской пещеры (Горный Алтай) // Проблемы каменного века Средней и Центральной Азии. Новосибирск : ИАЭТ, 2002. С. 37–48.
29. Оводов Н.Д. Млекопитающие пещеры Тютюнник (Республика Алтай. Усть-Канский район) // Известия Горно-Алтайского отдела Русского географического общества. 2009. Вып. 2. С. 178–185.
30. Боецоров Г.Г., Барышников Г.Ф. Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. М. : Наука, 2013. 197 с.
31. Ермолова Н.М. Териофауна долины Ангары в позднем антропогене. Новосибирск : Наука, 1978. 222 с.
32. Калмыков Н.П. Палеогеография и эволюция биоценотического покрова в бассейне озера Байкал. Ростов н/Д : Изд-во Ростов ун-та, 2003. 240 с.
33. Калмыков Н.П. Природа и древний человек в бассейне оз. Байкал. Улан-Удэ : Изд-во БНЦ СО РАН, 2002. 130 с.
34. Клементьев А.М. Ландшафты бассейна реки Уды (Забайкалье) в позднем неоплейстоцене : дис. ... канд. геогр. наук. Томск, 2011. 182 с.
35. Клементьев А.М. Faуны позднекаргинского времени Иркутского амфитеатра // Известия Иркутского государственного университета. Сер. Геоархеология. Антропология. 2013. № 1 (2). С. 30–43.
36. Щетников А.А., Клементьев А.М., Филинов И.А., Семеней Е.Ю. Крупные млекопитающие опорных разрезов верхнего неоплейстоцена Тункинской рифтовой долины, Юго-Западное Прибайкалье // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2015. Т. 23, № 2. С. 104–128.
37. Оводов Н.Д. Плейстоценовый снежный баран Сибири // Новейшие археозоологические исследования в России. К столетию со дня рождения В.И. Цалкина. М., 2003. С. 198–214.
38. Громова В.И. Первобытный бык или тур (*Bos primigenius* Boj.) в СССР // Ежегодник Зоологического музея АН СССР. 1931. Т. 32. С. 293–364.
39. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 288 с.
40. Маликов Д.Г. Новое местонахождение позднеплейстоценовой териофауны в устье р. Биджа (Южно-Минусинская впадина) // Амурский зоологический журнал. 2014. Т. 6, № 2. С. 111–116.
41. Маликов Д.Г. Экосистемный анализ позднеплейстоценовой териофауны комплекса местонахождений у с. Новосёлово (Красноярский край) // Труды XVII Международного симпозиума имени академика М.А. Усова. Томск : ТПУ 2013. Т. I. С. 59–61.
42. Шпанский А.В., Маликов Д.Г. Новые местонахождения мамонтовой фауны в истоках реки Чулым, Республика Хакасия // Вестник ТГУ 2015. № 396.
43. Оводов Н.Д., Мартынович Н.В. Дикие кошки (*Mammalia, Felidae*) Алтая в геологическом прошлом // Fauna и флора Северной Евразии в позднем кайнозое. Екатеринбург : ИЭРИЖ УрО РАН, 2008. С. 165–171.
44. Черский И.Д. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных новосибирской экспедицией 1885–1986 г. // Приложение к тому записок Императорской академии наук № 1. СПб., 1891. 706 с.
45. Кызыласов Л.Р., Леонтьев Н.В. Народные рисунки хакасов. М. : Наука, 1980. 176 с.
46. Лаухин С.А. Первые U/Th-даты континентальных отложений верхнего плейстоцена Сибири и их значение для стратиграфии и геохронологии // Вестник археологии, антропологии и этнографии. 2009. № 9. С. 167–182.
47. Вангенгейм Э.А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М. : Наука, 1977. 171 с.
48. Маликов Д.Г. Первая находка овцебыка *Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780 на территории Минусинской котловины // Современные проблемы палеонтологии : материалы LXI сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб., 2015. С. 158–160.
49. Мотузко А.Н. Faуна мелких млекопитающих из археологической стоянки Саженцы (Западный Саян) // Материалы IV Международного симпозиума «Эволюция жизни на Земле». Томск, 2010. С. 634–636.
50. Государственный доклад «О состоянии окружающей среды Республики Хакасия в 2013 году» / Министерство промышленности и природных ресурсов Республики Хакасия. Абакан, 2014. 160 с.
51. Fedotov A.N., Ladyshev C.B., Izmailova S.A. Sivchikov B.E., Kalinin V.A., Tsareva E.B., Lysogorsky K.B., Kochev Yu.F. Государственная геологическая карта Российской Федерации, 1:200000, лист N-46-XX (Абакан): Объяснительная записка. СПб. : ВСЕГЕИ, 1998. 116 с.
52. Забелин В.И. К изменению факторов среды и эволюции фауны плейстоцена-голоцен Алтай-Саянской горной области (обзор). 1. Макротериофауна // Байкальский зоологический журнал. 2012. № 3 (11). С. 5–11.

