



Научная статья
УДК 569.322.3+551.89
doi: 10.17223/25421379/36/4

БОБРЫ (*CASTOR FIBER* L.) ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Андрей Валерьевич Шпанский¹, Никита Андреевич Укоков²

^{1,2} Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

¹ Институт геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН, Новосибирск, Россия

¹ andreyshpansky@yandex.ru

² ukokov98@mail.ru

Аннотация. Сравнение морфометрических данных по нижним челюстям и бедренным костям ископаемых бобров из местонахождения Красный Яр (Томская область) и современных представителей позволило установить очень высокую степень близости размеров животных. При этом отмечена большая массивность области диастемы ископаемых челюстей, чем у современных животных. Анализ многовидовых местонахождений крупных млекопитающих разного геологического возраста позволил установить долговременное обитание *Castor fiber* на территории юго-восточной части Западной Сибири в течение позднего плейстоцена. Геохронологическое распространение бобров хорошо привязано к теплым и влажным интервалам позднего плейстоцена (МИС 5е и первая половина МИС 3). В оптимум голоцена бобр распространяется на север до 69° с.ш., а в позднем плейстоцене до 58° с.ш. Бобр как вид с узкой экологической валентностью является хорошим биоклиматическим маркером для второй половины среднего и позднего плейстоцена, отражающего теплые и влажные условия природной среды, близкие к современным. Опираясь на экологические особенности современных бобров, с большой долей вероятности можно утверждать, что в геологические отрезки времени, в которые бобры распространялись достаточно широко, существовало несколько важных палеогеографических особенностей. Обязательно существовал устойчивый речной сток с широким дренированием территории, наличием большого количества относительно некрупных водотоков с устойчивым гидрорежимом и отсутствием на них толстого сплошного ледяного покрова в холодный период. Еще одним важным обстоятельством является наличие кормовой базы в непосредственной близости от руслоевой части реки, к которой относятся прибрежные древесно-кустарниковые заросли.

Ключевые слова: *Castor fiber*, морфометрия, палеоэкология, биоклиматический маркер, поздний плейстоцен, биостратиграфия, Западная Сибирь

Благодарности: выражаем благодарность заведующему кафедрой зоологии позвоночных и заведующему зоологическим музеем ТГУ доценту В.В. Ярцеву за возможность изучения и сравнительного анализа рецентных остатков бобров, хранящиеся в зоологическом музее ТГУ; А.А. Бондареву (Омское региональное отделение Русского географического общества) за сообщение о находках ископаемых бобров на территории Омской области, а также Я.В. Кузьмину (ИГМ СО РАН, Новосибирск) за помощь в подготовке девятого рисунка.

Источник финансирования: исследования остатков крупных млекопитающих выполнены в ИГМ СО РАН при поддержке гранта РНФ № 22-17-00140.

Для цитирования: Шпанский А.В., Укоков Н.А. Бобры (*Castor fiber* L.) позднего плейстоцена юго-востока Западной Сибири // Геосферные исследования. 2025. № 3. С. 65–85. doi: 10.17223/25421379/36/4

Original article
doi: 10.17223/25421379/36/4

BEAVERS (*CASTOR FIBER* L.) OF THE LATE PLEISTOCENE OF THE SOUTH-EAST OF WESTERN SIBERIA

Andrei V. Shpansky¹, Nikita A. Ukokov²

¹ National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

¹ V.S. Sobolev Institute of Geology and Mineralogy, SB RAS, Novosibirsk, Russia

¹ andreyshpansky@yandex.ru

² ukokov98@mail.ru

Abstract. A comparison of morphometric data on the mandibles and femurs of fossil beavers from the Krasny Yar site (Tomsk region) and modern representatives made it possible to establish a very high degree of closeness of animal sizes. At the same time, a greater massiveness of the diastema area in fossil jaws was noted than in modern animals. The analysis of the multi-species

locations of large mammals of different geological ages allowed us to establish the long-term habitation of *Castor fiber* in the southeastern part of Western Siberia during the Late Pleistocene. The geochronological distribution of beavers is well tied to the warm and humid intervals of the Late Pleistocene (MIS 5e and the first half of MIS 3). At the optimum of the Holocene, the beaver spreads north to 69 °C, and in the Late Pleistocene to 58 °C. The beaver, as a species with a narrow ecological valence, is a good bioclimatic marker for the Late Middle and Late Pleistocene, reflecting warm and humid environmental conditions close to modern ones. Based on the ecological features of modern beavers, it can be argued with a high degree of probability that during the geological periods of time in which beavers spread quite widely, there were several important paleogeographic features. There was necessarily a stable river flow with wide drainage of the territory, the presence of a large number of relatively small watercourses with stable hydraulic regime and the absence of a thick continuous ice cover on them during the cold period. Another important circumstance is the presence of a forage base in the immediate vicinity of the riverbed, which includes coastal tree and shrub thickets.

Keywords: *Castor fiber*, morphology, Palaeoecology, bioclimatic marker, Late Pleistocene, Biostratigraphy, Western Siberia

Acknowledgements: We express our gratitude to associate professor V.V. Yartsev – Head of the Department of Vertebrate Zoology and the Head of the Zoological Museum of Tomsk State University for the opportunity to study and comparative analysis the abstract remains of beavers stored in the Zoological Museum of Tomsk State University; A.A. Bondarev (Omsk Regional Branch of the Russian Geographical Society) for reporting on the finds of fossil beavers in the Omsk region, as well as Ya.V. Kuzmin (V.S. Sobolev Institute of Geology and Mineralogy SB RAS, Novosibirsk) for assistance in preparing the ninth drawing.

Source of financing: Studies of the remains of large mammals were carried out at the IGM SB RAS with the support by Russian Science Foundation (project No. 22-17-00140).

For citation: Shpansky A.V., Ukokov N.A. (2025) Beavers (*Castor fiber* L.) of the Late Pleistocene of the southeast of Western Siberia. *Geosfernye issledovaniya – Geosphere Research*. 3. pp. 65–85. doi: 10.17223/25421379/36/4

Введение

В ископаемом состоянии остатки бобров с территории Западной Сибири известны с позднего плиоцена. Но эти находки очень редки и представлены единичными экземплярами. Первое описание остатков ископаемых бобров сделано Б.С. Виноградовым [1936] из отложений бетекейской свиты (поздний плиоцен) у с. Алгабас (Селим-Джевар, по И.В. Вислобоковой) на реке Бетеке (Кокчетавская область), который отнес их к *Trogontherium minus* Newton. Позднее из глинистых отложений иртышской свиты (MN 17) из местонахождения Лебяжье 2 (в 6 км выше по течению р. Иртыш от п. Лебяжье, Павлодарская область) И.В. Вислобоковой [1974] описана находка черепа и неполного скелета *Trogontherium minus*. Возраст этой находки оценивается концом среднего плиоцена. Данная находка сопоставима со временем палеомагнитной инверсии Гилберт–Гаусс (3,4 млн лет назад) [Vislobokova, 1996]. По мнению И.В. Вислобоковой, особенности строения *T. minus* из Лебяжьего свидетельствуют, что он является наиболее примитивным представителем рода. Выше по разрезу И.В. Вислобокова [1996] отмечает находку фрагмента левой плечевой кости бобра, сходного с современным речным бобром (*Castor aff. fiber* L.). Сопутствующей фауной являются представители позднего подпук-лебяжинского фаунистического комплекса *Archidiskodon cf. meridionalis* Nesti, *Equus stenonis* Cocchi и др. Возраст этой фауны сопоставляется со второй половиной гелазия [Vislobokova, 1996; Shpansky, 2024]. Данная находка является самой древней для речного бобра на территории Западно-Сибирской равнины.

В отложениях нижнего-среднего неоплейстоцена (среднего плиоцена по МСШ) отмечены неописанные остатки *Trogontherium civieri* (Fischer von Waldheim) с территории Омской области: Исаковка, Богословка-2, Танатово, Усть-Ишим, Кайсы, Пологрудово и другие [Бондарев и др., 2024].

Из отложений верхнего плиоцена, без уточнения геологического возраста, находки ископаемых остатков речного бобра *Castor fiber* с территории Северного Казахстана и юга Западной Сибири впервые упоминаются Б.С. Кожамкуловой [1969]. Она отмечает находки в Северо-Казахстанской (у с. Соколовка), Кустанайской и Кокчетавской областях (на р. Ишим). Морфология этих остатков не описана. Позднее Э.В. Алексеевой [1980] даётся краткая морфометрическая характеристика нижних челюстей из Красного Яра (Томская область) и Ленинск-Кузнецка (Кемеровская область). В последние годы находки отмечены в других местонахождениях юга Западной Сибири и Алтая: Бибиха, Ордынское, Красный Яр (Новосибирская область); река Чумыш (Алтай) и др. [Кассал, 2005; Волков, Васильев, 2017; Васильев и др., 2018б; 2021; Васильев, 2021]. Одна кость указана из местонахождения Байгара и три кости из сборов в широтном отрезке нижнего течения р. Иртыш от устья р. Тары до г. Тобольск (Тюменская область) [Косинцев, Бобковская, 2003], эти находки являются самыми северными (~58°02' с.ш.) для ископаемого речного бобра позднего плиоцена. Перечисленные материалы не описаны, их геологический возраст оценивается по датировкам остатков, принадлежащих другим видам, найденных совместно.

Часто остатки бобров определяются палеонтологами и упоминаются в списках видов из тех или иных местонахождений, но описания и морфометрический анализ их не приводится. Даже для находок из отложений верхнего плейстоцена до настоящего времени не было сделано ни одной радиоуглеродной датировки по костям бобров. Поэтому можно считать, что степень изученности ископаемых материалов очень низкая. Так как этот зверь имеет высокую степень экологической специализации, то его нахождение на тех или иных территориях будет отражать условия природной среды, соответствующие его экологии. Таким образом, бобр является специфическим экологическим маркером и крайне важным элементом фауны, особенно мамонтовой, потому что в этой фауне преобладали формы, специализированные на обитании в холодных и преимущественно открытых ландшафтах. Поздний плейстоцен отличается значительными колебаниями параметров климата. В настоящее время остается открытым вопрос, как на это реагировала популяция бобров – постоянно или временно они присутствовали в составе мамонтовой фауны в течение всего позднего плейстоцена на территории Западной Сибири?

Редкость встречаемости остатков бобров делает их очень важными для палеонтологов. Даже единичный, но хорошей сохранности палеонтологический материал предоставляет уникальную возможность судить о морфологических особенностях древних популяций бобров. В настоящее время современные популяции бобров занимают примерно те же территории и имеют высокую численность и плотность.

Список сокращений, принятых в работе, ПМ ТГУ – Палеонтологический музей Томского государственного университета (Томск); ЗМ ТГУ – Зоологический музей Томского государственного университета (Томск); MIS – морские изотопные стадии; Lin – крайние значения промеров; $M \pm n$ – среднее значение промеров; n – количество костей; Sin – левая; Dex – правая; AMS – ускорительная масс-спектрометрия при проведении радиоуглеродного анализа; МСШ – Международная стратиграфическая шкала.

Геолого-географические данные по основным местонахождениям остатков бобров

В настоящие время остатки позднеплейстоценовых *Castor fiber* известны из двух типов местонахождений: аллювиальных и пещерных. Первые, отмечены на крупных реках и их притоках южной части Западно-Сибирской равнины: на реке Обь: Бибиха, Ордынское, Тараданово, Красный Яр (Новосибирская область), Красный Яр (Томская область); Кожевниково-на-Шегарке на реке Шегарка (приток Оби); на реке Чумыш

между поселками Мартыново и Кытманово (Алтайский край); Лебяжье на реке Иртыш (Павлодарская область); Степаниха на реке Ир (приток Ишима; Крутинский район, Омская область) [Кассал, 2005; Васильев и др., 2007, 2018в; Волков, Васильев, 2017; Васильев, 2021; Укоков, Шпанский, 2023] (рис. 1).

Неописанные остатки речного бобра известны из местонахождений Омской области: Таборы (Знаменский район) – фрагменты таза и бедра; Усть-Ишим (Аэропорт) дистальный отдел большой берцовой кости; несколько костей из других местонахождений, не имеющих видового определения [Бондарев и др., 2024]. В большинстве случаев сборы костного материала авторами проводились на береговых пляжах и отмелях, что подразумевает вторичный перенос и смешение разновозрастного материала.

Присутствие бобров в пещерных комплексах Алтая в настоящие время отмечено для восточной и южной галерей Денисовой пещеры [Васильев и др., 2020, 2022] и в пещерах Страшная [Васильев и др., 2016], Логово Гиены [Васильев и др., 2006], Чагырская [Васильев, 2013]. По мнению С.К. Васильева, ведущая роль в аккумуляции остатков мегафауны в пещерных местонахождениях принадлежала пещерным гиенам и волкам [Васильев и др., 2016]. Во всех местонахождениях находки бобров единичны, и даже в крупных многовидовых местонахождениях их остатки составляют десятые доли процентов (табл. 1). В работе представлены новые неописанные ранее находки из Томской области (Кожевнико-на-Шегарке) и новые сборы из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район).

