



Г. Ф. Барышников<sup>а</sup>, А. В. Пантелеев<sup>а</sup>, Д. Пушкина<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Зоологический институт РАН,  
Университетская наб., 1,  
Санкт-Петербург, 199034, Россия  
[g\_baryshnikov@mail.ru]

<sup>а</sup>Zoological Institute RAS,  
1 Universitetskaya emb.,  
St. Petersburg, 199034, Russia  
[g\_baryshnikov@mail.ru]

<sup>б</sup>Department of Geosciences and Geography,  
P.O. Box 64, 00014 University of Helsinki, Finland  
[diana.pushkina@gmail.com]

## Фауна Бухтарминской пещерной стоянки в Восточном Казахстане

Материал поступил 04.06.2024, доработан 10.06.2024, принят 12.06.2024

**Для цитирования:** Барышников Г. Ф., Пантелеев А. В., Пушкина Д. Фауна Бухтарминской пещерной стоянки в Восточном Казахстане. *Первобытная археология. Журнал междисциплинарных исследований*. 2024 (1), 41–76. DOI: 10.31600/2658-3925-2024-1-41-76

**For citation:** Baryshnikov G. F., Panteleyev A. V., Pushkina D. Fauna of the Bukhtarma cave site in Eastern Kazakhstan. *Prehistoric Archaeology. Journal of Interdisciplinary Studies*. 2024 (1), 41–76 (in Russ.). DOI: 10.31600/2658-3925-2024-1-41-76

**Резюме.** Бухтарминская пещерная стоянка на юге Алтая даёт возможность проследить фаунистические и природные изменения на стыке лесных, степных и аридных сообществ Сибири и Центральной Азии. Серия полученных AMS радиоуглеродных дат выявила для костного скопления два уровня: позднплейстоценовый и голоценовый. Крупные млекопитающие плейстоценового возраста (MIS3) включают 10 видов, относящихся к южному варианту териокомплекса *Mammuthus-Coelodonta*, в котором доминируют представители тундростепей и лесостепей (мамонт, шерстистый носорог, дикая лошадь, степной бизон, сайга). К южному варианту териокомплекса добавляются обитатели степей и полупустынь (пещерная гиена, кулан, верблюд Кноблоха) и лесов (сибирская

**Baryshnikov G. F., Panteleyev A. V., Pushkina D. Fauna of the Bukhtarma cave site in Eastern Kazakhstan.** The Bukhtarma cave site in the southern part of Altai Mountains makes it possible to trace faunal and environmental changes at the junction of forest, steppe and arid communities of Siberia and Central Asia. A series of AMS-radiocarbon dates revealed two levels of the bone accumulation: the Late Pleistocene (MIS3) and the Holocene. The Late Pleistocene large mammal fauna is represented by 10 species belonging to the southern version of the *Mammuthus-Coelodonta* faunal complex with predominant tundra-steppe and forest-steppe species (mammoth, woolly rhinoceros, wild horse, steppe bison, and saiga). The southern *Mammuthus-Coelodonta* faunal complex also includes representatives of steppes and semi-deserts

косуля, благородный олень). В голоценовой фауне млекопитающих, насчитывающей 12 видов, встречено больше жителей леса (европейский бобр, бурый медведь, азиатский барсук, сибирская косуля, благородный олень). Присутствует также обитатель открытых горных поднятий (архар). Остатки птиц принадлежат 40 таксонам, среди которых преобладают околотовные, степные и лесостепные виды. Тафономический и зооархеологический анализ выявил, что на ранних этапах формирования костного скопления Бухтарминская пещера была логовом пещерных гиен, а также посещалась небольшими группами гоминин, оставивших здесь и следы утилизации добытых ими копытных, преимущественно бизона. Каменные изделия принадлежат эпохе верхнего палеолита. **Ключевые слова:** млекопитающие, птицы, поздний плейстоцен, голоцен, палеолит, Алтай, Казахстан.

(cave hyena, kulan, Knobloch's camel) and forests (Siberian roe deer, red deer). The Holocene mammal fauna consists of 12 species, most of which are forest dwellers (European beaver, brown bear, Asian badger, Siberian roe deer, red deer). A mountain dweller (argali) is also present. The remains of birds belong to 40 taxa, among which semi-aquatic, steppe and forest-steppe species are predominant. Taphonomic and zooarchaeological analyses reveal that during the early stages of the formation of the bone accumulation, the Bukhtarma Cave was a den of cave hyenas, which was also visited by small groups of hominins, who left cut marks on the bones of the ungulates they killed (mainly bison). The stone artifacts belong to the Upper Paleolithic.

**Keywords:** mammals, birds, Late Pleistocene, Holocene, Paleolithic, Altai, Kazakhstan.

## Введение

Бухтарминская пещерная палеолитическая стоянка находилась на юге Алтая, к северу от Джунгарских ворот, связывающих Балхаш-Алакольскую котловину и Джунгарскую равнину. По этому коридору с древнейших времен проходили пути миграции животных и кочевых народов Центральной Азии. Этим определяется значение исследования Бухтарминской стоянки и её фаунистического материала. Если на севере Алтая известен целый ряд палеолитических памятников, изучение которых выявило раннюю историю его заселения и характер фауны позвоночных (Деревянко и др. 2003), то для юга Алтая Бухтарминская стоянка — пожалуй, единственная, содержащая выразительные палеозоологические находки.

Палеолитическая стоянка в Бухтарминской пещере в верховьях Иртыша была открыта С. С. Черниковым и Э. Р. Рыгдылоном в 1950 г., исследовалась ими в 1952–1954 гг., а затем И. И. Гохманом в 1954 г. (Черников 1951; 1952; 1956; 1957; Гохман 1957). Первоначально стоянка была известна под именем «Пещера», но такое название следует признать неудачным, не несущим географического контекста.

Костные материалы, собранные в ходе раскопок, были разделены между краеведческим музеем в Усть-Каменогорске (ныне Оскемене) (Восточно-Казахстанская область в Казахстане) и Зоологическим институтом (ЗИН) АН СССР в Ленинграде (ныне Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), где хранятся и в настоящее время. Большая часть фаунистических находок находится в ЗИН (см. Iovita et al. 2024), и были опубликованы определения остатков

млекопитающих (Верещагин, Мельникова 1958) и птиц (Пантелеев 2015). Недавно по этому материалу был проведен археозоологический анализ, а также получена серия радиоуглеродных датировок, что позволило уточнить хронологическое положение и археологическую интерпретацию стоянки (lovita et al. 2024). В ходе данной работы переисследована вся остеологическая коллекция крупных млекопитающих, хранящихся в ЗИН. Судя по археологическому шифру ВХЭ-54, нанесённому на костные фрагменты, она происходит из раскопок 1954 г. Некоторые кости, однако, не имеют археологического шифра. Остатки птиц также были заново пересмотрены, и уточнены некоторые таксоны. Эти материалы, судя по рукописным этикеткам, собраны в 1953 и 1954 г. Впервые сделано детальное описание фаунистических находок, комплексы видов разделены на два стратиграфических уровня, а также выполнена тафономическая и палеоэкологическая характеристика костного материала.