Статья представлена научной редакцией «Науки о Земле» 22 июля 2015 г.

ZOOGEOGRAPHICAL FEATURES OF MAMMOTH FAUNA OF THE SOUTH OF SIBERIA

Tomsk State University Journal, 2015, 398, 233–242. DOI: 10.17223/15617793/398/37

Malikov Dmitry G. Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation). E-mail: knight_1991@mail.ru

Keywords: mammoth fauna; Neopleistocene; zoogeography; areographic methods; index of similarity; Minusinsk Basin; south of Siberia.

The article shows that in the late Neopleistocene the area of the Altai-Sayan mountain region was located on the border of the Euro-Siberian and Central-Asian subregions of the Palearctic zoogeographical region. The intersection areas of many highly specialized species of large mammals in the region confirms the existence of this border. So, it is proved that typical Central-Asian mammals (*Procapra gutturosa*, *Camelus bactrianus*, *Spirocerus kiakhtensis*, *Bos baikalensis*, *Vulpes corsac*) and Arctic mammals (*Ovibos pallantis*, *Vulpes lagopus*) inhabited the region. In the article the indices of the similarity of the faunas of large mammals in the Altai-Sayan mountain region with the neighboring regions were calculated. These indices confirmed the data obtained by areographic methods. It was revealed that one of the key elements of this border is the area of the Minusinsk depression. The Simpson index of similarity of the fauna of this depression with the faunas of the neighboring regions is maximum (averages 97.4 %). A rich species composition of the large mammals fauna of the Minusinsk depression is explained by high landscape diversity in the region. In addition, it was found that within the Altai-Sayan mountain region small differences in the fauna existed. So, for the territory of the Altai specific Central-Asian species are more typical: *Hystrix hirsutirostris*, *Spirocerus kiakhtensis*, whose remains are not found in the territory of the Minusinsk depression. The representatives of Arctic biocenoses (*Vulpes lagopus*, *Rangifer tarandus*, *Ovibos pallantis*) have been more abundant and diverse in the territory of the Minusinsk depression, by contrast to the Altai. Perhaps, this is due to the fact that the territory of the Altai is situated in the vicinity of Kazakhstan, and the Central-Asian species may have migrated to the Altai from there. But the territory of the Minusinsk depression is surrounded by mountain ranges, and an easy access is possible only

through the north, which some species simply could not reach. It was easier for the Arctic species to enter the territory of the Minusinsk depression than the Altai, because the main part of the areal of these species was situated to the north of the region. It is most likely that the detected zoogeographical border had existed before the late Neopleistocene. The find of the *Procapra gutturosa* remains from the Shishkin log location in the middle Neopleistocene Age proves this assumption.