Местонахождение Красный Яр (Томская область) известно уже около 60 лет. Э.В. Алексеевой [1980] опубликован краткий анализ около 5–7 тысяч костей, собранных в течение десяти лет (1965–1974 гг.). Новые сборы осуществляются А.В. Шпанским с 1991 г. по настоящее время. Общая численность новых полученных остатков составляет 6 382 экземпляра (хранятся в ПМ ТГУ) от 22 видов крупных млекопитающих (табл. 1). Также встречены единичные остатки птиц и рыб. Сборы материалов производятся как на пляжном скоплении (около 8 км ниже по течению), так и из инситного захоронения на верхней (по течению) окраине р. Красный Яр. В 50 м выше по течению р. Обь от устья р. Черная речка ($57^{\circ}07'41.5''$ с.ш., $84^{\circ}31'32.1''$ в.д.) в слое 6 найден фрагмент скелета самки бизона *Bison priscus* Boj. [Шпанский, Печерская, 2006; Shpansky et al., 2016]. Здесь же найден череп с бивнем и нижней челюстью *Mammuthus primigenius* Blum. Геологическое строение разреза неоднократно описано [Shpansky et al., 2016; Шпанский, 2018; Shpansky, Kuzmin, 2021]. Из слоев 5 и 6 происходят остатки каргинского возраста и

переотложенные более древние, принадлежащие животным второй половины среднего неоплейстоцена – *Stephanorhinus kirchbergensis* Jager, *Panthera fossilis* Reich. По скелету *Bison priscus* и по большой берцовой кости *Crocuta spelaea* Goldf. получены близкие конечные даты (45 и 43,1 тыс. лет соответственно) [Shpansky, Kuzmin, 2021]. Для *Castor fiber* получена дата

39200 ± 190 тыс. лет (IGAN_{AMS}-9264, калиброванная дата 42710 лет) [Kuzmin, Shpansky, 2023]. Всего из места находления Красный Яр было продатировано радиоуглеродным методом около 20 костей разных животных, для *S. kirchbergensis*, *P. fossilis*, *Ursus savini rossicus* Vereshchagin результаты показали запредельный для метода возраст или отсутствие коллагена.

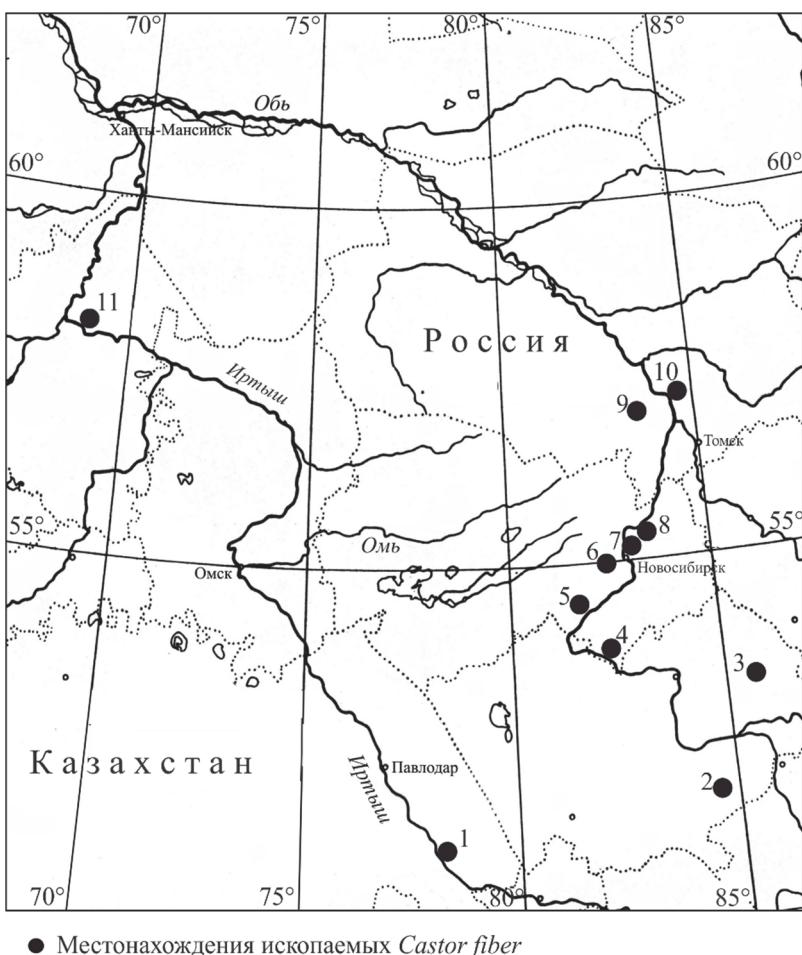


Рис. 1. Местонахождения ископаемых остатков речного бобра (*Castor fiber*)

1 – Лебяжье, 2 – Денисова пещера, 3 – Чумыш, 4 – Тараданово, 5 – Ордынское, 6 – Чик, 7 – Красный Яр (Новосибирская обл.), 8 – Бибиха, 9 – Кожевниково-на-Шегарке, 10 – Красный Яр (Томская область), 11 – Байгара

Fig. 1. The locations of the fossil remains of the river beaver (*Castor fiber*)

1 – Lebyazhye, 2 – Denisova cave, 3 – Chumysh, 4 – Taradanovo, 5 – Ordynskoye, 6 – Chik, 7 – Krasny Yar (Novosibirsk region), 8 – Bibixa, 9 – Kozhevnikovo-on-Shegarke, 10 – Krasny Yar (Tomsk region), 11 – Baigara

Таблица 1

Видовой состав остатков млекопитающих из местонахождения Красный Яр (Томская область), данные на 2022 г.

Table 1

Species composition of mammalian remains from the site of Krasny Yar (Tomsk region), data for 2022

| Вид | Количество костей | % | Количество особей (min) | % |
|---|-------------------|------|-------------------------|------|
| <i>Castor fiber</i> L. | 14 | 0,22 | 4 | 0,86 |
| <i>Lepus timidus</i> L. | 6 | 0,9 | 3 | 0,65 |
| <i>Panthera fossilis</i> (von Reichenau) | 4 | 0,06 | 2 | |
| <i>Panthera spelaea</i> Goldf. | 52 | 0,81 | 5 | 1,1 |
| <i>Ursus savini rossicus</i> Vereshchagin | 25 | 0,4 | 3 | 0,65 |
| <i>Ursus arctos</i> L. | 10 | 0,16 | 3 | 0,65 |
| <i>Crocuta crocuta spelaea</i> Goldf. | 2 | 0,03 | 1 | 0,22 |
| <i>Canis lupus</i> L. | 31 | 0,49 | 12+1? | 2,4 |

| Вид | Количество костей | % | Количество особей (min) | % |
|--|-------------------|------|-------------------------|------|
| <i>Vulpes lagopus</i> (L.) | 3 | 0,05 | 2 | |
| <i>Gulo gulo</i> L. | 4 | 0,06 | 2 | 0,43 |
| <i>Meles leucurus</i> Hodgson | 2 | 0,03 | 1 | 0,22 |
| <i>Mammuthus primigenius</i> Blum. | 603 | 9,45 | 33 | 7,1 |
| <i>Bison priscus</i> Boj. | 2561 | 40,1 | 163+5 | 35,0 |
| <i>Ovibos moschatus</i> Zimmermann | 12 | 0,19 | 1 | 0,22 |
| <i>Saiga tatarica</i> L. | 25 | 0,4 | 3 | 0,65 |
| <i>Alces alces</i> L. | 478 | 7,49 | 28 | 5,8 |
| <i>Megaloceros giganteus</i> Blum. | 269 | 4,2 | 22 | 4,75 |
| <i>Cervus elaphus</i> L. | 116 | 1,82 | 6 | 1,3 |
| <i>Rangifer tarandus</i> L. | 41 | 0,64 | 3 | 0,65 |
| <i>Coelodonta antiquitatis</i> Blum. | 488 | 7,65 | 45 | 9,5 |
| <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> Jäger | 23 | 0,36 | 2 | 0,43 |
| <i>Equus ex gr. gallicus</i> Prat | 1263 | 19,8 | 128 | 27,4 |
| Не определено | 350 | 5,48 | | |
| Всего (n=22) | 6382 | 100 | 470 | 100 |

В песках слоя 3 также найдено несколько костей крупных млекопитающих, по которым получены датировки, соответствующие MIS 2. По большой берцовой кости *Bison priscus* и бивню *Mammuthus primigenius* получены радиоуглеродные даты 18505 ± 215 (СО РАН-5555) и 25650 ± 420 (СО РАН-5201), две даты (16560 ± 75 лет, OxA-22520 и 23270 ± 160 лет, OxA-22612) по остаткам *Saiga tatarica* [Jurgensen et al., 2017]. При этом местонахождение Красный Яр (Томская область) наряду с многовидовыми местонахождениями из Новосибирской области (Тараданово, Красный Яр, Орда и др.) наиболее полно отражает видовое разнообразие фауны крупных млекопитающих позднего плейстоцена.

Местонахождение Денисова пещера находится на Алтае ($51^{\circ}23'51.3''$ N, $84^{\circ}40'34.3''$ E). Раскопки проводятся в трех галереях – в главной, южной и восточной, где отложения имеют разную мощность и стратиграфическое положение. Время формирования отложений оценивается в интервале от 350–400 тыс. лет до голоцене. Геологическое строение всех галерей с датированием с помощью ^{14}C и OSL методов описано коллективом авторов [Jacobs et al., 2019]. Наибольшее количество костей обнаружено в слоях 11 и 12 в южной галерее, свыше 55 тыс. костных остатков, принадлежащие как минимум 37 видам млекопитающих, а также кости рыб, амфибий и птиц [Васильев и др., 2018a, 2022], общая численность остатков превышает 100 тыс. экземпляров. Единичные остатки бобров найдены в восточной и южной галереях. В восточной галерее бобр *Castor fiber* представлен хвостовым позвонком из слоя 17. Возраст верхней части слоя 17 по OSL датированию оценивается в 284 ± 32 тысяч лет [Jacobs et al., 2019], что соответствует началу MIS 8, умеренно теплому времени первой половины среднего неоплейстоцена. В слое 17 и 18 доля степной группировки видов снижается с 50 до 34 % при сохранении лесостепной биотопической группы на уровне 18–

20 % и увеличении лесной с 17 до 35 %. По составу фауны С.К. Васильев считает, что слой формировался во влажное время [Васильев и др., 2020].

В южной галерее из слоя 12 определено пять костей, включая два фрагмента зубов бобра [Васильев и др., 2022] и нижнюю челюсть с поврежденными зубами [Васильев и др., 2020]. Возрастной интервал этого слоя от 64 ± 9 до 47 ± 8 тыс. лет [Jacobs et al., 2019]. Третья фаланга пальца определена из слоя 13. Присутствие костей бобра в слое 12, несмотря на преобладание остатков степных животных (52–63 %), указывает на существование лесной или как минимум приречной лесной растительности. Заросли пойменных деревьев и кустарников позволяют ему жить также в лесостепной и степной зонах.

Красный Яр, Тараданово и Бибиха (Новосибирская область). На территории Новосибирского Приобья известно несколько крупных местонахождения остатков плейстоценовой мегафауны, в которых определены остатки речного бобра (см. рис. 1). Красный Яр и Бибиха расположены на правом берегу р. Оби, соответственно в 17 и 40 км ниже по течению от г. Новосибирска. В разрезе Красный Яр вскрываются аллювиальные отложения казанцевского времени (MIS 5) и второй половины позднего неоплейстоцена (MIS 3 и 2). Геологическое строение разреза неоднократно описывалось [Волков, Архипов, 1978; Зольников и др., 2024].

Основными костеносными горизонтами являются пойменные суглинки слоя 4 (установлено 13 видов, 14,7 % всех находок) и русловые пески 6 слоя (85,3 %) (табл. 2). Остатки бобров отмечены только для слоя 6, их доля составляет 0,33 %, что достаточно много по сравнению с другими местонахождениями. В составе объединенной фауны из слоя 6 установлено 28 видов. Кости здесь были собраны в положении *in situ* либо с точной привязкой к слою. При этом почти 26 % костей, происходящих из слоя 6, не синхронны

казанцевскому аллювию, а имеют более древний – среднеплейстоценовый возраст, т.е. попали в данный слой в результате переотложения. Найдены кости в слоях 3 и 5 единичны. В лессовидных суглинках слоя 3, аккумуляция которого происходила в интервале времени приблизительно от 22 до 16 тыс. лет назад [Волков, Архипов, 1978], обнаружены остатки бизона, лошади, шерстистого носорога, сайгака и овцебыка. Для данных костей характерна типичная субаэральная сохранность: серый цвет, выветрелость и рыхлая структура костной ткани. Из 5 слоя собраны остатки бизона, лошади и северного оленя. Слои 1 и 2 являются палеонтологически немыми.