### Географическое положение, стратиграфия и хронология

Бухтарминская стоянка располагалась на восточной окраине дер. Пещеры (Бухтарминский р-н, Восточно-Казахстанская область, Казахстан) на правом берегу р. Бухтармы, правого притока р. Иртыш, в 12 км от её устья, где река прорезает каменноугольные известняки предгорий южного Алтая. При строительстве Бухтарминского водохранилища в 1958 г. пещера и прилегающие территории были затоплены. По описанию Гохмана (1957), стоянка лежала примерно в 1,5 км от современного русла реки и приблизительно на высоте 30 м над ним.

На площадке перед карстовой пещерой и во втором, малом, гроте под тонким почвенным слоем были встречены известняковые плиты, обвалившиеся когда-то с потолка, и под ними — культурный слой из гумуса, суглинка и щебёнки, залегающий на известняковой скале; на глубине 0,8 м обнаружено зольное пятно. Стоянка датировалась поздним палеолитом (Гохман 1957: 58).

Наибольшая мощность отложений в юго-западном углу пещеры достигала 3 м. Вскрыта следующая последовательность отложений: современная почва, затем буроватая супесь и наконец жёлтые суглинки. Разрез завершался двумя слоями речного гравия. В процессе раскопок палеонтологические сборы не были разделены по культурным и литологическим слоям.

Палеолитические находки — угольки, кости, каменные и костяные орудия — встречены главным образом в нижней части культурного слоя, на глубине до 1 м. Гохман (1957) сообщил об очень небольшом комплексе каменных изделий, общей численностью около 50 предметов. Они сделаны из тёмного кремнистого сланца и первоначально были отнесены к верхнему палеолиту (Береговая 1960). Судя по рисункам и описанию, археологические материалы принадлежат к разным периодам: от среднего и верхнего палеолита до голоцена (lovita et al. 2024).

Получены 12 AMS радиоуглеродных дат (Ibid.), позволивших разделить палеозоологический материал на два основных комплекса: позднеплейстоценовый и голоценовый. Даты первого комплекса лежат в пределах от 45 до 30 тысяч лет назад, что соответствует кислородной стадии MIS3 и сопоставимо с уровнем каргинского горизонта в Денисовой пещере (слой 11.1) на северо-западе Алтая (Шуныков, Агаджанян 2000). Индустрию слоя 11 этой пещеры относят к раннему верхнему палеолиту, а из подслоёв 11.1 и 11.2 определено

по древней ДНК присутствие неандертальца и денисовского человека (Zavala et al. 2021). Такой же геологический возраст предполагается для других верхнепалеолитических стоянок Восточного Казахстана: Ушбулат и Шульбинка (Анойкин и др. 2019; Таймагамбетов, Дуванбеков 2019: 600).

## Видовой состав

Первый опубликованный список крупных млекопитающих, определённый по костному материалу из Бухтарминской пещеры, включал 14 видов, перечисленных в порядке преобладания: *Equus caballus*, *Bison priscus*, *Ovis ammon*, *Crocota spelaea*, *Cervus elaphus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Ursus arctos*, *Equus hemionus*, *Canis lupus*, *Camelus knoblochi*, *Capreolus pygargus*, *Mammuthus primigenius*, *Meles meles*, *Lutra lutra* (Верещагин, Мельникова 1958: 385). Все виды рассматривались как добыча древних бухтарминцев. Состав костных остатков, их число и число особей не были указаны. Обращает на себя внимание, что нет разделения по стратиграфическим комплексам, хотя список включает как явно плейстоценовые виды (первобытный бизон, пещерная гиена, шерстистый носорог, мамонт), так и голоценовые (бурый медведь, обыкновенная выдра), что подтвердили полученные в настоящее время абсолютные даты.

Среди остатков грызунов и других мелких млекопитающих преобладают кости обитателей открытых пространств — *Cricetus cricetus*, *Arvicola terrestris*, *Myospalax myospalax*, *Ellobius talpinus*, *Spermophilus undulates*, *Marmota bobac*, а также отмечены единичные находки алтайского крота, зайца-толая, пищухи, ласки, горноста. Кости мелких млекопитающих из пещерных отложений трудно приурочить к стратиграфическим уровням, и в данной статье они не рассматриваются, за исключением некоторых грызунов и хищных. Большинство остатков мелких млекопитающих, предположительно, происходит из голоценовых отложений.

Коллекция крупных млекопитающих сохранилась до наших дней почти полностью и насчитывает 10 видов в плейстоценовом комплексе и 13 видов в голоценовом комплексе (табл. 1). Костный материал был проанализирован и зарегистрирован в фондовой коллекции ЗИН. Новое исследование не подтвердило присутствия ряда видов, указанных ранее (*Lutra lutra*), но добавило другие (*Saiga tatarica*). Сделаны также уточнения определений и исправлены латинские названия видов на современные.

К этому списку следует добавить ещё три вида из сборов А. Г. Максимовой, которые хранятся в Институте зоологии в Алма-Ате (Казахстан): *Canis lupus*, *Panthera spelaea*, *Bison priscus deminutus* (определение М. Д. Бирюкова) (Глеубердина 2017). Приуроченность остатков волка неясна, но пещерный лев и первобытный бизон относятся к плейстоценовому комплексу.

## Крупные млекопитающие

Поздний плейстоцен. *Crocota spelaea* (Goldfuss, 1823) — пещерная гиена. К пещерной гиене отнесены четыре правых фрагмента нижнечелюстных костей (ЗИН 34423–1, 34423–3, 34423–4, 34423–5), три изолированных щёчных зуба (ЗИН 34423–6, 34423–7, 34423–8), маленький обломок черепа и десять обломков зубов (рис. 1).