REFERENCES

1. Sukhova, M.G. (2009) *Ekologo-klimaticheskiy potentsial landshaftov Altai-Sayanskoy gornoy strany dlya zhiznedeyatel'nosti naseleniya i rekreatsionnogo prirodopol'zovaniya* [Ecological and climatic potential of the Altai-Sayan mountain country landscape for the life of the population and recreational nature use]. Abstract of Geology and Mineralogy Dr. Diss. Tomsk.
2. Drozdov, N.I., Chekha, V.P. & Hazarts, P. (2005) *Geomorfologiya i chetvertichnye otlozheniya Kurtakskogo geoarkheologicheskogo rayona (Severo-Minusinskaya vpadina)* [Geomorphology and Quaternary sediments of Kurt geoarchaeological region (North-Minusinsk depression)]. Krasnoyarsk: KSPU.
3. Rogacheva, E.V. (1988) *Ptitsy Sredney Sibiri. Rasprostranenie, chislennost', zoogeografiya* [Birds of Central Siberia. Distribution, number, zoogeography]. Moscow: Nauka.
4. Derevyanko, A.P. et al. (2003) *Priroda i chelovek v paleolite Gornogo Altaya* [Nature and man in the Paleolithic of Gorny Altai]. Novosibirsk: Institute of Archaeology and Ethnography of SB RAS.
5. Abramova, Z.A. (1979) *Paleolit Eniseya. Afontovskaya kul'tura* [Paleolithic Yenisei. Afontovo culture]. Novosibirsk: Nauka.
6. Abramova, Z.A. (1979) *Paleolit Eniseya. Kokorevskaya kul'tura* [Paleolithic Yenisei. Kokorevo culture]. Novosibirsk: Nauka.
7. Abramova, Z.A. et al. (1991) *Paleolit Eniseya* [Paleolithic Yenisei]. Leningrad: Nauka.
8. Vasil'ev, S.A. (1996) *Pozdnij paleolit Verkhnego Eniseya (po materialam mnogosloynykh stoyanok rayona Mayny)* [Late Palaeolithic of the Upper Yenisei (based on multilayer site in Maina area)]. St. Petersburg: Peterburgskoe Vostokovedenie.
9. Ovodov, N.D. (2009) Drevnie zveri Khakasii [Ancient animals of Khakassia]. In: Larichev, V.E. (ed.) *Astroarkheologiya – estestvenno-nauchnyy instrument poznaniya protonauk i astral'nykh religiy zhrechestva drevnikh kul'tur Khakasii* [Astroarcheology: a natural-scientific instrument of knowledge of protoscience and astral religionsof priests of ancient cultures of Khakassia]. Krasnoyarsk: Gorod.
10. Ovodov, N.D. & Martynovich, N.V. (1992) Novye dannye po mlekopitayushchim i ptitsam grota Dvuglazka v Khakasii [New data on mammals and birds of Dvuglazka grotto in Khakassia]. In: *Problemy arkheologii, etnografii, istorii i kraevedeniya prieniseyskogo kraja* [Problems of archaeology, ethnography, history and local history of Yenisei area]. Krasnoyarsk.
11. Motuzko, A.N. et al. (2010) [Mammoth and mammoth fauna of the Late Pleistocene of the northern districts of Minusinsk basin]. *Materialy VI Mezhdunarodnoy mamontovoy konferentsii* [Proc. of VI International mammoth conference]. Yakutsk, pp. 139–149. (In Russian).
12. Kuzmin, Y.V. (2011) Mammalian fauna from Paleolithic sites in the upper Yenisei river basin (Southern Siberia): review of the current zooarchaeological evidence. *International Journal of Osteoarchaeology*. 21. pp. 218–228. DOI: 10.1002/oa.1126
13. Savchenko, A.P. (ed.) (2011) *Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraja: v 2 t. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischezneniya vidy zhivotnykh* [The Red Book of Krasnoyarsk Krai: in 2 v. Rare and endangered species of animals]. 3rd ed. V. 1. Krasnoyarsk: SFU.
14. Zavatskiy, B.P. & Rudit, M.A. (2002) *Teriologicheskaya kolleksiya Sayano-Shushenskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika (krupnye mlekopitayushchie). Nauchnye trudy Sayano-Shushenskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika* [Mammalogy collection of Sayano-Shushenskoye State Nature Biosphere Reserve (large mammals). Proceedings of the Sayano-Shushenskoye State Nature Biosphere Reserve]. Shushenskoe.
15. Sokolov, G.A. (1979) *Mlekopitayushchie kedrovyykh lesov Sibiri* [Mammals of cedar forests of Siberia]. Novosibirsk: Nauka.
16. Vasil'chenko, A.A. & Smirnov, M.N. (2010) Sovremennoe sostoyanie gruppirovki severnogo olenya (Rangifer tarandus Linnaeus, 1758) v Kuznetskom Alatau [The current state of grouping of the reindeer (Rangifer tarandus Linnaeus, 1758) in the Kuznetsk Alatau]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN – Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 12:1 (5). pp. 1271–1275.