В районе с. Бибиха все остатки крупных млекопитающих ранне- и средненеоплейстоценового возраста были найдены на пляже в переотложенном состоянии [Васильев, 2021]. Источник выноса многочисленных

костных остатков в настоящее время не установлен. Ориктоценоз из Бибихи (Новосибирская область) имеет близкое соотношение к слою 6 из Красного Яра. Здесь определены единичные остатки ранне-средне-неоплейстоценовых таксонов *Panthera fossilis*, *Mammuthus* sp., *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Camelus knoblochi*, *Cervalces latifrons*, *Praeovibos* sp., *Soergelia* cf. *elisabethae*. Основная масса костей принадлежит стадным копытным, характерным для среднего-позднего неоплейстоцена (табл. 2). Минерализация этих костей достаточно высокая, а радиоуглеродное датирование дало запредельные для метода результаты. Остатки бобров здесь единичны и составляют 0,03 %. В значительной степени видовой состав местонахождения Бибиха близок к местонахождению Григорьевка (р. Иртыш, Павлодарская область), которое определяется тобольским горизонтом [Шпанский, 2018].

**Общее число костных остатков, собранных в местонахождениях Бибиха 2015–2022 гг., Красный Яр 1978–2020 гг.
(по [Васильеву, 2021] с изменениями) и Тараданово (Новосибирская область)**

Таблица 2

**The total number of bone remains collected in the sites of Bibixa 2015–2022, Krasny Yar 1978–2020
(according to [Vasiliev, 2021] with changes) and Taradanovo (Novosibirsk region)**

Table 2

| Таксон | Бибиха Q1-2 | | Красный Яр | | | | Тараданово [Васильев и др., 2018г.] (MIS 5) | |
|--|-------------|-------|----------------|-------|----------------|-------|---|-------|
| | | | Слой 6 (MIS 5) | | Слой 4 (MIS 3) | | | |
| | Кости | % | Кости | % | Кости | % | Кости | % |
| <i>Lepus</i> sp. | – | – | 2 | 0,04 | 1 | 0,12 | 2 | 0,03 |
| <i>Marmota</i> sp. | – | – | 1 | 0,02 | – | – | 1 | 0,01 |
| <i>Castor fiber</i> | 2 | 0,03 | 16 | 0,33 | – | – | 12 | 0,17 |
| <i>Allactaga</i> sp. | – | – | 1 | 0,02 | – | – | – | – |
| <i>Canis lupus</i> | 5 | 0,06 | 14 | 0,28 | 1 | 0,12 | 13 | 0,19 |
| <i>Cuon alpinus</i> | – | – | 6 | 0,12 | – | – | 2 | 0,03 |
| <i>Vulpes vulpes</i> | – | – | – | – | – | – | 3 | 0,04 |
| <i>Ursus arctos</i> | 29 | 0,38 | 21 | 0,43 | 2 | 0,24 | 19 | 0,27 |
| <i>Ursus savini</i> | 25 | 0,33 | 23 | 0,47 | – | – | 30 | 0,43 |
| <i>Gulo gulo</i> | – | – | 3 | 0,06 | – | – | 1 | 0,01 |
| <i>Meles anakuma</i> | – | – | 1 | 0,02 | – | – | – | – |
| <i>Crocuta crocuta spelaea</i> | – | – | 2 | 0,04 | – | – | 6 | 0,09 |
| <i>Panthera leo fossilis</i> | 1 | 0,02 | 1 | 0,02 | – | – | – | – |
| <i>Panthera leo spelaea</i> | 25 | 0,33 | 33 | 0,67 | 8 | 0,95 | 40 | 0,57 |
| <i>Mammuthus primigenius</i> | 400 | 5,30 | 217 | 4,41 | 13 | 1,54 | 43 | 0,61 |
| <i>Equus ferus</i> (ex gr. <i>gallicus</i>) | 2095 | 27,75 | 1206 | 24,50 | 522 | 61,7 | 2727 | 38,96 |
| <i>Equus ovodovi</i> | 2 | 0,03 | 16 | 0,33 | – | – | 114 | 1,63 |
| <i>Equus</i> cf. <i>hemionus</i> | – | – | – | – | 1 | 0,12 | – | – |
| <i>Stephanorhinus kirchbergensis</i> | 5 | 0,06 | 1 | 0,02 | – | – | – | – |
| <i>Coelodonta antiquitatis</i> | 431 | 5,71 | 315 | 6,40 | 85 | 10,07 | 495 | 7,07 |
| <i>Camelus knoblochi</i> | 1 | 0,02 | – | – | – | – | – | – |
| <i>Megaloceros giganteus</i> | 271 | 3,59 | 294 | 5,97 | – | – | 210 | 3,0 |
| <i>Cervus elaphus</i> cf. <i>sibiricus</i> | 276 | 3,66 | 250 | 5,08 | 28 | 3,31 | 362 | 5,17 |
| <i>Alces</i> cf. <i>alces</i> | 136 | 1,80 | 213 | 4,33 | 25 | 2,96 | 139 | 1,99 |
| <i>Cervalces latifrons</i> | 23 | 0,31 | 1 | 0,02 | – | – | – | – |
| <i>Rangifer tarandus</i> | 11 | 0,15 | 8 | 0,16 | 14 | 1,66 | 3 | 0,03 |
| <i>Cervidae</i> gen. indet | – | – | 1 | 0,02 | – | – | – | – |
| <i>Bos</i> sp. | – | – | 2 | 0,04 | – | – | – | – |
| <i>Bison priscus</i> | 3774 | 49,99 | 2260 | 45,91 | 142 | 16,82 | 2679 | 38,27 |
| <i>Saiga tatarica borealis</i> | 9 | 0,10 | 9 | 0,18 | 3 | 0,36 | 41 | 0,59 |
| <i>Ovis ammon</i> | – | – | – | – | – | – | 4 | 0,06 |
| <i>Praeovibos</i> sp./ <i>Ovibos moschatus</i> * | 4 | 0,05 | 1 | 0,02 | – | – | 1* | 0,01 |
| <i>Soergelia</i> cf. <i>elisabethae</i> | 23 | 0,31 | 5 | 0,1 | – | – | 52 | 0,74 |
| Всего таксонов | | 21 | | 29 | | 13 | | 24 |
| Всего костных остатков | 7549 | 100 | 4923 | 100 | 845 | 100 | 7000 | 100 |

Материалы и методы исследования

Сохранность скелетных остатков бобров в значительной степени колеблется в зависимости от прочности тех или иных элементов. Наиболее прочными являются нижние челюсти, так как в них плотно расположены коренные зубы, а горизонтальная ветвь дополнительно «армирована» резцом, который проходит в теле челюсти до основания восходящей ветви. Также высока частота встречаемости бедренных, больших берцовых и тазовых костей из-за своей массивности. Критерии оценки степени окатанности для остатков речного бобра очень близки к данным по костям крупных и средних млекопитающих. На некоторых костях отмечены следы погрызов хищниками. Также отмечены особенности распределения остатков по индивидуальному возрасту, которые основаны на степени прирастанния эпифизов длинных костей конечностей.

В работе использованы серийные материалы по нижним челюстям и бедренным костям речных бобров хорошей и удовлетворительной сохранности из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область). Также представлены единичные экземпляры тазовых и больших берцовых костей, включая одну кость из местонахождения Кожевниково-на-Шегарке (Кожевниковский район,

Томская область). Общее количество изученных остатков – 15 экземпляров, хранящиеся в ПМ ТГУ (табл. 3). Дополнительно использованы табличные данные промеров по нижним челюстям (6 экземпляров) и зубам из местонахождения Красный Яр (Томская область), представленные в работе Э.В. Алексеевой [1980]. В качестве материала для сравнения использованы два скелета, нижние челюсти (5 экземпляров) и бедренные кости (4 экземпляра) рецентных бобров (добыты на территории Томской области), хранящиеся в Зоологическом музее ТГУ.

Измерения нижних челюстей, зубов и бедренных костей выполнены по схемам, приведенным на рис. 2, а–с. Для нижней челюсти рассчитывались: индекс длины диастемы как отношение длины диастемы к длине зубного ряда P_4-M_3 (4:1), %; индекс массивности диастемы как отношение длины диастемы к ее высоте (промеры 4:3), %. Последний индекс оказался очень показательным для разделения ископаемых и рецентных форм (табл. 4). Для больших берцовых костей измерялись: общая длина, минимальная ширина диафиза, ширина проксимального и дистального концов, их поперечники. Для тазовой кости измерялись: общая длина от переднего края крыла подвздошной кости до заднего края седалищной кости, длина и поперечник вертлужной впадины. Промеры костей проводились с помощью штангенциркулей с точностью до 0,1 мм.

Таблица 3

Изученный материал по *Castor fiber L.*

The studied material on *Castor fiber L.*

Table 3

| Название кости | Коллекционный номер ПМ ТГУ | Местонахождение | Примечание |
|------------------------|----------------------------|--|---------------|
| Нижняя челюсть | 5/3933 | Красный Яр (Томская область) | Adult, sin |
| | 5/2848 | | Adult, dex |
| | 5/2849 | | Adult, dex |
| | 5/6063 | | Adult, dex |
| | 5/5705 | | Adult, sin |
| Бедренная кость | 5/647 | Красный Яр (Томская область) | Adult, dex |
| | 5/2232 | | Subadult, dex |
| | 5/3033 | | Adult, dex |
| | 5/6127 | | Adult, sin |
| | 5/3034 | | Subadult, sin |
| | 5/5399 | | Adult, dex |
| Большая берцовая кость | 57/47 | Кожевниково-на-Шегарке (Томская область) | Subadult, dex |
| | 5/3677 | Красный Яр (Томская область) | Subadult, sin |
| | 5/3240 | Красный Яр (Томская область) | Subadult, dex |
| Тазовая кость | 5/4582 | Красный Яр (Томская область) | Adult, dex |

Таблица 4

Промеры *mandibula* и зубов *Castor fiber* из местонахождения Красный Яр и рецентных из Томской области

Table 4

Measurements of *mandibula* and *Castor fiber* teeth from the Krasny Yar site and recent ones from the Tomsk region

| Промеры, мм | Красный Яр | | | | | Современные | | | | |
|--------------------------------------|------------|--------|--------|--------|--------|-------------|-------|-------|------|------|
| | 5/2848 | 5/2849 | 5/6063 | 5/5705 | 5/3933 | 1 | 2 sin | 3 dex | 4 | 5 |
| 1. Длина зубного ряда (альвеолярная) | 37,2 | 38 | 34,9 | 37,6 | 38,5 | 36 | 33,4 | 33,6 | 36,9 | 34,9 |

| Промеры, мм | Красный Яр | | | | | Современные | | | | |
|--|------------|---------|---------|---------|----------|-------------|---------|---------|----------|----------|
| | 5/2848 | 5/2849 | 5/6063 | 5/5705 | 5/3933 | 1 | 2 sin | 3 dex | 4 | 5 |
| Ширина резца | 8,5 | 9,1 | 8,2 | 9,5 | 9,1 | 7,5 | 8,1 | 8,3 | 10,1 | 9,9 |
| 2. Высота тела нижней челюсти на уровне P ₄ | 33,4 | 29,2 | 30,2 | 31,4 | 35 | 30,5 | 31,8 | 31,7 | 31,2 | 32,1 |
| 3. Высота на уровне диастемы | 22,6 | C 19,8 | 21,5 | 23,4 | 22,6 | 19,2 | 18,1 | 17,9 | 17,8 | 18,1 |
| 4. Длина диастемы | 27,5 | C 24,5 | C 17,0 | 27,2 | C 22,6 | 25,1 | 25,1 | 24,9 | 27,1 | 27,1 |
| Индекс длины диастемы (4:1), % | 73,92 | – | – | 72,34 | – | 69,72 | 75,15 | 74,11 | 73,44 | 77,65 |
| Индекс массивности диастемы (4:3), % | 82,2 | – | – | 86,03 | – | 76,49 | 72,11 | 71,89 | 65,68 | 66,79 |
| 5/6. Длина/ширина коронки: | | | | | | | | | | |
| P ₄ | C9,1/8,0 | 9,6/8,8 | 8,9/8,0 | 9,2/9,1 | 10,1/9,2 | 11,0/9,0 | 9,2/8,0 | 9,4/7,8 | 11,8/8,9 | 11,3/8,3 |
| M ₁ | 9,0/8,4 | 9,0/9,5 | 8,1/7,9 | 9,8/10 | 9,9/9,6 | 8,0/7,8 | 7,1/8,0 | 7,9/8,0 | 8,8/8,9 | 8,4/9,1 |
| M ₂ | 8,9/8,0 | 9,0/8,9 | 7,2/7,0 | 9,1/9,0 | 9,1/9,0 | 8,0/8,1 | 7,1/7,9 | 7,7/7,9 | 8,8/9,0 | 8,1/9,0 |
| M ₃ | – | – | 6,6/6,2 | – | 8,0/7,0 | 8,0/7,0 | 8,4/6,8 | 8,9/6,7 | 9,3/7,1 | 8,9/6,9 |