**Таблица 1. Видовой состав и число костных остатков крупных млекопитающих из Бухтарминской пещеры (определение Г. Ф. Барышникова)**  
**Table 1. Species composition and number of bone remains of large mammals from Bukhtarma Cave (determination by G. F. Baryshnikov)**

Таксон	Число остатков (NISP)	Минимальное число особей (MNI)
Поздний плейстоцен		
Пещерная гиена, <i>Crocota spelaea</i>	18	4
Мамонт, <i>Mammuthus primigenius</i>	1	1
Шерстистый носорог, <i>Coelodonta antiquitatis</i>	7	2
Кулан, <i>Equus hemionus</i>	2	1
Дикая лошадь, <i>Equus ferus</i>	45	4
Верблюд Кноблоха, <i>Camelus knoblochi</i>	7	2
Сибирская косуля, <i>Capreolus pygargus</i>	1	1
Благородный олень, <i>Cervus elaphus</i>	14	2
Степной бизон, <i>Bison priscus</i>	33	5
Сайга, <i>Saiga tatarica</i>	2	2
Всего	130	24
Неопределимые обломки копытных	72	
Итого	202	
Голоцен		
Человек, <i>Homo sapiens</i>	1	1
Заяц, <i>Lepus</i> sp.	2	1
Серый сурок, <i>Marmota baibacina</i>	6	2
Обыкновенный бобр, <i>Castor fiber</i>	1	1
Обыкновенная лисица, <i>Vulpes vulpes</i>	4	1
Бурый медведь, <i>Ursus arctos</i>	7	2
Азиатский барсук, <i>Meles leucurus</i>	1	1
Ласка, <i>Mustela nivalis</i>	2	1
Сибирская косуля, <i>Capreolus pygargus</i>	3	2
Лось, <i>Alces alces</i>	1	1
Благородный олень, <i>Cervus elaphus</i>	4	2
Дикий як, <i>Bos mutus</i>	1	1
Архар, <i>Ovis ammon</i>	5	3
Всего	38	19
Неопределимые обломки копытных	20	
Итого	58	

Челюсть ЗИН 34423–1 с молочными зубами d3 и d4 принадлежала детёнышу (рис. 1А). На внутренних лезвиях параконида и протоконида d4, молочного аналога хищнического зуба m1, хорошо различимы фасетки стирания, позволяющие предполагать, что зверь уже потреблял твёрдую пищу. Анализ микроповреждений эмали молочных зубов пещерной гиены, в том числе из Бухтарминской пещеры, показал, что детёныши гиен питались преимущественно мясом, но также могли грызть кости (Rivals et al. 2022). У современных пятнистых



Рис. 1. Пещерная гиена (*Crocota spelaea*): А — правая нижнечелюстная кость с молочными зубами (ЗИН 34403-1); Б — правая нижнечелюстная кость с прорезающимися постоянными зубами (ЗИН 34403-3); В — копролит; сбоку

Fig. 1. Cave hyena (*Crocota spelaea*): А — right mandibula with milk teeth (ZIN34403-1); Б — right mandibular with erupting permanent teeth (ZIN34403-3); В — coprolite; lateral view

гиен *Crocota crocuta* (Erxleb.), живущих на воле, только молочные зубы присутствуют в челюстях до возраста 6,5–7,5 месяца, а затем начинают прорезываться постоянные зубы, и процесс прорезывания заканчивается приблизительно к 18-му месяцу жизни (Tanner et al. 2018; Van Horn et al. 2003). Мы можем оценить, следовательно, что ЗИН 34423-1 погиб в полугодовалом возрасте. Если детёныши пещерной гиены появлялись на свет в начале весны, как у современных хищных зверей средней полосы Евразии, то гибель ЗИН 34423-1 приходится на осень. У других находок из Бухтарминской пещеры премоляр р3 только начал прорезываться (ЗИН 34403-5), или же он уже значительно выступал из десны (ЗИН 34403-3) (рис. 1Б). У последнего экземпляра высота коронки р3 равна 23,8 мм. У современной пятнистой гиены премоляр р3 прорезывается в возрасте приблизительно одного года, а полностью выступает из десны примерно к двум годам (Van Horn et al. 2003). Поэтому возраст ЗИН 34403-5 мы можем оценить в 1 год, а ЗИН 34403-3 — в 1,5 года. Следовательно, первая молодая гиена погибла в конце зимы или начале весны, а вторая — летом.

У двух изолированных зубов постоянных р2 и р4 (ЗИН 34403-6, 344403-8) корни не закрытые, и эти зубы принадлежали молодым животным. Только один правый р2 (ЗИН 34403-7) происходит от взрослой особи. Таким образом, судя

по ископаемым остаткам, большинство пещерных гиен, погибших в Бухтарминской пещере, были неполовозрелыми.

Помимо костей и зубов, найден копролит гиены (рис. 1В), который похож на копролиты пещерной гиены из местонахождений Европы (Mohr 1964). Он луковичеобразный, с двумя слабыми боковыми впадинами, и слегка заострённый в концевом отделе. Такая заострённость образуется за счёт обжатия и отсекания очередной порции каловых масс сфинктером ануса (Верещагин 1994). Поверхность копролита гладкая, серовато-палевая. Он состоит преимущественно из мелко перемолотых костей, что типично для гиеновых копролитов. Наибольший диаметр его равен 38,5 мм.

Остатки детёнышей и присутствие копролита указывают на то, что Бухтарминская пещера использовалась пещерными гиенами как логово для содержания и кормления детёнышей. Пещерные гиены, как и современные пятнистые гиены, жили, скорее всего, кланами и совместно выращивали молодняк. Изучение головного мозга *C. spelaea* выявило, однако, что передний отдел мозга у пещерных гиен занимал меньший объём, чем у современных пятнистых гиен, что предполагает менее сложное социальное поведение у пещерных гиен (Petrovič et al. 2018). В логово взрослые члены клана приносили свою добычу: части туши крупных и среднего размера копытных, добытых самостоятельно или собранных в виде падали. С этим согласуется присутствие повреждений от гиеновых зубов на поверхности костей копытных (см. ниже). Возраст погибших детёнышей свидетельствует, что гиены занимали Бухтарминскую пещеру в течение большей части года. Дата, полученная по кости пещерной гиены (Iovita et al. 2024), относит существование логова к раннему этапу освоения хищниками и древним человеком этого скального убежища.

Молочные зубы пещерной гиены из Бухтарминской пещеры по морфологии похожи на зубы современной *C. crocuta*, но крупнее. Известно, что у среднеплейстоценового подвида *C. spelaea intermedia* d4 был с маленьким метаконидом и двумя бугорками на талониде. У номинативного подвида *C. spelaea spelaea* из позднего плейстоцена Европы метаконид и талонидные бугорки, как правило, отсутствуют (Барышников, Аверьянов 1995). У ЗИН 34403–1 молочный d4 имеет два талонидных бугорка, но метаконид отсутствует. Промеры зубов (мм): молочные (ЗИН 34403–1) — d3 длина 15,4, ширина 7,5; d4 длина 21,9, длина тригонида 17,0, ширина 10,0; постоянные — p2: ЗИН 34403–7 длина 20,2, ширина 14,4, ЗИН 34403–8 длина 17,4, ширина 13,2; p4: ЗИН 34403–6 длина 24,9, ширина 16,0.

*Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) — мамонт. Остатки мамонта редки в горах Южной Сибири; их нет, например, в Денисовой пещере (кроме предположительно принесённых издалека человеком) (Деревянко и др. 2003). В Бухтарминской пещере встречена одна кость мамонта, левая ладьевидная (os naviculare) (рис. 2А). Кость немного повреждена; её наибольшая ширина равна 118 мм, что соответствует значению этого промера у *M. primigenius* с р. Берелех в Якутии (у ЗИН 30957 ширина 119,1 мм). В выборке с р. Берелех, которая датируется концом плейстоцена (Верещагин 1977), преобладают небольшие особи, вероятно самки (Барышников и др. 1977).

*Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) — шерстистый носорог. К носорогу отнесено несколько остатков: обломок правого верхнего зуба (ЗИН 38258–1), проксимальный отдел лучевой кости (ЗИН 38259–2), дистальный конец большеберцовой кости (ЗИН 38258–3) и несколько мелких обломков зубов.

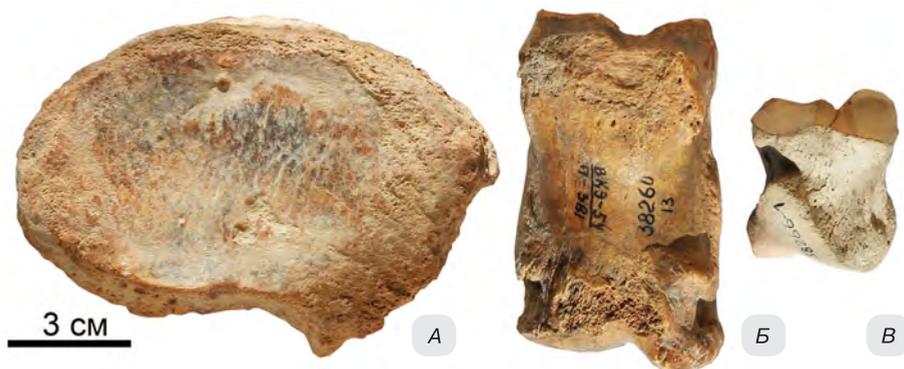


Рис. 2. А — мамонт (*Mammuthus primigenius*), левая ладьевидная (ЗИН 38261); Б — степной бизон (*Bison priscus*), первая фаланга (ЗИН 38260–13); В — yak (*Bos mutus*), вторая фаланга, передняя (ЗИН 38266); сверху

Fig. 2. А — mammoth (*Mammuthus primigenius*), left navicular (ZIN38261); Б — steppe bison (*Bison priscus*), first phalanx (ZIN38260–13); В — yak (*Bos mutus*), second phalanx, anterior (ZIN38266); dorsal view

Лучевая принадлежит неполовозрелому животному. Скорее всего, костные остатки носорога занесены в пещеру гиенами, хотя явных следов погрызов на носорожьих костях этими хищниками не обнаружено. Промеры (мм): большеберцовая (ЗИН 38259–3), ширина дистального отдела ~108, переднезадний диаметр дистального отдела 76,8.

*Equus hemionus* (Pallas, 1775) — кулан. Остатки кулана представлены правой таранной (ЗИН 38274–3) и сесамовидной (рис. 3Г) костями. Размеры их заметно меньше, чем у лошади (табл. 2). Нижний край наружного гребня блока далеко отстоит от края нижней поверхности, что характерно для *E. hemionus* (Громова 1960). Кости принадлежат взрослой особи. Костное вещество плотное, фоссилизованное, светло-коричневого цвета, местами с сероватым оттенком. Промеры (мм): плечевая кость (ЗИН 38274–1), ширина дистального отдела 67,2.

Таблица 2. Размеры (мм) таранной кости лошадей рода *Equus*

Table 2. Dimensions (mm) of talus of *Equus*

Промеры (von den Driesch 1976)	<i>E. hemionus</i>		<i>E. ferus</i>	
	ЗИН 38274–4	ЗИН 38257–1	ЗИН 38257–2	ЗИН 38257–8
Наибольшая высота (GH)	52,6	61,0	59,8	59,1
Наибольшая ширина (GB)	47,4	62,6	62,2	64,4

*Equus ferus* (Boddaert, 1785) — дикая лошадь. По числу костных остатков лошадь доминирует в остеологической коллекции из Бухтарминской пещеры, но по числу особой уступает бизону. Найдено 45 фрагментов (без мелких обломков зубов): нижний зубной ряд взрослой особи (рис. 3А), изолированные верхние и нижние зубы, шейный позвонок, обломки трубчатых костей и несколько целых коротких костей дистальных отделов конечностей (таранные, фаланги). Все они светло-коричневые, слабо различаются по цвету и сохранности и могут быть отнесены к плейстоценовому комплексу (34,6% от общего числа).

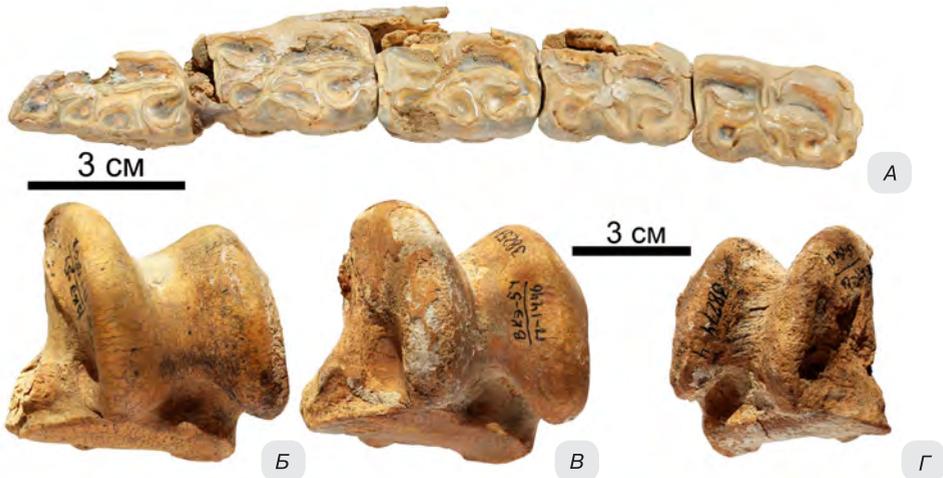


Рис. 3. А–В — дикая лошадь (*Equus ferus*): А — правый нижний зубной ряд р2–м2 (ЗИН 38257–1а); Б, В — левые тараньи (Б — ЗИН 38257–2, В — ЗИН 38257–8); Г — кулан (*Equus hemionus*), правая таранья (ЗИН 38274–3); жевательная поверхность (А) и спереди (Б–Г)  
 Fig. 3. А–В — wild horse (*Equus ferus*): А — right lower dentition р2–m2 (ZIN38257–1а); Б, В — left talus (Б — ZIN38257–2, В — ZIN38257–8); Г — wild ass (*Equus hemionus*), right talus (ZIN38274–3); occlusal (А) and frontal (Б–Г) views

По костям лошади получены три даты, которые располагаются в пределах позднего плейстоцена (Iovita et al. 2024).