17. Alekseeva, E.V. (1980) *Mlekopitayushchie pleystotsena yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri (khishchnye, khobotnye, kopytnye)* [Pleistocene mammals of the southeast of Western Siberia (predatory, proboscidians, ungulates)]. Moscow: Nauka.
18. Kosintsev, P.A. & Vasil'ev, S.K. (2009) Fauna krupnykh mlekopitayushchikh pozdneogo neopleystotsena Zapadnoy Sibiri [The fauna of large mammals in Late Pleistocene of Western Siberia]. *Byulleten' komissii po izucheniyu chetvertichnogo perioda – Bulletin of Comission for study of the Quaternary*. 69. pp. 94–105.
19. Vasil'ev, S.K. (2008) Late Pleistocene Bison (Bison p. priscus Bojanis, 1827) from the Southeastern Part of Western Siberia. *Arkheologiya, etnografiya i antropologiya Evrazii – Archaeology, Ethnology and Anthropology of Eurasia*. 2 (34). pp. 34–56.
20. Foronova, I.V. (2001) *Chetvertichnye mlekopitayushchie yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri (Kuznetskaya kotlovina): filogeniya, biostratigrafiya, paleoekologiya* [Quaternary mammals of the south-east of Western Siberia (Kuznetsk Basin): phylogeny, biostratigraphy, paleoecology]. Novosibirsk: SB RAS, Branch of "GEO".
21. Lobachev, Yu.V. et al. (2011) Krupnoe mestonakhozhdenie pleystotsenovoy fauny na reke Chik (Novosibirskaya oblast') [Large location of Pleistocene fauna in the river Chik (Novosibirsk Oblast)]. In: *Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredel'nykh territoriy. Materialy itogovoy sessii Instituta arkheologii i etnografii SO RAN* [Problems of archeology, ethnography, anthropology of Siberia and adjacent territories. Materials of the final session of the Institute of Archaeology and Ethnography, SB RAS]. V. 17. Novosibirsk: SB RAS.
22. Shpansky, A.V. (2000) *Kopytnye srednego-pozdneogo neopleystotsena yugo-vostoka Zapadno-Sibirskoy ravniny (stratigraficheskoe znachenie, paleoekologiya i paleozoogeografiya)* [Ungulate of Middle-Late Pleistocene in the southeast of the West Siberian Plain (stratum value, paleoecology and paleozoogeography)]. Geology and Mineralogy Cand. Diss. Tomsk.
23. Shpansky, A.V. (2006) Quaternary mammal remains from the Krasniy Yar locality (Tomsk region, Russia). *Quaternary International*. 142–143. P. 203–207. DOI: 10.1016/j.quaint.2005.03.017
24. Vasil'ev, S.K., Ovodov, N.D. & Martynovich, N.V. (2006) Novye paleoerierilogicheskie issledovaniya peshchery Logovo Gieny (Severo-Zapadny Altay) [New paleoerieriological exploration of Logovo Gieny cave (Northwestern Altai)]. In: *Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredel'nykh territoriy. Materialy itogovoy sessii Instituta arkheologii i etnografii SO RAN* [Problems of archeology, ethnography, anthropology of Siberia and adjacent territories. Materials of the final session of the Institute of Archaeology and Ethnography, SB RAS]. V. 1. Novosibirsk: SB RAS.
25. Galkina, L.I. & Ovodov, N.D. (1975) Antropogenovaya teriofauna peshcher Zapadnogo Altaya [Anthropogenic Theriofauna of the Western Altai caves]. In: Yudin, B.S. (ed.) *Sistematisika, fauna, zoogeografiya mlekopitayushchikh i ikh parazitov* [Taxonomy, fauna, zoogeography of mammals and their parasites]. Novosibirsk: Nauka.
26. Okladnikov, A.P. & Ovodov, N.D. (1978) Paleoliticheskaya stoyanka v Denisovoy peshchere na Altai [Paleolithic site at Denisova Cave in the Altai]. In: Rybakov, B.A. (ed.) *Arkheologicheskie otkrytiya 1977* [Archaeological discoveries 1977]. Moscow: Nauka.
27. Ovodov, N.D. & Ivleva, N.G. (1990) Pozdneantropogenovaya teriofauna Altaya [Late Anthropogene Theriofauna of the Altai]. In: *V S"ezd Vsesoyuznogo teriologicheskogo obshchestva AN SSSR* [V Congress of the All-Union Theriological Society, USSR Academy of Sciences]. V. 1. Moscow.
28. Derevyanko, A.P. et al. (2002) Paleoekologicheskaya rekonstruktsiya pozdneogo pleystotsena Kanskoy kotloviny po materialam kompleksnykh mnogoletnikh issledovaniy Ust'-Kanskoy peshchery (Gornyy Altay) [Paleoecological reconstruction of Late Pleistocene of the Kan depression by