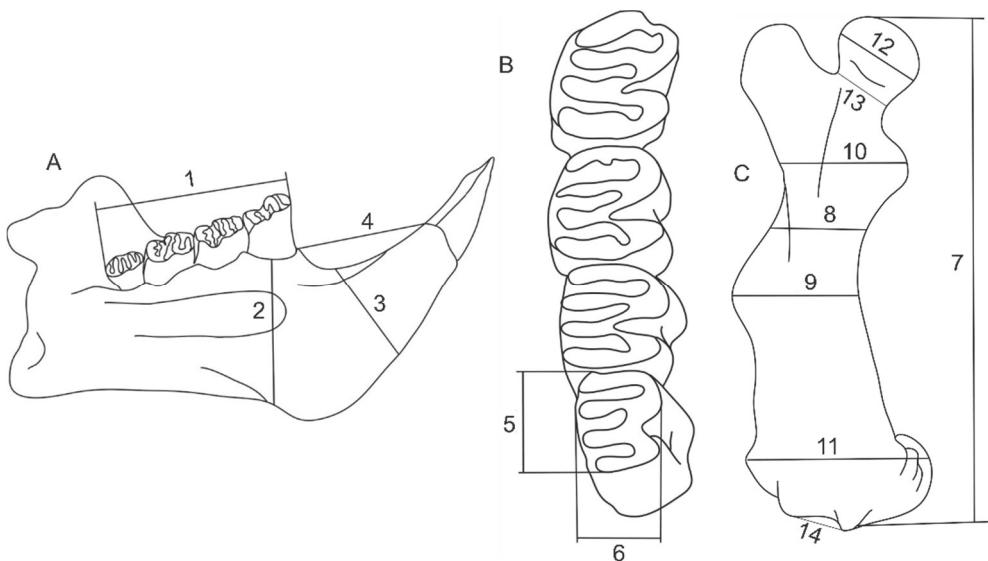


Рис. 2. Схемы промеров некоторых костей речных бобров

А – нижней челюсти: 1 – длина зубного ряда (P₄-M₃); 2 – высота тела нижней челюсти на уровне P₄; 3 – высота на уровне диастемы; 4 – длина диастемы; В – зубов: 5 – длина коронки зуба; 6 – ее ширина; С – бедренной кости: 7 – длина кости от головки; 8 – минимальная ширина диафиза; 9 и 10 – ширина на уровне 4-го и 3-го вертелов соответственно; 11 – ширина дистального эпифиза; 12 – диаметр головки; 13 – ширина шейки; 14 – ширина фасетки коленной чашечки

Fig. 2. Schemes of measurements of some bones of river beavers

А – mandible: 1 – length of dentition (P₄-M₃); 2 – height of mandible body at P₄ levels; 3 – height at diastema level; 4 – length of diastema; В – teeth: 5 – length of tooth crown; 6 – its width; С – femur: 7 – the length of the bone from the head; 8 – the minimum width of the diaphysis; 9 and 10 – the width at the level of the 4th and 3rd trochanter, respectively; 11 – the width of the distal epiphysis; 12 – the diameter of the head; 13 – the width of the neck; 14 – the width of the facet of the knee cups

Морфологическое описание остатков *Castor fiber*

Отряд Rodentia Bowdich, 1821
Подотряд Sciuroomorpha Brandt, 1855
Семейство Castoridae Gray, 1821
Род *Castor* Linnaeus, 1758
Вид *Castor fiber* L.

Все нижние челюсти *Castor fiber* из Красного Яра имеют удовлетворительную или хорошую сохран-

ность, во всех сохранились щечные зубы, на восходящих ветвях отмечены повреждения (рис. 3). На экземплярах ПМ ТГУ 5/3933, ПМ ТГУ 5/2849, ПМ ТГУ 5/6063 резцы сломаны на уровне альвеолы. У экземпляров ПМ ТГУ 5/2848, ПМ ТГУ 5/2849, ПМ ТГУ 5/5705 отсутствуют M₃, но их альвеолы хорошо сохранились. Все челюсти имеют крупные размеры и массивную переднюю часть (табл. 4). Особенно заметную разницу с реентными формами дают: длина

зубного ряда, высота горизонтальной ветви и высота диастемы (рис. 4). Высота горизонтальной ветви у ископаемых экземпляров превышает 21 мм, тогда как у современных представителей она составляет 17,8–19,2 мм.

При этом длина диастемы у ископаемых и рецентных форм близка друг к другу. Индекс массивности диастемы у ископаемых экземпляров (82,2–86,03 %) также превышает значения для современных представителей (65,68–76,49 %).



Рис. 3. Нижние челюсти речных бобров (*Castor fiber*) из местонахождения Красный Яр (Томская область)
а – buccal view, b – lingual view, c – occlusal view; 1 – ПМ ТГУ 5/2848 dex, 2 – ПМ ТГУ 5/5705 sin, 3 – ПМ ТГУ 5/3933 sin, 4 – ПМ ТГУ 5/2849 sin, 5 – ПМ ТГУ 5/6063 dex

Fig. 3. Lower jaws of river beavers (*Castor fiber*) from the location Krasny Yar (Tomsk region)

a – buccal view, b – lingual view, c – occlusal view; 1 – PM TSU 5/2848 dex, 2 – PM TSU 5/5705 sin, 3 – PM TSU 5/3933 sin, 4 – PM TSU 5/2849 sin, 5 – PM TSU 5/6063 dex

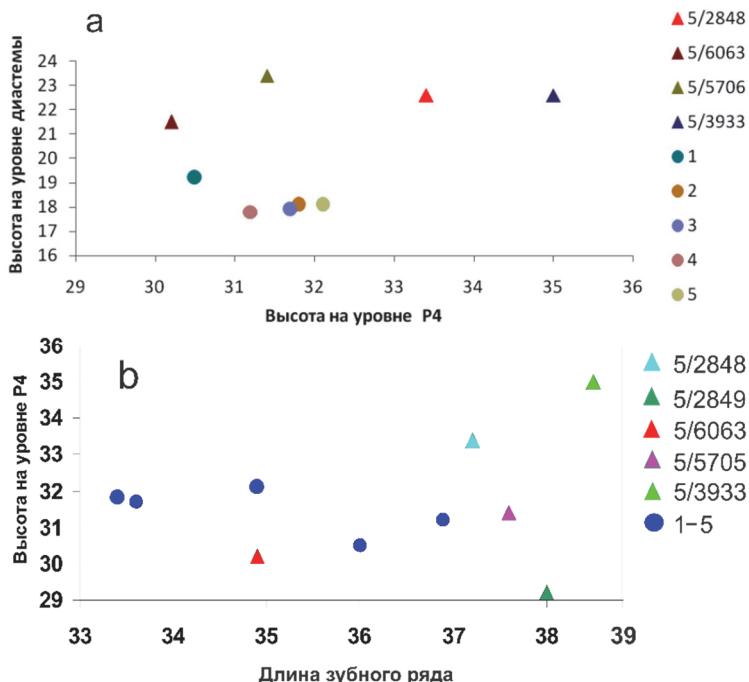


Рис. 4. Морфометрические параметры mandibula *Castor fiber* позднего плейстоцена (треугольники) и recentных форм (круги)

a – соотношение высоты горизонтальной ветви на уровне P4 и высоты диастемы; b – соотношение длины зубного ряда и высоты горизонтальной ветви на уровне P4. Исходные данные – в табл. 4

Fig. 4. Morphometric parameters of mandibula *Castor fiber* of the Late Pleistocene (triangles) and recentate forms (circles)

a – the ratio of the height of the horizontal branch at the P4 level and the height of the diastema; b – the ratio of the length of the dentition and the height of the horizontal branch at the P4 level. The initial data in table 4

Рисунок эмали коренных зубов ископаемых экземпляров из Красного Яра похож на таковой у современных представителей вида. Верхушки бугров и гребней щечных зубов у речного бобра очень рано стираются, и жевательная поверхность представляет собой плоскость с узкими поперечными петлями, разделёнными глубокими входящими складками. При дальнейшем стирании складки замыкаются в марки разной формы, так как соответствующие складкам желобки на боковой поверхности зуба мельчают и выклиниваются по направлению к основанию коронки, а гребни и бугры теряют при этом свои первоначальные очертания. На первой стадии стирания зубов рисунок упрощен, более сложную форму он имеет на средней стадии, когда петли причудливо волнисты, и вновь упрощается к старости, при выдвигании снашаивающегося зуба до уровня начала боковых борозд. Средняя степень стирания отразилась на состоянии эмалевых складок в случае экземпляра ПМ ТГУ 5/2848, у которого отмечен более сложный рисунок: входящие складки с внутренней стороны несут боковые выступы усложняющие

структурку петель. На жевательной поверхности зубов образца ПМ ТГУ 5/2849 такие выступы не развиты, зубы хорошо сохранились, но резец и сама кость сильно обломаны.

Бедренные кости из местонахождения Красный Яр (Томская область) представленные серией из шести экземпляров (рис. 5). У четырех костей дистальный эпифиз и головка бедра приросшие и они отнесены к взрослым животным. Из них экземпляры ПМ ТГУ 5/3034 и ПМ ТГУ 5/5399 имеют повреждения проксимального и дистального концов соответственно. У двух костей ПМ ТГУ №5/6127 и ПМ ТГУ 5/2232 оба эпифиза отсутствуют, а поверхности соплениния на диафизах указывают на сохранение при жизни хрящевой прослойки и неполного прирастания эпифизов. Эти экземпляры отнесены к подросткам. При этом размеры бедренных костей подростков (ширина диафиза и общая длина) очень близки к размерам экземпляра ПМ ТГУ 5/3033 (рис. 6), что позволяет предполагать принадлежность подростковых костей к самцам, а взрослый полный экземпляр ПМ ТГУ 5/3033 отнести к самкам.

Вероятно, к самкам относится и неполный экземпляр ПМ ТГУ 5/3034.

Размеры ископаемых костей в целом соответствуют размерам recentных экземпляров (табл. 5).

Отмеченная на рис. 6 значительно меньшая ширина дистального эпифиза для двух экземпляров (ПМ ТГУ 5/6127 и ПМ ТГУ 5/2232) соотносится с подростковыми экземплярами.



Рис. 5. Бедренные кости речных бобров (*Castor fiber*) из местонахождения Красный Яр (Томская область)
а – вид спереди, б – вид сзади; 1 – ПМ ТГУ 5/647, 2 – ПМ ТГУ 5/2232, 3 – ПМ ТГУ 5/3033, 4 – ПМ ТГУ 5/6127 (sin), 5 – ПМ ТГУ 5/3034, 6 – ПМ ТГУ 5/5399

Fig. 5. Femoral bones of river beavers (*Castor fiber*) from the site Krasny Yar (Tomsk region)

а – front view, б – rear view; 1 – PM TSU 5/647, 2 – PM TSU 5/2232, 3 – PM TSU 5/3033, 4 – PM TSU 5/6127 (sin), 5 – PM TSU 5/3034, 6 – PM TSU 5/5399

Промеры бедренных костей *Castor fiber* из местонахождения Красный Яр и recentных из Томской области

Таблица 5

Measurements of *Castor fiber* femurs from the Krasny Yar site and recent from the Tomsk region

Table 5

| Промеры, мм | Красный Яр | | | | | Современные | | | | |
|--|------------|--------|--------|--------|--------|-------------|-------|-------|------|-------|
| | 5/647 | 5/2232 | 5/3033 | 5/6127 | 5/3034 | 5/5399 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Длина бедренной кости | 121 | C100,4 | 110,2 | C96,5 | C83,9 | — | 113,6 | 118,9 | 121 | 122,1 |
| Ширина диафиза | 27 | 23,8 | 21 | 21,2 | 23,5 | 24,1 | 21,1 | 22,9 | 22,2 | 22,2 |
| Ширина дистального эпифиза | 43,7 | C 34,0 | 39,1 | C 31,9 | 40,6 | — | 40,9 | 39,3 | 41,2 | 41,2 |
| Поперечник дистального эпифиза (латеральный) | 34 | C 17,4 | 30 | — | 28,5 | — | 30,6 | 30,4 | 28,9 | 30,9 |
| Диаметр головки | 20 | C 15,9 | 18,9 | 17 | — | 18,1 | 17,2 | 18,2 | 17,8 | 17,8 |
| Поперечник головки | 20,5 | C 16,4 | 18,5 | 15,1 | — | 18 | 17,1 | 17,8 | 17,2 | 16,7 |
| Ширина шейки бедра | 13,5 | 15 | 12,8 | 13,5 | — | 14,1 | 11,2 | 12,9 | 13,1 | 13,2 |
| Ширина фасетки коленной чащечки | 17,5 | — | 14,9 | — | 13,5 | — | 14,9 | 16 | 16 | 16,1 |
| Ширина на уровне 3-го вертела | 31,5 | 28,1 | 26 | 26,1 | — | 28 | 28,8 | 30,1 | 30,8 | 30,1 |
| Ширина на уровне 4-го вертела | 33 | 30,9 | 27,9 | 27,5 | 30,8 | 30,5 | 32,3 | 36,2 | 32,5 | 32,9 |
| Индекс ширины диафиза | 22,3 | — | 19,1 | — | — | — | 18,6 | 19,3 | 18,3 | 18,2 |
| Индекс ширины дистального эпифиза | 36,1 | — | 35,5 | — | — | — | 36,0 | 33,1 | 34,0 | 33,7 |