Преобладают остатки взрослых особей. Встречен также фрагмент правой нижнечелюстной кости жеребёнка с молочными зубами рd3 и рd4 (ЗИН 38257–15). Длина ряда рd3–рd4, измеренная по жевательной поверхности, равна 75,3 мм. Зубы средней степени стёртости, фасетка стирания распространяется на всю жевательную поверхность; корни сформированы, открытые снизу. Челюсть могла принадлежать неполовозрелой особи возрастом от 1 до 3 лет (Hillson, 1986). Размеры молочных зубов значительно крупнее, чем у современной лошади Пржевальского (*E. przewalskii* (Poljakov, 1881)) (Eisenmann, 1981).

Правый изолированный верхний зуб Р3–4 (ЗИН 38257–23) крупный, слабо стёртый (высота коронки равна 92,5 мм). Размеры его значительно больше, чем у лошади из Денисовой пещеры на Алтае, протокон относительно укорочен. По длине жевательной поверхности ЗИН 38257–23 превышает наибольшие значения длины этого зуба у *E. ferus taubachensis* (Freudenberg, 1911) из грота Пролом 2 в Крыму, но по индексу протокона (41,0%) они похожи (Eisenmann, Baryshnikov 1995).

Длина нижнего зубного ряда р2–м2 (ЗИН 38257–1а) составляет примерно 150 мм. Зубы немного повреждены, так что измеренная длина каждого из зубов не вполне точная (табл. 3). Тем не менее, по длине и ширине зубных коронок и по индексу постфлексиды лошадь из Бухтарминской пещеры показывает сходство с *E. f. taubachensis* из стоянки Ильская на Северном Кавказе (Барышников 2022). График изменения индексов постфлексиды в нижнем зубном ряду располагается между графиками *E. taubachensis* и ископаемой *E. przewalskii* из Кузбасса (Форонова 2001).

Таблица 3. Размеры (мм) нижних зубов *Equus ferus taubachensis*  
 Table 3. Dimensions (mm) of lower teeth of *Equus ferus taubachensis*

Зубы	Номера промеров (Eisenmann 1981)	Бухтарминская пещера, ЗИН 38257–1а
Длина зубного ряда р2–m2		150
р2 длина	Lo	33,7
длина постфлексида	LF	16,6
ширина жевательной поверхности	lo	16,8
индекс постфлексида, %	IF	47,8
р3 длина	Lo	34,0
длина постфлексида	LF	16,4
ширина жевательной поверхности	lo	17,7
индекс постфлексида, %	IF	48,2
р4 длина	Lo	30,0
длина постфлексида	LF	14,6
ширина жевательной поверхности	lo	17,7
индекс постфлексида, %	IF	48,7
m1 длина	Lo	28,0
длина постфлексида	LF	11,1
ширина жевательной поверхности	lo	16,0
индекс постфлексида, %	IF	39,6
m2 длина	Lo	28,0
длина постфлексида	LF	11,9
ширина жевательной поверхности	lo	16,6
индекс постфлексида, %	IF	42,5

Правая плюсна (metarsus 3) очень крупная. По наибольшей длине и ширине диафиза она сходна с плюсневыми костями плейстоценовой широкопалой лошади *E. ferus latipes* (Gromova, 1949) из Восточной Европы и уссурийской лошади *E. f. dalianensis* (Zhou, Sun, Xu, Li, 1985) из позднего плейстоцена Дальнего Востока России и Северного Китая и заметно крупнее, чем плюсневые кости ленской лошади *E. f. lenensis* (Russanov, 1968) из позднего плейстоцена Сибири и современной лошади Пржевальского *E. przewalskii* (Кузьмина 1997). По размерам плюсны бухтарминская лошадь близка к показателям ископаемой лошади из палеолита Крыма и Северного Кавказа (стоянки Киик-Коба, Пролом 2, Ильская) (Громова 1949; Eisenmann, Baryshnikov 1995), которую обозначают как *E. f. taubachensis* или как *E. taubachensis* (Барышников 2022), а также к показателям лошади *E. ex gr. mosbachensis-germanicus* из Кузбасса (Форонова 2001).

Таранные кости (ЗИН 38257–1, 38257–2, 38257–8; рис. 3Б, В) по длине и ширине немного уступают таранным костям *E. f. dalianensis* (см. табл. 2), но заметно крупнее, чем эти кости у *E. f. lenensis* и *E. przewalskii* (Кузьмина 1997). Размеры нескольких изолированных фаланг, напротив, небольшие и соответствуют таковым *E. ferus lenensis*. Они меньше, чем фаланги *E. f. latipes*, и крупнее, чем фаланги *E. przewalskii* (Там же). Третья фаланга, найденная в Денисовой пещере, заметно меньше, чем у бухтарминской лошади по наибольшей ширине.

Таким образом, остатки лошади из Бухтарминской пещеры могут принадлежать к двум таксонам: более крупной *E. f. taubachensis* и более мелкой *E. f. lenensis*. Первый подвид характерен для степной зоны Крыма, Северного Кавказа, Поволжья и, по-видимому, через степи Казахстана достигал долины р. Бухтарма. Второй подвид встречался в открытых ландшафтах Сибири, включая север Алтая, и мог распространиться на юг Алтая во время одного из холодных эпизодов позднего плейстоцена.

Промеры (мм): P3–4 (ЗИН 38257–23) длина 37,3, длина протокона 15,3, ширина 33,5; нижние молочные зубы pd3–pd4 (ЗИН 38257–15), pd3 длина 36,1, ширина 13,2, pd4 длина 40,6, ширина 12,8; таранные (ЗИН 38257–1), плюсна (ЗИН 38257–32), наибольшая длина 282,7, ширина проксимальная 57,1, ширина диафиза 39,9, ширина дистальная 57,3; первая фаланга, задняя (ЗИН 38257–4), ширина проксимальная 52,2, ширина диафиза 36,3; вторая фаланга, передняя (ЗИН 38257–10), наибольшая длина 48,6, ширина проксимальная 58,3, ширина диафиза 49,6, ширина дистальная 53,2; третья фаланга, передняя (ЗИН 38257–6), наибольшая длина 70,3, длина дорсального края 52,9, наибольшая ширина 83,9.

*Camelus knoblochi* (Nehring, 1901) — верблюд Кноблоха. Найдена таранная кость очень крупного верблюда, значительно превышающая по размерам таранную современных *C. ferus* (Przewalski, 1878) и *C. bactrianus* (L., 1758) (Klementiev et al. 2022). Кость сильно расширена в дистальном отделе, есть большая кубовидная ямка, на дне которой имеется глубокая шероховатая впадина (рис. 4А). Эти признаки характерны для семейства верблюдовых и отличают их от оленевых и полорогих (Громова 1960). Вместе с таранной найдены обломки фаланг молодого животного и несколько костных фрагментов.