- materials of complex long-term studies of the Ust-Kan cave (Gorny Altai)]. In: Krivoshapkin, A.I. (ed.) *Problemy kamennogo veka Sredney i Tsentral'noy Azii* [Problems of the Stone Age of Middle and Central Asia]. Novosibirsk: IAET.
29. Ovodov, N.D. (2009) Mlekopitayushchie peshchery Tyutyunik (Respublika Altay. Ust'-Kanskiy rayon) [Mammals of the Tyutyunik cave (Altai Republic. Ust-Kan District)]. *Izvestiya Gorno-Altayskogo otdela Russkogo geograficheskogo obshchestva*. 2. pp. 178–185.
 30. Boeskorov, G.G. & Baryshnikov, G.F. (2013) *Pozdnechetvertichnye khishchnye mlekopitayushchie Yakutii* [Late Quaternary predatory mammals of Yakutia]. Moscow: Nauka.
 31. Ermolova, N.M. (1978) *Teriofauna doliny Angary v pozdnem antropogene* [Theriofauna of the Angara Valley in Late Anthropocene]. Novosibirsk: Nauka.
 32. Kalmykov, N.P. (2003) *Paleogeografiya i evolyutsiya biotsenoticheskogo pokrova v basseyne ozera Baykal* [Paleogeography and evolution of the biocenotic cover in the basin of Lake Baikal]. Rostov-on-Don: Rostov State University.
 33. Kalmykov, N.P. (2002) *Priroda i drevniy chelovek v basseyne oz. Baykal* [Nature and the ancient people in the basin of Lake Baikal]. Ulan-Ude: BNTRs SO RAN.
 34. Klement'ev, A.M. (2011) *Landshafty basseyna reki Udy (Zabaykal'e) v pozdnem neopleystotsene* [Landscapes of the Uda River basin (Baikal) in the Late Pleistocene]. Geography Cand. Diss. Tomsk.
 35. Klement'ev, A.M. (2013) Fauna of the Late Karga Period of the Irkutsk Amphitheater. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Geoarcheologiya. Ethnologiya. Antropologiya" – The Bulletin of Irkutsk State University. Series "Geoarcheology. Ethnology. Anthropology"*. 1 (2). pp. 30–43.
 36. Shchetnikov, A.A. et al. (2015) Krupnye mlekopitayushchie opornykh razrezov verkhnego neopleystotsena Tunkiyskoy riftovoy doliny, Yugo-Zapadnoe Pribaykal'e [Large mammals of the reference sections of the Upper Pleistocene of the Tunkiyskaya Rift Valley, southwestern Baikal region]. *Stratigrafiya. Geologicheskaya korrelyatsiya – Stratigraphy and Geological Correlation*. 23:2. pp. 104–128.
 37. Ovodov, N.D. (2003) Pleystotsenovyy snezhnyy baran Sibiri [The Pleistocene bighorn sheep of Siberia]. In: Chernykh, E. & Antipina, E. (eds) *Noveyshie arkheozoologicheskie issledovaniya v Rossii. K stoletiyu so dnya rozhdeniya V.I. Tsalkina* [Latest archaeozoological studies in Russia. The centenary of the birth of V.I. Tsalkin]. Moscow: Yazyki slavyanskoy kul'tury.
 38. Gromova, V.I. (1931) Pervobytnyy byk ili tur (Bos primigenius Boj.) v SSSR [Primitive ox or tur (Bos primigenius Boj.) in the USSR]. *Ezhegodnik Zoologicheskogo muzeya AN SSSR*. 32. pp. 293–364.
 39. Pesenko, Yu.A. (1982) *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyah* [Principles and methods for the quantitative analysis of fauna studies]. Moscow: Nauka.
 40. Malikov, D.G. (2014) A new site of the Late Pleistocene theriofauna in the estuaries of the Bija river (South Minusinsk depression). *Amurskiy zoologicheskiy zhurnal – Amurian Zoological Journal*. 6:2. pp. 111–116. (In Russian).
 41. Malikov, D.G. (2013) [The ecosystem analysis of the Late Pleistocene theriofauna of a complex of sites at v. Novoselovo (Krasnoyarsk Krai)]. *Trudy XVII Mezhdunarodnogo simpoziuma imeni akademika M.A. Usova* [Proc. of the XVII International Symposium n.a. Academician M.A. Usov]. V. 1. Tomsk: TPU. pp. 59–61. (In Russian).