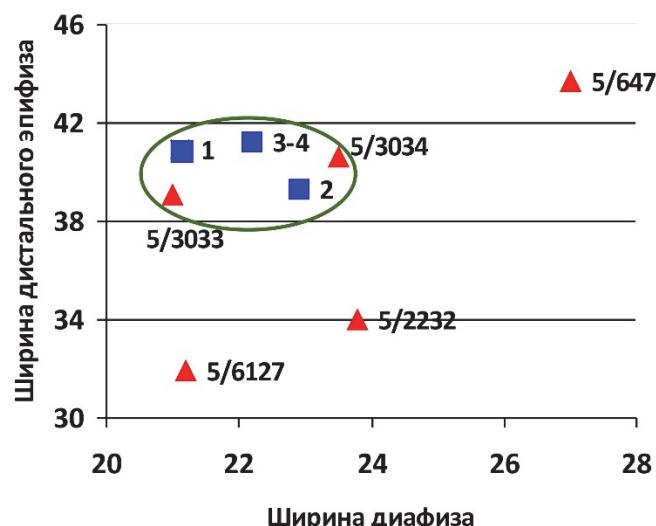


Рис. 6. Соотношение ширины диафиза и ширины дистального эпифиза бедренных костей *Castor fiber*. Треугольники – экземпляры позднего плейстоцена; квадраты – recentные экземпляры. Исходные данные – в табл. 5

Fig. 6. The ratio of the width of the diaphysis and the width of the distal epiphysis of the femoral bones *Castor fiber*

Triangles – specimens of the Late Pleistocene; squares – recent specimens. The initial data in table 5

Большие берцовье кости из Красного Яра имеют незначительную окатанность, у экземпляра ПМ ТГУ 5/3240 сохранилась дистальная половина. У всех костей эпифизы не были неприросшими, поэтому их можно отнести к подростковым особям (рис. 7, a–d). Экземпляр ПМ ТГУ 57/47 из местонахождения Ко-жевниково-на-Шегарке обладает крупными размерами, значительно превосходящими экземпляры из Красного Яра, и находится на уровне средних значений для взрослых современных экземпляров [Громова, 1950].

Размеры костей: ПМ ТГУ 5/3240 – ширина дистального конца – 17,7 мм, поперечник – 17,2 мм; ПМ ТГУ 5/3677 – длина кости – 112,4 мм, ширина проксимального конца – 20,2 мм, его поперечник – 21,7 мм, ширина диафиза по середине – 11,1 мм, ширина дистального конца – 16 мм, его поперечник – 16,7 мм; ПМ ТГУ 57/47 – длина кости – 126,5 мм, ширина проксимального конца – 26,4 мм, его поперечник – 26,5 мм, ширина диафиза по середине – 11,6 мм, ширина дистального конца – 20,7 мм, его поперечник – 17,7 мм.

Правая половина таза ПМ ТГУ 5/4582 (рис. 7, e) имеет погрызы на краиальном конце крыла подвздошной кости и отломленные седалищную и подвздошную кости. Размеры: длина подвздошной кости

от переднего края вертлужной впадины – 95,9 мм, переднезадний диаметр вертлужной впадины – 23,4 мм, вертикальный диаметр вертлужной впадины – 21,5 мм.



**Рис. 7. Большие берцовые и тазовые кости *Castor fiber* из местонахождений Томской области:
ПМ ТГУ 5/3677 (Красный Яр)**

а – вид спереди; б – вид с медиальной стороны; ПМ ТГУ 57/47 (Кожевниково-на-Шегарке); с – вид спереди; д – вид с медиальной стороны; е – ПМ ТГУ 5/4582 (Красный Яр), вид с латеральной стороны

Fig. 7. Tibia and pelvic bones *Castor fiber* from the locations of the Tomsk region: PM TSU 5/3677 (Krasny Yar)
a – front view; b – view from the medial side; PM TSU 57/47 (Kozhevnikovo-on-Shegarka); c – front view; d – view from the medial side; e – PM TSU 5/4582 (Krasny Yar), view from the lateral side

Палеоэкологические аспекты обитания речного бобра

Современные речные бобры – животные с хорошо выраженной экологической специализацией как в питании, так и в ландшафтно-климатических условиях обитания. Кормовой базой речного бобра являются вегетативные побеги кустарников и молодых деревьев, произрастающих вблизи водоемов. Возможность обитания бобров в конкретном водоеме определяется, прежде всего, его гидрологическими условиями. Маленькие, мелководные, систематически промерзающие зимой и пересыхающие летом водоемы бобрами не заселяются. Сочетание достаточной кормовой базы вблизи водоема, благоприятный гидрорежим водоема и удобные спуски-подъемы в береговой зоне обеспечивают успешное существование бобровым семьям. Более того, бобры своей деятельностью оказывают влияние на гидрорежим водотоков и, как следствие, проводят средообразующие изменения в локальных экосистемах. Построение бобровой плотины приводит к более устойчивому уровню воды на отдельном участке водотока, снижению скорости течения

чения, как следствие происходит подтопление пониженных участков, затопление береговых кустарниковых зарослей, что делает их более доступными пищевыми ресурсами и обеспечивает большую защиту от хищников. Длительное присутствие бобров может приводить и к ландшафтным изменениям – подпруживанию, заболачиванию, подъему грунтовых вод, изменению растительных ассоциаций. Экологические особенности существование и средообразующая роль современных речных бобров многократно описаны [Данилов и др., 2007; Тютина, 2008; Алейников, 2010], поэтому нет необходимости углубляться в эту тему. Так как морфологические особенности поздне-плейстоценовых бобров в основном аналогичны современным представителям, можно предполагать, что и экологические условия существования ископаемых *Castor fiber* очень близки к современным. Различия отмечены в степени развития диастемы нижней челюсти, что может отражать некоторые особенности питания. Можно предположить, что бобры в первой половине каргинского времени питались более плотной древесиной, что стимулировало увеличение мощности диастемы. Предположительно это

связано с более сложными ландшафтно-климатическими условиями в позднем плейстоцене или более короткими периодами роста растений (связанными с более коротким теплым сезоном).

Присутствие в оректоценозе местонахождения Красный Яр единичных остатков водоплавающих птиц – уток и гусей, косвенно подтверждает наличие слабо-проточных заводей, что является благоприятными условиями для обитания речного бобра. Не исключено, что высокая численность остатков *Alces alces* в Красном Яру (7,5 % от общей численности, табл. 1) также связана с присутствием бобров. Состав древесных и кустарниковых растений, употребляемых в пищу современным бобром, лосем и зайцем-беляком, полностью совпадает. Бобр в процессе заготовки корма валит осины, ивы, но использует он лишь 30–40 % их коры и 50–60 % ветвей. Лоси во время суточных жировочных перемещений, попадая на бобровые кормовые участки, охотно поедают кору сваленных бобрами осин.

Врагами для современного бобра являются волк, медведь, росомаха, лисица и рысь. Бобры могут уничтожать: выдра, норка, филин, орлан-белохвост, скопа, и даже щука [Колосов и др., 1961; Соколов, 1986; Собанский, 2006; Завьялов и др., 2010]. Для ископаемого биома наиболее вероятную угрозу для бобров составляли волк и росомаха [Шпанский, 2021]. Не исключены

нападения со стороны пещерного льва, пещерной гиены, бурого медведя. В общем можно отметить, что роль хищников в жизни современного и ископаемого бобра очень невелика, так как, имея возможность укрываться в воде, бобры несут небольшие потери от всех хищников, вместе взятых [Собанский, 2006]. Однако если животные отходят за кормом более чем на 40–50 м от воды, они рискуют вовремя не обнаружить хищника, оказавшегося между ними и берегом пруда (реки), и в этом случае шансы бобров на спасение близки к нулю [Завьялов и др., 2010]. Наблюдения за состоянием ископаемых бедренных и больших берцовых костей из местонахождения Красный Яр (Томская область) показали, что на трех из шести экземпляров бедренных костей и одной большой берцовой достаточно четко различимы следы погрызаний. Среди бедренных костей две принадлежат к взрослым особям и одна – к подростку (рис. 8). Эти наблюдения позволяют проводить аналогии отношений бобр – хищник для позднего плейстоцена. По особенностям погрызаний можно предположить, что они выполнены волком или росомахой. Достаточно высокая численность костей с погрызами не обязательно отражает высокую долю гибели бобров в результате охоты хищников. Эти погрызы могли появиться и в результате употребления хищниками падали.

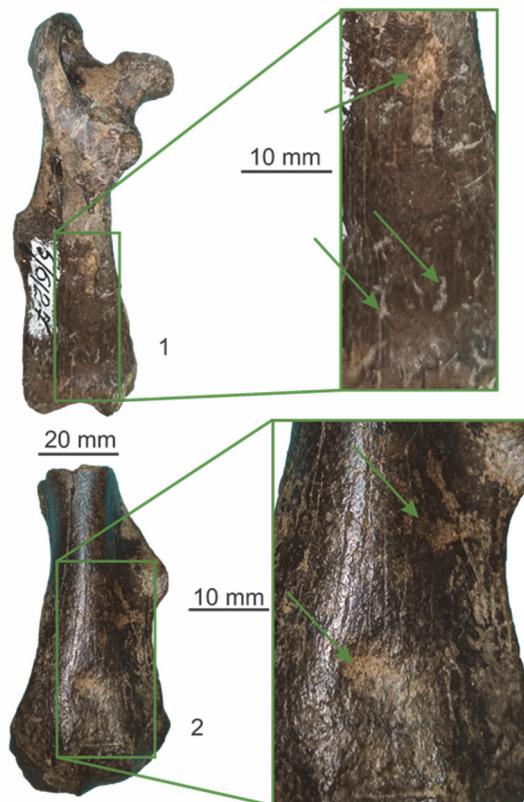


Рис. 8. Бедренные кости *Castor fiber* со следами погрызов хищниками

1 – ПМ ТГУ 5/6127 (молодая особь); 2 – ПМ ТГУ 5/3034 (взрослая особь)

Fig. 8. *Castor fiber* femurs with traces of gnawing by predators

1 – PM TSU 5/6127 (subadult); 2 – PM TSU 5/3034 (adult)

Пищевых конкурентов среди диких животных у бобров немного. Это, прежде всего, лоси, маралы, другие копытные, которые кормятся теми же растительными кормами, в том числе водными и околоводными, что и бобры [Собанский, 2006; Данилов и др., 2007]. Впервые в 2022 г. по бедренной кости бобра из Красного Яра (Томская обл.) получены данные по стабильным изотопам $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$, которые хорошо сопоставимы с данными по другим растительноядным животным. Углерод ($\delta^{13}\text{C}$) составляет $-20,7\text{‰}$, азот ($\delta^{15}\text{N}$) – $3,5\text{‰}$ [Kuzmin, Shpansky, 2023; Fig. 3]. Полученные данные наиболее близки к данным по *Megaloceros giganteus*, *Alces alces* и значительно отличаются от стадных копытных, живущих в открытых ландшафтах – *Equus* sp., *Bison priscus*, *Saiga taratica*, *Ovibos moschatus*, *Rangifer tarandus*, еще сильнее отличаются данные по $\delta^{15}\text{N}$ для *Coelodonta antiquitatis* и *Mammuthus primigenius*. Современные бобры очень устойчивы к инфекционным заболеваниям, а для ископаемых форм такие данные в настоящее время отсутствуют.

Связь палеоэкологии и биохронологии бобров

Морфологическое сходство костей ископаемых и современных бобров позволяет сделать вывод об их высокой степени экологической близости. На этой основе можно провести решение обратной задачи в палеоэкологии – установление условий существования бобров в отдельные эпохи плейстоцена на основании данных по современным представителям. Так как бобр является очень узко специализированным в экологическом отношении животным, мы можем предположить, что в те временные интервалы, к которым приурочены известные ископаемые остатки, существовали условия природной среды, удовлетворяющие их особенностям жизнедеятельности. Мы можем предположить, что эти условия были близки к тем, что наблюдаются в местах его современного распространения.

В настоящие времена данные о стратиграфической приуроченности местонахождений крупных млекопитающих Западной Сибири, включающих остатки бобров, приурочены к межледниковым и интерстадиальным интервалам среднего-позднего плейстоцена (рис. 9). Данных о находках остатков бобров в местонахождениях, датируемых холодными эпохами (MIS 4, MIS 2), в настоящее время нет. На основании радиоуглеродных дат по местонахождениям, попадающим в интервал последних 50 тысяч лет, можно сделать небольшую детализацию времени распространения бобра на юго-востоке Западно-Сибирской равнины. По данным из местонахождений голоцен (MIS

1), появление бобра отмечается со второй его половины – суббореального времени (около 5 тыс. лет назад) [Девяшин, 2013]. В последние десятилетия ареал бобров расширяется. В местонахождениях, сопоставимых со временем LGM (последний ледниковый максимум; MIS 2) остатки бобров отсутствуют, что является вполне закономерным. Более интересным является распределение находок для каргинского интерстадиала (MIS 3). Этому временному интервалу (57–24 тыс. лет) на территории юго-востока Западно-Сибирской равнины соответствуют два крупных многовидовых местонахождения: верхний костеносный уровень Красного Яра (Новосибирская область) и Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область). Видовые составы этих местонахождений очень близки (табл. 1, 2) и однозначно соответствуют мамонтовому фаунистическому подкомплексу [Shpansky, 2024]. Радиоуглеродное датирование показало, что формирование верхнего костеносного уровня в местонахождении Красный Яр (Новосибирская область) происходило в интервале 39–27,5 тыс. лет назад [Васильев, 2021]. А основные даты по костям из Красного Яра (Томская область) находятся в интервале 48–38 тыс. лет назад [Shpansky, Kuzmin, 2021; Kuzmin, Shpansky, 2023]. При этом остатки бобра присутствуют только в томском Красном Яру. Радиоуглеродная дата по бедренной кости ПМ ТГУ 5/3034 получилась 39200 ± 190 лет (IGANAMS – 9264; календарный возраст 42710 лет), что также хорошо укладывается в определенный интервал формирования местонахождения в Томской области.