Палеогеномное изучение показало, что в митохондриальной филогении экземпляры *C. knoblochi* образуют парафилетическую группу. На ядерном уровне, напротив, они чётко отличаются как от дикого (*C. ferus*), так и от домашнего (*C. bactrianus*) двугорбого верблюда. Характер расхождения трёх видов приближается к трифуркации. Это митоядерное филогенетическое несоответствие, вероятно, возникло из-за потока генов между всеми тремя видами (Yuan et al. 2024).

*C. knoblochi* характерен для хазарского териокомплекса Северного Кавказа и Поволжья. В среднем плейстоцене вид был широко распространён в степях и полупустынях Евразии, от Азовского моря до оз. Байкал. В позднем плейстоцене видовой ареал сильно сократился, и находки верблюда Кноблоха становятся редкими (Titov 2008). Промеры (мм): таранная (ЗИН 38262–5), длина латеральная ~96,5, длина медиальная 94,2, ширина дистальная ~72,7.

*Capreolus pygargus* (Pallas, 1771) — сибирская косуля. В плейстоценовом материале к косуле отнесён дистальный отдел большеберцовой кости (ЗИН 38259–5). Цвет кости серовато-жёлтый, костное вещество плотное, отскобленные скальпелем участки прилипают к языку, и нет запаха свежей кости. Размеры образца близки к размерам *C. pygargus* и превышают таковые *Saiga tatarica*. Промеры (мм): ширина дистального отдела 28,0.

*Cervus elaphus* (Linnaeus, 1758) — благородный олень, или марал. Судя по сохранности костного вещества, остатки оленя принадлежат как плейстоценовому, так и голоценовому комплексам. К первому относятся три фрагмента дистальных отделов плечевой кости (ЗИН 38263–1, 38214–3, 38274–3; рис. 5Б), а также фрагмент дистального отдела лучевой кости (ЗИН 38263–4), таранная (ЗИН 38263–2; рис. 5А), обломок шейного позвонка и другие мелкие



Рис. 4. А — верблюд Кноблоха (*Camelus knoblochi*), правая таранная (ЗИН 38262–5); Б–Г — степной бизон (*Bison priscus*), левые таранные (Б — ЗИН 38260–10, В — ЗИН 38260–14) и плюсневая (Г — ЗИН 38260–27); спереди (Г) и сзади (А–Б)

Fig. 4. А — Knoblokh camel (*Camelus knoblochi*), right talus (ZIN38262–5); Б–Г — steppe bison (*Bison priscus*), left talus (Б — ZIN38260–10, В — ZIN38260–14), and Г — metatarsal (ZIN38260–27); frontal (Г) and caudal (А–Б) views

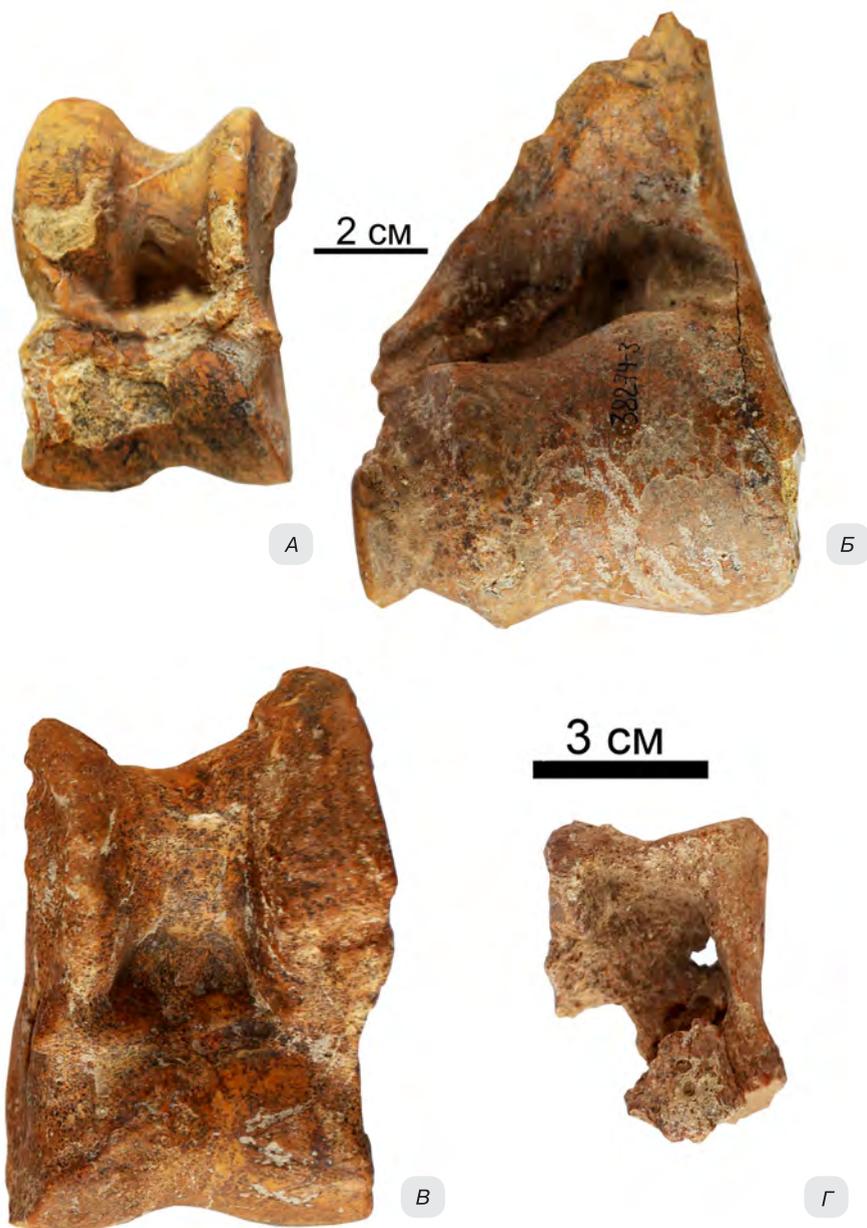


Рис. 5. А, Б — благородный олень (*Cervus elaphus*): А — таранная (ЗИН 38263–2), Б — дистальный отдел плечевой (ЗИН 38274–3); В, Г — степной бизон (*Bison priscus*): В — таранная (ЗИН 38260–31), Г — вторая фаланга (ЗИН 38260–18); спереди (А–В) и сверху (Г). Погрызенные хищниками (А–В) и переваренные (Г) кости

Fig. 5. А, Б — red deer (*Cervus elaphus*): А — talus (ZIN38263–2), Б — distal fragment of humerus (ZIN38274–3); В, Г — steppe bison (*Bison priscus*): В — talus (ZIN38260–31), Г — second phalanx (ZIN38260–18); frontal (А–В) and dorsal (Г) views. Bones gnawed by predators (А–В) and digested (Г)

обломки костей и зубов. Кости желтоватые или светло-коричневые, костное вещество плотное. Подтверждает принадлежность *S. elaphus* к плейстоценовому уровню абсолютная дата, полученная по таранной кости (Iovita et al. 2024). Все кости принадлежат взрослым особям (как минимум двум). Промеры (мм): плейстоценовый комплекс, плечевая, ширина дистального эпифиза (ЗИН 38263–1) 78,2, (ЗИН 38274–3) 73,1; лучевая, ширина дистального отдела (ЗИН 38263–4) 63,3; таранная (ЗИН 38263–2), наибольшая длина 68,4, ширина дистального отдела 44,3.