 42. Shpansky, A.V. & Malikov, D.G. (2015) The new sites of mammoth fauna in the Chulym River head, the Khakass Republic. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta – Tomsk State University Journal*. 396. pp. 245–257. (In Russian).
 43. Ovodov, N.D. & Martynovich, N.V. (2008) Dikie koshki (Mammalia, Felidae) Altaya v geologicheskom proshlom [Wild cats (Mammalia, Felidae) in the geological past of the Altai]. In: Kosintsev, P.A. (ed.) *Fauna i flora Severnoy Evrazii v pozdnem kaynozoe* [The fauna and flora of Northern Eurasia in the Late Cenozoic]. Ekaterinburg: IERiZh UrO RAN.
 44. Cherskiy, I.D. (1891) Opisanie kollektsiy posletertichnykh mlekopitayushchikh zhivotnykh, sobrannykh novosibirskoy ekspeditsiey 1885–86 g. [Description of the collection of post-Tertiary mammals collected in Novosibirsk expedition of 1885–86]. *Prilozhenie k tomu zapisok Imperatorskoy akademii nauk № 1* [Annex to the notes of the Imperial Academy of Sciences no. 1].
 45. Kyzlasov, L.R. & Leont'ev, N.V. (1980) *Narodnye risunki khakasov* [Traditional drawings of Khakass people]. Moscow: Nauka.
 46. Laukhin, S.A. (2009) The first U/Th data regarding continental deposits of Siberian Upper Pleistocene and its importance for stratigraphy and geochronology. *Vestnik arkheologii, antropologii i etnografii – Bulletin of Archaeology, Anthropology and Ethnography*. 9. pp. 167–182. (In Russian).
 47. Vangengeim, E.A. (1977) *Paleontologicheskoe obosnovanie stratigrafiy antropogena Severnoy Azii (po mlekopitayushchim)* [Vangengeim Paleontological study of the Quaternary stratigraphy of northern Asia (by mammals)]. Moscow: Nauka.
 48. Malikov, D.G. (2015) [The first find of the musk ox Ovibos moschatus Zimmermann, 1780 on the territory of Minusinsk depression]. *Sovremennye problemy paleontologii* [Modern problems of paleontology]. Proc. of the 61st session of the Paleontological Society of the Russian Academy of Sciences. St. Petersburg: VSEGEI. pp. 158–160. (In Russian).
 49. Motuzko, A.N. (2010) [The fauna of small mammals from the Sazhentsy archaeological site (Western Sayan)]. *Materialy IV Mezhdunarodnogo simpoziuma "Evolyutsiya zhizni na Zemle"* [Proc. of the IV International Symposium "The evolution of life on Earth"]. Tomsk: TML-Press. pp. 634–636. (In Russian).
 50. Ministry of Industry and Natural Resources of the Republic of Khakassia. (2014) *Gosudarstvennyy doklad "O sostoyaniyu okruzhayushchey sredy Respubliki Khakasiya v 2013 godu"* [State report "On the state of the environment of the Republic of Khakassia in 2013"]. Abakan.
 51. Fedotov, A.N. et al. (1998) *Gosudarstvennaya geologicheskaya karta Rossiyskoy federatsii, 1:200000, list N-46-XX (Abakan): Ob"yasnitel'naya zapiska* [State geological map of the Russian Federation, 1: 200000, sheet N-46-XX (Abakan): Explanatory note]. St. Petersburg: VSEGEI.
 52. Zabelin, V.I. (2012) K izmeneniyu faktorov sredy i evolyutsii fauny pleystotsena-golotsena Altai-Sayanskoy gornoj oblasti (obzor). 1. Makroteriofauna [Changes in environmental factors and the evolution of the fauna of the Pleistocene-Holocene of the Altai-Sayan mountain region (a review). 1. Macrotheriofauna]. *Baykal'skiy zoologicheskiy zhurnal*. 3 (11). pp. 5–11.

Received: 22 July 2015