Таким образом, новосибирский Красный Яр характеризует вторую половину каргинского интерстадиала, а томский Красный Яр отражает более раннее время, считающееся более теплым. Близкий геологический возраст (64–47 тыс. лет; [Jacobs et al., 2019]) к томскому Красному Яру имеет слой 12 в южной галерее Денисовой пещеры, из которого известно несколько костей *Castor fiber*. Детальные палинологические исследования, проведенные по отложениям второй половины верхнего плейстоцена, позволили И.В. Михайловой [2004] выделить несколько этапов изменения растительности и климата на территории Среднего Приобья. На этапе 50–46 тыс. лет существовала растительность северной тайги, климат был более холодный и сухой, чем современный. В интервале 46–37 тыс. лет происходят ландшафтно-климатические изменения – в начале интервала распространена среднетаежная растительность, а к концу интервала климат становится более холодным и сухим, «возрастает роль хвойных, преимущественно ели, увеличивается доля карликовой бересклети», среди травянистых растений доминирует пыльца маревых [Михайлова, 2004, с. 214–215].

В подтверждение этому в спорово-пыльцевом спектре, полученном из местонахождения Красный Яр (Томская область), из слоя 4, датированного в интервале 46–37 тыс. лет [Shpansky, Kuzmin, 2021], наибольшее количество (42,1 %) составляет пыльца древесных пород, в основном хвойных, небольшая часть пыльцы бересклета (*Betula pendula*) и ивы (*Salix* sp.). Травы (7,1 %) представлены единичными зернами астровых, цикориевых, маревые, в большом количестве встречаются полыни (*Artemisia* sp.). В меньшем количестве (1,6 %) встречаются споры зеленого мха (*Bryales* sp.) и плауна

(*Lycopodium* sp.) (определения И.А. Севастьяновой, лаб. микропалеонтологии ТГУ [Shpansky et al., 2016]). Отмечается значительное смещение лесных ассоциаций на юг Западно-Сибирской равнины [Волкова, 2011]. В более позднее время (37–30 тыс. лет) отмечается дальнейшее похолодание с изменением растительности – среди древесных доминируют сосна и бересклет и увеличивается доля трав, распространяются полынно-маревые ассоциации. Для сартанского времени отмечается сначала распространение ксерофитной растительности степного типа, а затем – тундровой растительности.

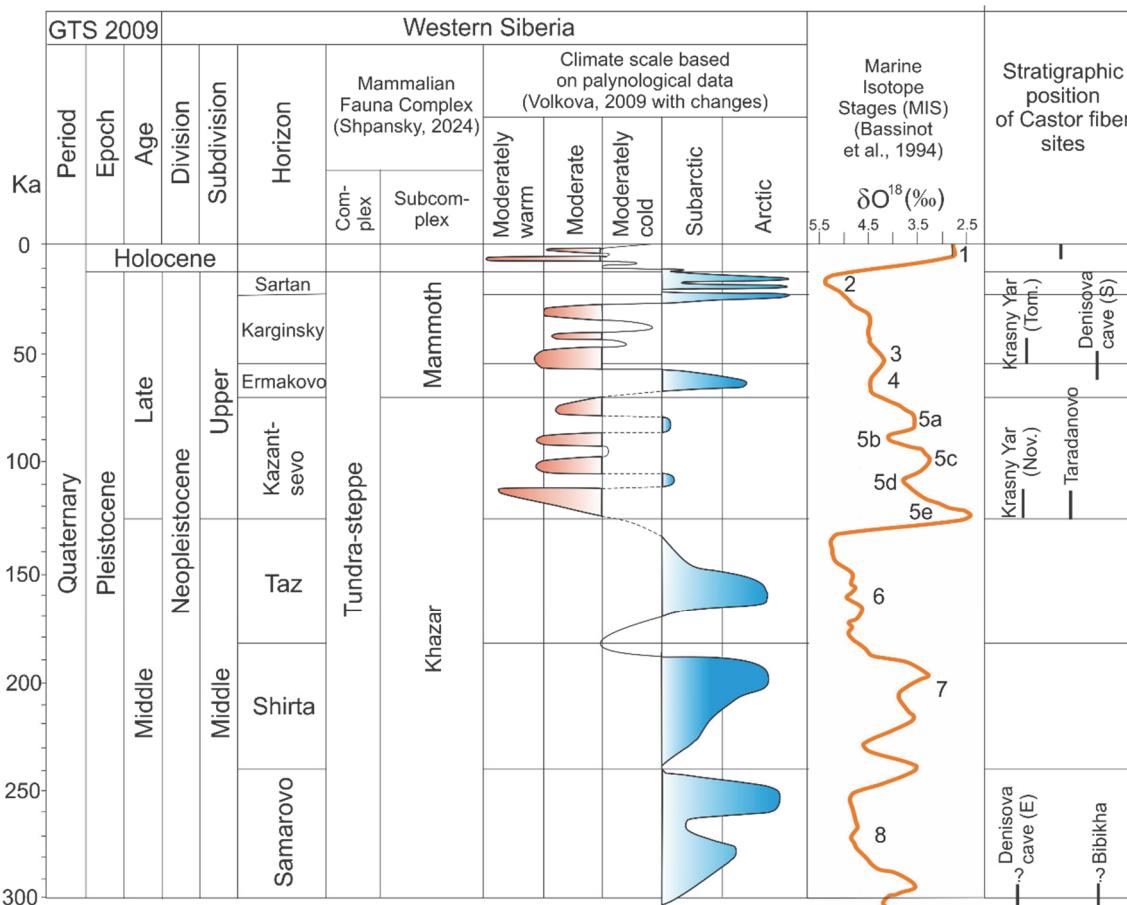


Рис. 9. Схема стратиграфического положения местонахождений, содержащих остатки *Castor fiber*, на юго-востоке Западно-Сибирской равнины

Krasny Yar (Tom.) – Красный Яр (Томская область); Krasny Yar (Nov.) – Красный Яр (Новосибирская область, слой 6); Denisova cave (S) – Денисова пещера (южная галерея, слой 12); Denisova cave (E) – Денисова пещера (восточная галерея, слой 17)

Fig. 9. Diagram of the stratigraphic position of sites containing *Castor fiber* remnants in the southeast of the West Siberian Plain

Krasny Yar (Tom.) – Krasny Yar (Tomsk region); Krasny Yar (Nov.) – Krasny Yar (Novosibirsk region, layer 6); Denisova cave (S) – Denisova Cave (south gallery, layer 12); Denisova cave (E) – Denisova Cave (east gallery, layer 17)

На переходный рубеж в интервале 37–40 тыс. лет назад в изменениях палеогеографической обстановки указывают и некоторые другие данные. Достаточно высокий уровень заросленности прибрежных территорий отражается на высокой доле остатков лосей (*Alces alces* L.) среди всех оленей в местонахождении

Красный Яр (Томская область) (около 7,5 % от всех остатков животных; см. табл. 1).

Вероятно, увеличенная влажность в первой половине каргинского времени могла отразиться на снижении скорости стирания зубов мамонтов. Как следствие, происходила задержка процесса последней

смены зубов (когда размеры челюстей достигли взрослого состояния) и возникновение патологических изменений на зубах (M3) мамонтов [Машенко, Шпанский, 2005]. Возраст черепа и нижней челюсти ПМ ТГУ 1/36 с такими изменениями имеет близкую к бобрам из томского Красного Яра радиоуглеродную дату 35920 ± 140 лет (IGANAMS 9267), особенно в калиброванном виде: 41033 лет. Этому времени примерно соответствует начавшееся вымирание некоторых таксонов – *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sibiricum*, сокращение с севера на юг ареалов *Ursus savini rossicus*, *Crocuta spelaea*. Радиоуглеродная дата пещерной гиены из Красного Яра (Томская область) составляет 43140 ± 370 лет (UBA-28335) и является самой молодой для равнинной территории Западной Сибири. Исчезновение этого хищника, вероятно, связано с усилением промерзания грунтов и невозможностью создавать подземные убежища, как это делают современные африканские гиены [Шпанский, 2021]. Таким образом, можно отметить определенный рубеж в каргинском интерстадиале на границе около 40–37 тыс. лет, который отразился в изменениях природной среды на территории Западно-Сибирской равнины. Можно предположить, что направленность этих изменений происходила в сторону начавшейся аридизации климата и смещению температурных параметров как по абсолютным значениям (в отрицательную сторону), так и по соотношению продолжительности теплых и холодных сезонов в году. Не исключено увеличение продолжительности холодного периода с нарастанием мощности ледового покрова на реках, снижения водности рек. Все эти сопряженные процессы являются негативными для существования бобров бобров и некоторых других видов, тяготеющих к древесно-кустарниковым биотопам.

Более древние находки речного бобра связаны с отложениями казанцевского межледникова (MIS 5e). Для этого времени в Новосибирском Приобье известно два многовидовых местонахождения – нижний костеносный слой Красного Яра и Тараданово [Васильев и др., 2018б; Васильев, 2021]. В первом местонахождении определено 16 костей речного бобра (0,33 % от общей численности), а в Тараданово 12 костей (0,17 %), что вполне сопоставимо с присутствием бобра в каргинское время в томском местонахождении Красный Яр – 14 костей (0,22 %) (см. табл. 1, 2). Сход-

ство видовых составов и соотношений таксонов косвенно указывает на близость условий природной среды, благоприятных для бобров, в казанцевское время и в первую половину каргинского времени.

Для второй половины среднего плейстоцена присутствие *Castor fiber* отмечено также в двух многовидовых местонахождениях: в слое 17 восточной галереи Денисовой пещеры, чей верхний возрастной интервал ограничен 284 ± 32 тыс. лет, что соответствует началу самаровского оледенения в Западной Сибири. Возраст местонахождения Бибиха менее четко определен, в нем присутствует большое количество представителей вяткинского фаунистического комплекса (первая половина среднего плейстоцена) и представители фаун второй половины среднего и позднего плейстоцена (тундра-степной фаунистический комплекс [Shpansky, 2024]). По мнению С.К. Васильева [2021], кости представителей тундра-степного комплекса относятся к второй половине среднего плейстоцена, они имеют большую степень минерализации, а радиоуглеродное датирование показало запределные результаты для метода ^{14}C , но не исключен казанцевский возраст этого местонахождения.

Таким образом, можно считать, что бобр как вид с узкой экологической валентностью является хорошим биоклиматическим маркером для второй половины среднего и позднего плейстоцена, отражающего для этого времени интервалы с теплыми и влажными условиями природной среды, близкие к современным. Опираясь на экологические особенности современных бобров, с большой долей вероятности можно утверждать, что в геологические отрезки времени, в которые бобры распространялись достаточно широко, существовало несколько важных палеогеографических особенностей. Обязательно существовал устойчивый речной сток с широким дренированием территории, наличием большого количества относительно некрупных водотоков с устойчивым гидорежимом и отсутствием на них толстого сплошного ледяного покрова в холодный период. Еще одним важным обстоятельством является наличие кормовой базы в непосредственной близости от русло-вой части реки – прибрежные древесно-кустарниковые заросли. Для более объективного анализа необходимы дальнейшие исследования и расширение представительности выборки по ископаемому материалу для подтверждения предложенной гипотезы.

Список источников

- Алейников А.А.** Средопреобразующая деятельность бобра европейского (*Castor fiber*) на территории заповедника «Брянский лес» и его охранной зоны // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2010. Вып. 18.
- Алексеева Э.В.** Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири. М. : Наука, 1980. 188 с.
- Бондарев А.А., Голубев А.С., Тесаков А.С., Шпанский А.В.** Бобровые (Castoridae, Rodentia, Mammalia) плейстоцена юга Западной Сибири // Закономерности эволюции и биостратиграфия. Материалы LXX сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб. : Картфабрика Института Карпинского, 2024. С. 205–207.
- Васильев С.К.** Fauna крупных млекопитающих из плейстоценовых отложений Чагырской пещеры (Северо-Западный Алтай) по материалам раскопок 2007–2011 годов // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2013. Т. 19. С. 28–44.

Васильев С.К. Крупные млекопитающие раннего, среднего и позднего плейстоцена Новосибирского Приобья // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2021. Т. 27. С. 66–73.

Васильев С.К., Козликин М.Б., Шуньков М.В. Остатки мегафауны из верхней части плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2018а. Т. 24. С. 37–41.