*Bison priscus* (Vojanus, 1827) — степной, или первобытный, бизон. По числу костных остатков бизон занимает второе место после лошади, но по минимальному числу особей — первое. Большинство костей сильно раздроблены, целыми сохранились в основном короткие кости дистальных отделов конечностей, преимущественно таранные. К бизону, вероятно, принадлежит большинство плейстоценовых костных фрагментов, оставшихся неопределимыми.

Имеется несколько мелких обломков черепа. Их малочисленность в сочетании с отсутствием изолированных зубов бизона указывает на то, что древние обитатели не приносили в пещеру черепа или их большие фрагменты. Редкость черепов бизонов отмечена для палеолитической стоянки Ильская на Северном Кавказе (Барышников 2022).

Встречены обломки позвонков, включая грудной, фрагменты трубчатых костей, фаланги и сесомовидная (рис. 2Б). Сохранились преимущественно те части скелета, которые не представляли пищевой ценности для древнего человека и пещерной гиены.

Одна пясть (ЗИН 38260–28, вероятно самец) и одна плюсна (ЗИН 38260–27, вероятно самка) почти цельные, лишь частично повреждённые (рис. 4Г). Пясть по длине и массивности (т. е. отношению ширины дистального отдела и наибольшей длины кости) очень похожа на экземпляры *B. priscus* из стоянки Ильская на Северном Кавказе (Барышников 2022). Сходные размеры имеет пясть (№ 819Л, колл. Института зоологии Казахстана) из местонахождения Жана-Аул севернее г. Павлодар (Балин 1955). Кость из Бухтарминской пещеры (табл. 4) соответствует наименьшим экземплярам самцов *B. priscus* из верхнеплейстоценового местонахождения Красный Яр на р. Обь (Васильев 2008). По-видимому, небольшие бизоны, похожие на бизонов из стоянок Бухтарминская и Ильская, населяли в позднем плейстоцене всю степную зону от Северного Причерноморья до Алтая. Их систематическое положение остается неопределённым.

Таблица 4. Размеры пясти и плюсны *Bison priscus*

Table 4. Dimensions (mm) of metacarpals (mc 3+4) and metatarsals (mt 3+4) of *Bison priscus*

Кость	Промеры (мм) и индексы (%)				
	GL	Bp	SD	Bd	Индекс Bd / GL
Пясть (mc 3+4)					
ЗИН 38260–28, самец	231,2	78,6	~66,3	81,9	35,4
Плюсна (mc 3+4)					
ЗИН 38260–27, самка	>273,0	–	39,8	76,0	27,8

Имеются девять таранных костей: пять левых и четыре правых (рис. 4Б, В, 5В). На семи экземплярах хорошо различима маленькая фасетка у нижнего края задней поверхности, на шести экземплярах чётко выражен сосудистый жёлоб под ней, открывающийся каналом наружу. Эти признаки отделяют бизонов (*Bison*) от быков (*Bos*) (Бибикова 1958). Большая задняя пяточная фасетка широкая; у быков она более узкая, но у яка (ЗИН 8984) широкая, как у бизонов. Все пяточные кости бизона из Бухтарминской пещеры принадлежат к взрослым особям. Шесть более крупных костей можно отнести к самцам; одна кость немного меньше, вероятно, самка (табл. 5). Размеры таранных костей близки к средним показателям их у *B. priscus* из местонахождения Красный Яр на юге Западной Сибири (Васильев 2008).

Таблица 5. Размеры (мм) таранной кости *Bison priscus*  
Table 5. Dimensions (mm) of talus of *Bison priscus*

Кость	Промеры (von den Driesch 1976)				
	Длина латеральная (GLI)	Длина медиальная (GLm)	Передне-задний диаметр латеральный (DI)	Передне-задний диаметр медиальный (Dm)	Ширина дистальная (Bd)
Самцы					
ЗИН 38260–4	91,8	86,9	50,5	52,9	62,1
ЗИН 38260–6	87,3	79,5	47,5	50,3	58,6
ЗИН 38260–7	89,9	84,2	55,3	55,4	63,7
ЗИН 38260–9	–	–	48,7	49,1	–
ЗИН 38260–10	86,0	79,7	50,1	49,3	55,9
ЗИН 38260–14	92,3	86,0	50,7	49,9	58,5
Самка					
ЗИН 38260–2	81,1	74,6	46,2	45,7	52,8

*Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766) — сайга. Сайге принадлежат две таранные кости, различающиеся размерами (вероятно, самец и самка). Они немного меньше, чем кости *Capreolus pygargus*. Гребни верхнего блока имеют разную высоту, при этом внутренний гребень в нижнем отделе заметно отклоняется наружу, что характерно для *Saiga tatarica* (Громова 1960). Кости желтоватой или светло-коричневой окраски, костное вещество плотное. Одна кость (ЗИН 39161–1) заметно погрызена хищником. Сайга встречена на многих палеолитических памятниках Алтая (Деревянко и др. 2003). Промеры таранной кости (мм): (ЗИН 39161–1) наибольшая длина 34,0, ширина 21,4; (ЗИН 39161–2) 33,0, ширина 19,3.

Г о л о ц е н . *Homo sapiens* (L., 1758) — человек разумный. Останки человека (ЗИН 38273) не упоминаются в предварительном списке фауны (Верещагин, Мельникова 1958). Они представлены проксимальной частью второй правой пястной кости mс2 (второй палец правой руки) взрослой особи. Костное вещество плотное, сероватых тонов. Полученная по кости дата относит её к середине голоцена (Radu et al. 2024). Имеются около четырёх косых коротких насечек искусственного происхождения на дорсальной стороне (рис. 6). Промеры mс2 (мм): ширина проксимального эпифиза 18,0, его передне-задний диаметр 18,5.



Рис. 6. Человек (*Homo sapiens*), правая пястная (ЗИН 38273); сверху. Видны косые нарезки искусственного происхождения

Fig. 6. Human (*Homo sapiens*), right metacarpal (ZIN38273); dorsal view. Oblique cuts of artificial origin

*Lepus* sp. — заяц. К зайцу отнесены два позвонка. В предварительном списке фауны (Верещагин, Мельникова 1958) он обозначен как толай (*L. capensis tolai* Pall.).