Васильев С.К., Козликин М.Б., Шуньков М.В. Фаунистические остатки из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры (материалы 2019 года) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2020. Т. 26. С. 37–42.

Васильев С.К., Кривошапкин А.И., Зенин В.Н., Шалагина А.В. Предварительные итоги исследования остатков мегафауны из отложений пещеры Страшной (Северо-Западный Алтай) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2016. Т. 22. С. 15–22.

Васильев С.К., Оводов Н.Д., Мартынович Н.В. Новые палеогеологические исследования пещеры Логово Гиены (Северо-Западный Алтай) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2006. Т. 12. № 1. С. 43–49.

Васильев С.К., Орлова Л.А., Кузьмин Я.В. Местонахождение фауны крупных млекопитающих сартанского времени на реке Орда (Ордынский район Новосибирской области) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2007. Т. 13. С. 29–32.

Васильев С.К., Пархомчук Е.В., Середнёв М.А., Милютин К.И., Кузьмин Я.В., Калинкин П.Н., Растигеев С.А. Радиоуглеродное датирование остатков редких видов плейстоценовой мегафауны Южной Сибири // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2018б. Т. 24. С. 42–46.

Васильев С.К., Середнёв М.А., Милютин К.И. Остатки плейстоценовой мегафауны из аллювиальных местонахождений Бибиха, Тараданово на реке Оби (Новосибирская область) и реке Чумыш (Алтайский край) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2018в. Т. 24. С. 47–51.

Васильев С.К., Середнёв М.А., Милютин К.И. Новые находки остатков плейстоценовых крупных млекопитающих на вторичных аллювиальных местонахождениях Верхнего Приобья в 2021 году // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2021. Т. 27. С. 74–82.

Васильев С.К., Шуньков М.В., Козликин М.Б. Новые данные по мегафауне позднего плейстоцена из Денисовой пещеры // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск : Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2022. Т. 28. С. 82–88.

Виноградов Б.С. Заметка об ископаемых грызунах и насекомоядных Северного Казахстана // Труды Палеозоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. V.

Вислобокова И.А. О находке *Trogontherium minus* Newton в нижнеэоплейстоценовых отложениях Павлодарского Прииртышья // Геология и геофизика. 1974. № 2. С. 128–129.

Волков И.А., Архипов С.А. Четвертичные отложения района Новосибирска. Новосибирск, 1978. 89 с.

Волков П.В., Васильев С.К. Находки остатков мегафауны со следами воздействия палеолитического человека на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Вестник НГУ. Серия: История, филология. 2017. Т. 16, № 7: Археология и этнография. С. 66–73.

Волкова В.С. Стратиграфия и палеогеография плейстоцена Западной Сибири: современное состояние, проблемы и пути их решения // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. М. : ГЕОС, 2009. С. 25–31.

Волкова В.С. Проблемы палинологии, динамика растительных зон в позднем кайнозое Западной Сибири и их значение для стратиграфии // Новости палеонтологии и стратиграфии. Прил. К журналу «Геология и геофизика». 2011. Вып. 16–17. С. 131–136.

Громова В. Определитель млекопитающих СССР по костям скелета. Вып. 1. Определитель по крупным трубчатым костям // Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода. 1950. Т. IX. 240 с.

Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. Речные бобры Европейского Севера России / отв. ред. П.И. Данилов. М. : Наука, 2007. 199 с.

Девяшин М.М. Крупные млекопитающие юго-востока Западной Сибири в голоцене : автореф. дис. канд. геол.-минерал. наук. Томск, 2013. 19 с.

Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горяннова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 39–61.

Зольников И.Д., Филатов Е.А., Шпанский А.В., Глушкова Н.В., Данильсон Д.А., Бордюгова Е.А. Геологогеоморфологические свидетельства суперпаводков в Верхнем Приобье // Геоморфология и палеогеография. 2024. Т. 55, №4. С. 13–25.

Кассал Б.Ю. Состояние популяции бобра речного западносибирского (*Castor fiber pohlei* Serebrennikov, 1929) // Труды Зоологической комиссии ОРО РГО. 2005. № 2. С. 81–98.

Кожамкулова Б.С. Антропогеновая ископаемая териофауна Казахстана. Алма-Ата : Наука, 1969. 149 с. Таблицы I–XXXIV.

Колосов А.М., Лавров Н.П., Наумов С.П. Биология промысловых зверей СССР. М. : Высшая школа, 1961. 379 с.

Косинцев П.А., Бобковская Н.Е. Крупные млекопитающие неоплейстоцена широтного отрезка Нижнего Иртыша // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2003. С. 226–231.

Машенко Е.Н., Шпанский А.В. Аномалии строения зубов у шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) // Палеонтологический журнал. 2005. № 1. С. 96–102. Табл. VI–VII.

Михайлова И.В. История развития растительности и климата Среднего Приобья в позднем плейстоцене (по данным палинологических исследований) // Новости палеонтологии и стратиграфии. Прил. К журналу «Геология и геофизика». 2004. Вып. 6–7. С. 209–217.

Собанский Г.Г. Пушные звери Алтая. Барнаул, 2006. 151 с.

Соколов В.Е. Редкие и исчезающие животные. Млекопитающие. М. : Высшая школа, 1986. 519 с.

Тютина Е.В. Распространение речного бобра (*Castor fiber*) и его влияние на водные экосистемы заповедника «Оренбургский» // Биологические науки. Оренбург, 2008. С. 180–182.

Укоков Н.А., Шпанский А.В. Бобры (*Castor fiber L.*) позднего плейстоцена юго-востока Западной Сибири // Азимут Геонаук. Вып. 3. Томск : Изд-во Томского ЦНТИ, 2023. С. 72–77.

Шпанский А.В. Четвертичные крупные млекопитающие Западно-Сибирской равнины: условия обитания и стратиграфическое значение : дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. 2018. 313 с.

Шпанский А.В. О мамонтах и их спутниках: палеоэкология мамонтовой фауны. М. : Фитон XXI, 2021. 152 с.

Шпанский А.В., Печерская К.О. Тафономический анализ местонахождения скелета бизона у п. Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область) // Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны : материалы международного симпозиума. Ростов-на-Дону, 2006. С. 268–273.

Bassinot F.C., Labeyrie L.D., Vincent E., Quidelleure X., Shackleton N.J., Lancelot Y. The astronomical theory of climate and the age of the Brunhes-Matuyama magnetic reversal // Earth and Planetary Science Letters. 1994. V. 126, No. 1–3. P. 91–108.

Jacobs Z., Li B., Shunkov M.V., Kozlikin M.B., Bolikhovskaya N.S., Agadjanian A.K., Uliyanov V.A., Vasiliev S.K., O’Gorman K., Derevianko A.P., Roberts R.G. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia // Nature. 2019. V. 565. P. 594–599.

Jürgensen J., Drucker D.G., Schneider M., Bocherens H., Stuart A.J., Buuveibaatar B. Diet and habitat of the saiga antelope during the Late Quaternary using stable carbon and nitrogen isotope ratios // Quaternary Science Reviews. 2017. V. 160. P. 150–161.

Kuzmin Y.V., Shpansky A.V. The Late Pleistocene megafauna of the Chulym River basin, southeastern West Siberian Plain: chronology and composition of stable isotopes // Journal of Quaternary Science. 2023. V. 38, No. 1. P. 2–7.

Shpansky A.V. Stratigraphic distribution of large Quaternary mammals in the territory of the West Siberian Plain // Geosfernye issledovaniya – Geosphere Research. 2024. 1. P. 90–120.

Shpansky A.V., Kuzmin Y.V. Chronology of the MIS 3 megafauna of the southeastern West Siberia and the possibility of late survival of the khozarian steppe mammoth (*Mammuthus trogontherii chosaricus*) // Radiocarbon. 2021. V. 63, No. 2. P. 575–584.

Shpansky A.V., Svyatko S.V., Reimer P.J., Titov S.V. Records of *Bison priscus* Bojanus (Artiodactyla, Bovidae) skeletons in Western Siberia // Russian Journal of Theriology. 2016. V. 15 (2). P. 100–120.

Vislobokova I.A. The Pliocene Podpusk-Lebbyazh’e mammalian faunas and assemblage, Western Siberia // Palaeontographia Italica. 1996. V. 83. P. 1–23.

References

Aleinikov A.A. *Sredopreobrazuyushchaya deyatelnost bobra evropeiskogo (*Castor fiber*) na territorii zapovednika «Bryansky les» i ego okhrannoi zony* [The environmental transformation activity of the European beaver (*Castor fiber*) in the Bryansk Forest Nature Reserve and its protected area] // Vestnik TvGU. Seria «Biologia i ekologiya» [Tver State University Bulletin. Series "Biology and Ecology"]. 2010. Vyp. 18. In Russian

Alexeeva E.V. *Mlekopitayushchie pleistocena yugo-vostoka Zapadnoi Sibiri* [Pleistocene mammals of southeastern Western Siberia]. Moscow: Nauka, 1980. 188 p. In Russian

Bondarev A.A., Golubev A.S., Tesakov A.S., Shpansky A.V. *Bobrovye (Castoridae, Rodentia, Mammalia) Pleistocena yuga Zapadnoi Sibiri* [Beavers (Castoridae, Rodentia, Mammalia) of the Pleistocene of the south of Western Siberia] // Zakonomernosti evolucii i biostratigrafii. Materialy LXX sessii Paleontologicheskogo obshchestva pri RAN. St. Petersburg: Kartfabrika Instituta Karpinskogo, 2024. pp. 205–207. In Russian

Vasiliev S.K. *Fauna krupnykh mlekopitayushchikh iz pleistocenovykh otlozheniy Chagyrskoi peshchery (Severo-Zapadny Altai) po materialam raskopok 2007–2011 godov* [Fauna of large mammals from the Pleistocene deposits of the Chagyrskaya Cave (Northwestern Altai) based on excavations in 2007–2011] // Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territorii. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2013. V. 19. pp. 28–44. In Russian

Vasiliev S.K. *Krupnye mlekopitayushchie rannego, srednego i pozdneego pleistocena Novosibirskogo Priobiya* [Large mammals of the Early, Middle and Late Pleistocene of the Novosibirsk Ob region] // Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territorii. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2021. V. 27. pp. 66–73. In Russian

Vasiliev S.K., Kozlikin M.B., Shunkov M.V. *Ostatki megafauny iz verkhnei chasti pleistocenovykh otlozheni v yuzhnoi galeree Denisovo peshchery* [Remains of megafauna from the upper Pleistocene deposits in the southern gallery of Denisova Cave] // Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territory [Problems of archeology, ethnography, and anthropology of Siberia and adjacent territories]. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2018a. V. 24. pp. 37–41. In Russian

Vasiliev S.K., Kozlikin M.B., Shunkov M.V. *Faunisticheskie ostatki iz pleistocenovykh otlozheni v yuzhnoi galeree Denisovo peshchery (materialy 2019 goda)* [Faunal remains from Pleistocene deposits in the southern gallery of Denisova Cave (materials from 2019)] // Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territory [Problems of archeology, ethnography, and anthropology of Siberia and adjacent territories]. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2020. V. 26. pp. 37–42. In Russian

Vasiliev S.K., Krivoshapkin A.I., Zenin V.N., Shalagina A.V. *Predvaritelnye itogi issledovaniya ostatkov megafauny iz otlozhenii peshchery Strashnoi (Severo-Zapadny Altai)* [Preliminary results of the study of megafauna remains from the Strashnaya Cave (Northwestern Altai)] // Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territory [Problems of archeology, ethnography, and anthropology of Siberia and adjacent territories]. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2016. V. 22. pp. 15–22. In Russian

Vasiliev S.K., Ovodov N.D., Martynovich N.V. *Novye paleoerierologicheskie issledovaniya peshchery Logovo Gieny (Severo-Zapadny Altai)* [New paleoerierological studies of the Hyena's Lair cave (Northwestern Altai)] // Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territory [Problems of archeology, ethnography, and anthropology of Siberia and adjacent territories]. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2006. V. 12, No. 1. pp. 43–49. In Russian

Vasiliev S.K., Orlova L.A., Kuzmin Y.V. *Mestonakhozhdenie fauny krupnykh mlekopitayushchikh sartanskogo vremeni na reke Orda (Ordynsky raion Novosibirskoi oblasti)* [Location of the fauna of large mammals of the Sartan period on the Orda River (Ordynsky district of the Novosibirsk region)] // Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territory [Problems of archeology, ethnography, and anthropology of Siberia and adjacent territories]. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2007. V. 13. pp. 29–32. In Russian

Vasiliev S.K., Parkomchuk E.V., Serednev M.A., Milyutin K.I., Kuzmin Y.V., Kalinkin P.N., Rastigeev S.A. *Radiouglerodnoe datirovanie ostatkov redkikh vidov pleistocenovoi megafauny Yuzhnoi Sibiri* [Radiocarbon dating of the remains of rare species of

Pleistocene megafauna in Southern Siberia] // *Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territory* [Problems of archeology, ethnography, and anthropology of Siberia and adjacent territories]. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2018. V. 24. pp. 42–46. In Russian

Vasiliev S.K., Serednev M.A., Milyutin K.I. *Ostatki pleistocenovoї megafauny iz allyuvialnykh mestonakhozdeni Bibikha, Taradanovo na reke Obi (Novosibirskaya oblast) i reke Chumysh (Altaisky krai)* [Remains of Pleistocene megafauna from the alluvial localities of Bibikha, Taradanovo on the Ob River (Novosibirsk Region) and the Chumysh River (Altai Krai)] // *Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territory* [Problems of archeology, ethnography, and anthropology of Siberia and adjacent territories]. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2018. V. 24. pp. 47–51. In Russian

Vasiliev S.K., Serednev M.A., Milyutin K.I. *Novye nakhodki ostačkov pleistocenovych krupnykh mlekopitayushchikh na vtorichnykh allyuvialnykh mestonakhozdeniyakh Verkhnego Priobiya v 2021 godu* [New discoveries of Pleistocene large mammal remains at secondary alluvial sites in the Upper Ob region in 2021] // *Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territory* [Problems of archeology, ethnography, and anthropology of Siberia and adjacent territories]. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2021. V. 27. pp. 74–82. In Russian

Vasiliev S.K., Shunkov M.V., Kzlikin M.B. *Novye dannye po megafaune pozdnego pleistocena iz Denisovoї peshchery* [New data on the late Pleistocene megafauna from Denisova Cave] // *Problemy arkheologii, etnografii, antropologii Sibiri i sopredelnykh territory* [Problems of archeology, ethnography, and anthropology of Siberia and adjacent territories]. Novosibirsk: Izd-vo IAE SB RAS, 2022. V. 28. pp. 82–88. In Russian

Vinogradov B.S. *Zameika ob iskopaemykh gryzunakh i nasekomoyadnykh Severnogo Kazakhstana* [A note on fossil rodents and insectivores of Northern Kazakhstan] // *Trudy Paleozoologicheskogo in-ta AN SSSR*. V. 5, 1936. In Russian

Vislobokova I.A. *O nakhodke Trogontherium minus Newton v nizhneopleistocenovych otloženiyakh Pavlodarskogo Irtyshia* [On the discovery of *Trogontherium minus* Newton in the Lower Pleistocene deposits of the Pavlodar Irtysh region] // *Geologia I geofizika* [Russian Geology and Geophysics]. 1974. No. 2. pp. 128–129. In Russian

Volkov I.A., Arkhipov S.A. *Chetvertichnye otloženia raiona Novosibirska* [Quaternary deposits of the Novosibirsk region]. Novosibirsk, 1978. 89 p. In Russian

Volkov P.V., Vasiliev S.K. *Nakhodki ostačkov megafauny so sledami vozdeistvia paleoliticheskogo cheloveka na yugo-vostoke Zapadno-Sibirskoi ravniny* [inds of megafauna remains with traces of Paleolithic human influence in the southeast of the West Siberian Plain] // *Vestnik NGU. Seria: Istorija, filologija*. 2017. V. 16, No. 7. pp. 66–73. In Russian

Volkova V.S. *Stratigrafija I paleogeographija pleistocena Zapadnoi Sibiri: sovremennoe sostoyanie, problemy I puti ikh reshenija* [Stratigraphy and paleogeography of the Pleistocene of Western Siberia: current status, problems and solutions] // *Bull. Komis. po izucheniju chetvertichnogo perioda*. Moscow: GEOS, 2009. pp. 25–31. In Russian

Volkova V.S. *Problemy palinologii, dinamika rastitelnykh zon v pozdнем kainozoe Zapadnoi Sibiri I ikh znachenie dlya stratigrafi* [Problems of palynology, dynamics of vegetation zones in the late Cenozoic of Western Siberia and their significance for stratigraphy] // *Novosti paleontologii i stratigrafi*. Pril. k zhurnalju «Geologia i geofizika»]. 2011. Vyp. 16–17. pp. 131–136. In Russian

Gromova V. *Opredelitel mlekopitayushchikh SSSR po kostyam skeletal*. Vyp. 1. *Opredelitel po krupnym trubchatym kostyam* [Identification of mammals of the USSR by bones skeletal. Issue 1. Identification of large tubular bones] / *Trudy Komissii po izucheniju chetvertichnogo perioda*. 1950. V. 9. 240 p. In Russian

Danilov P.I., Kanyshhev V.Y., Fedorov F.V. *Rechnye bobry evropeiskogo severa Rossii* [River beavers of the European north of Russia]. Moscow: Nauka, 2007. 199 p. In Russian

Devayashin M.M. *Krupnye mlekopitayushchie yugo-vostoka Zapadnoi Sibiri v Holocene* [Large mammals of the south-east of Western Siberia in Kholok]. Abstract of Cand. Dis. Tomsk, 2013. 19 p. In Russian

Zavyalov N.A., Albov S.A., Petrosyan V.G., Khlyap L.A., Goryainova Z.I. *Invasia sredoobrazovatelya – rechnogo bobra v basseine r. Tadenki (Prioksko-Terrasnyi zapovednik)* [Invasion of the habitat-forming species, the European beaver, in the Tadenka River basin (Prioksko-Terrasny Nature Reserve)] // *Rossiskij zhurnal biologicheskikh invaziij* [Russian Journal of Biological Invasions]. 2010. No. 3. pp. 39–61. In Russian

Zolnikov I.D., Filatov E.A., Shpansky A.B., Glushkova N.V., Danilson D.A., Bordygova E.A. *Geologo-geomorphologicheskie svjedetsvija superpavodkov v Verkhnom Priobie* [Geological evidence of megafloods in the Upper Ob Region] // *Geomorphologia i Paleogeographia*. 2024. V. 55, No. 4. pp. 13–25. In Russian

Kassal B.Y. *Sostoyanie populiacii bobra rechnogo zapadnosibirskogo (Castor fiber pohlei Serebrennikov, 1929)* [The state of the West Siberian river beaver population (*Castor fiber pohlei* Serebrennikov, 1929)] // *Trudy Zoologicheskoi komissii ORO RGO*. 2005. No. 2. pp. 81–98. In Russian

Kozhamkulova B.S. *Antropogenovaya iskopaemaya teriofauna Kazakhstana* [Anthropogenic fossil theriofauna of Kazakhstan]. Alma-Ata: Nauka, 1969. 149 p. Table I-XXXIV. In Russian

Kolosov A.M., Lavrov N.P., Naumov S.P. *Biologiya promyslovych zverei SSSR* [Biology of game animals of the USSR]. Moscow: Vysshaya shkola, 1961. 379 p. In Russian

Kosincev P.A., Bobkovskaya N.E. *Krupnye mlekopitayushchie neopleistocena shirotnogo otrezka Nizhnego Irtysha* [Large mammals of the Neopleistocene of the latitudinal segment of the Lower Irtysh] // *Chetverichnaya paleozoologija na Urale*. Yekaterinburg: Izd-vo Ural. Un-ta, 2003. pp. 226–231. In Russian

Mashchenko E.N., Shpansky A.V. Abnormal Dental Morphology in the Mammoth *Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799 // *Paleontological Journal*. 2005. V. 39(1). pp. 96–102. Tabl. VI–VII. In Russian

Mikhailova I.V. *Istoria razvitiia rastitelnosti I klimata rednogo Priobia v pozdнем pleistocene (po dannym palinologicheskikh issledovanij)* [History of the development of vegetation and climate of the Middle Ob region in the late Pleistocene (based on palynological studies)] // *Novosti paleontologii I stratigrafi*. Pril. k zhurnalju «Geologia I geofizika»]. 2004. Vyp. 6–7. pp. 209–217. In Russian

Sobansky G.G. *Pushnye zveri Altaya* [Fur-bearing animals of Altai]. Barnaul, 2006. 151 p. In Russian

Sokolov V.E. *Redkie I исчезающие zhivotnye. Mlekopitayushchie* [Rare and endangered animals. Mammals]. Moscow : Vysshaya shkola, 1986. 519 p. In Russian

Tytina E.V. *Rasprostranenie rechnogo bobra (Castor fiber) i ego vliyanie na vodnye ecosistemy zapovednika «Orenburgsky»* [Distribution of the European beaver (*Castor fiber*) and its impact on the aquatic ecosystems of the Orenburg Reserve] // *Biologicheskie nauki* [Biological Sciences]. Orenburg, 2008. pp. 180–182. In Russian

Ukokov N.A., Shpansky A.V. *Bobry (Castor fiber L.) pozdnego pleistocena yugo-vostoka Zapadnoi Sibiri* [Beavers (*Castor fiber L.*) of the late Pleistocene of southeastern Western Siberia] // Azimut Geonauk. Vyp. 3. Tomsk: Izd-vo Tomskogo CNTI, 2023. pp. 72–77. In Russian

Shpansky A.V. *Chetvertichnye krupnye mlekopitayushchie Zapadno-Sibirskoi ravniny: uslovia obitania I stratigraficheskoe znachenie* [Quaternary large mammals of the West Siberian Plain: habitat conditions and stratigraphic significance]. Dissertation Dokt. Geol.-min. nauk. Tomsk, 2018. 313 p. In Russian

Shpansky A.V. *O mamontakh i ikh sputnikakh: paleoekologiya mamontovoi fauny* [About mammoths and their companions: paleoecology of the mammoth fauna]. Moscow : Fiton XXI, 2021. 152 p. In Russian

Shpansky A.V., Pecherskaya K.O. *Taphonomichesky analiz mestonakhozhdenia skeletal bisona u p. Krasny Yar (Krivosheinsky raion, Tomskaya oblast)* [Taphonomic analysis of the bison skeletal site near the village of Krasny Yar (Krivosheinsky District, Tomsk Region)] // Pozdnekainozoiskaya geologicheskaya istoriya severa aridnoi zony. Materialy mezhdunarodnogo simpoziuma. Rostov-on-Don, 2006. pp. 268–273. In Russian

Bassinot F.C., Labeyrie L.D., Vincent E., Quidelleure X., Shackleton N.J., Lancelot Y. The astronomical theory of climate and the age of the Brunhes-Matuyama magnetic reversal // Earth and Planetary Science Letters. 1994. V. 126, No. 1–3. pp. 91–108.

Jacobs Z., Li B., Shunkov M.V., Kozlikin M.B., Bolikhovskaya N.S., Agadjanian A.K., Uliyanov V.A., Vasilev S.K., O’Gorman K., Derevianko A.P., Roberts R.G. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia // Nature. 2019. V. 565. pp. 594–599.

Jürgensen J., Drucker D.G., Schneider M., Bocherens H., Stuart A.J., Buuveibaatar B. Diet and habitat of the saiga antelope during the Late Quaternary using stable carbon and nitrogen isotope ratios // Quaternary Science Reviews. 2017. V. 160. pp. 150–161.

Kuzmin Y.V., Shpansky A.V. The Late Pleistocene megafauna of the Chulym River basin, southeastern West Siberian Plain: chronology and composition of stable isotopes // Journal of Quaternary Science. 2023. V. 38. No. 1. pp. 2–7.

Shpansky A.V. Stratigraphic distribution of large Quaternary mammals in the territory of the West Siberian Plain // Geosfernye issledovaniya – Geosphere Research. 2024. 1. pp. 90–120.

Shpansky A.V., Kuzmin Y.V. The Chronology of the MIS 3 megafauna of the southeastern West Siberia and the possibility of late survival of the khozarian steppe mammoth (*Mammuthus trogontherii chosaricus*) // Radiocarbon. 2021. V. 63, No. 2. pp. 575–584.

Shpansky A.V., Svyatko S.V., Reimer P.J., Titov S.V. Records of *Bison priscus* Bojanus (Artiodactyla, Bovidae) skeletons in Western Siberia // Russian Journal of Theriology. 2016. V. 15(2). pp. 100–120.

Vislobokova I.A. The Pliocene Podpusk-Lebbyazh'e mammalian faunas and assemblage, Western Siberia // Palaeontographia Italica. 1996. V. 83. pp. 1–23.

Информация об авторах:

Шпанский А.В., доктор геолого-минералогических наук, профессор, заведующий кафедрой палеонтологии и исторической геологии, геолого-географический факультет, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия; старший научный сотрудник (2022–2024 гг.) Института геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН, Новосибирск, Россия.

E-mail: andreyshpansky@yandex.ru

Укоков Н.А., магистр геологии, геолого-географический факультет, Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия.

E-mail: ukokov98@mail.ru

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Shpansky A.V., Dr. Sci. (Geol.-Miner.), Professor, Head of the Department of Palaeontology and Historical Geology, Faculty of Geology and Geography, National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia; Senior Researcher (2022-2024) at the V.S. Sobolev Institute of Geology and Mineralogy, SB RAS, Novosibirsk, Russia.

E-mail: andreyshpansky@yandex.ru

Ukokov N.A., Master of Geology, Faculty of Geology and Geography, National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia.

E-mail: ukokov98@mail.ru

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

The authors declare no conflicts of interests

Статья поступила в редакцию 18.12.2023; одобрена после рецензирования 06.09.2024; принята к публикации 29.08.2025

The article was submitted 18.12.2023; approved after reviewing 06.09.2024; accepted for publication 29.08.2025