*Marmota baibacina* (Kastschenko, 1899) — серый сурок. Первоначально остатки сурка из Бухтарминской пещеры были отнесены к байбаку, *M. bobac* Mill. (Верещагин, Мельникова 1958). Судя по приложенной к коллекции записке, ошибка в определении была исправлена Л. А. Тютьковой. Действительно, слезная кость у сурка из Бухтарминской пещеры почти квадратной формы, предкрыловое отверстие крупное: признаки, характерные для *M. baibacina* (Громов, Ербаева 1995). Сохранность костей хорошая, цвет серовато-жёлтый. Судя по фоссилизованности костного вещества, остатки сурка могут датироваться голоценом или самым концом плейстоцена.

Остатки сурка представлены фрагментом черепа (ЗИН 38271–1), на котором сохранились левый и правый МЗ (рис. 7А), левой нижнечелюстной костью без зубов (ЗИН 38271–4), позвонком и костями конечностей от взрослой особи, а также бедренной без эпифизов от молодого животного. Промеры черепа (мм): длина от переднего края верхнего резца до заднего края МЗ 58,0, альвеолярная длина верхнего ряда щёчных зубов 24,8; резец длина 5,5, ширина 5,2; МЗ длина 6,0, ширина 6,1; длина нижней челюсти 61,9, альвеолярная длина нижнего ряда щёчных зубов 24,0 мм.

*Castor fiber* (L., 1758) — обыкновенный бобр. Вид отсутствует в предварительном списке фауны Бухтарминской пещеры. Найдена бедренная кость полувзрослого животного, с отпавшими эпифизами, которая принадлежит крупному грызуну, превосходящему по размеру сурка. Она отнесена к речному бобру (*Castor fiber*). Сохранность костного вещества более рыхлая, чем у костей из плейстоценовых слоёв, цвет светло-серый. Бобр ещё в историческое время встречался на р. Черный Иртыш (Скалон 1951). Наименьшая ширина диафиза бедренной кости 14,4 мм.

*Vulpes vulpes* (L., 1758) — обыкновенная лисица. Вид не упоминается в предварительном списке фауны. К нему принадлежит почти полный череп с обломанными скуловыми дугами и сильно стёртыми зубами (ЗИН 38268–1; рис. 7Б), правая нижнечелюстная кость с m2 (ЗИН 38268–2) и два позвонка. По размерам и череп, и нижнечелюстная кость соответствуют *V. vulpes* и заметно превышают соответствующие показатели корсака, *V. corsac* (L.). Характер сохранности костного вещества лисицы позволяет отнести её к голоценовому фаунистическому комплексу. Промеры черепа ЗИН 38268–1 (мм): кондилобазальная длина черепа 144,6, ширина в области височного сжатия 20,4, длина верхнего хищнического зуба P4 13,5 мм, альвеолярная длина с1–m3 66,1.

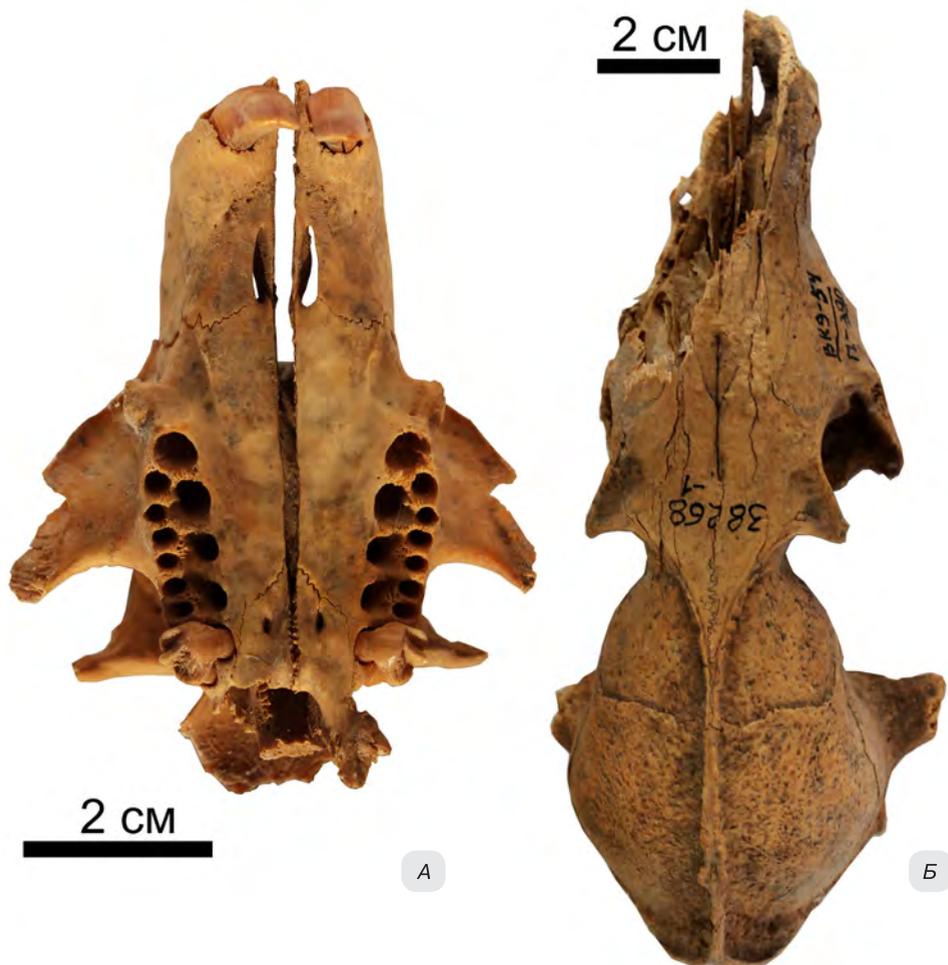


Рис. 7. Серый сурок (*Marmota baibacina*), фрагмент черепа (ЗИН 38271–1) (А), и обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*) (Б), череп (ЗИН 38268–1); сверху (Б) и снизу (А)

Fig. 7. A — Gray marmot (*Marmota baibacina*), skull fragment (ZIN38271–1); B — red fox (*Vulpes vulpes*), skull (ZIN38268–1); dorsal (Б) and ventral (А) views

*Ursus arctos* (L., 1758) — бурый медведь. Кости медведя светло-жёлтые, некоторые из них с коричневатым или серым оттенком. По сохранности они не отличаются от костей других видов голоценового комплекса. Есть обломок крыши черепа, фрагмент лопатки, коленная чашка (ЗИН 38272–7), пяточная (ЗИН38272–3), вторая пястная (ЗИН 38272–2) и две первые фаланги. По пяточной кости получена дата, относящая находку к позднему голоцену (Iovita et al. 2024).

Коллекцию можно разделить на две размерные группы. К крупному медведю относится коленная чашка (длина 66,3 мм, ширина 50,9 мм). По длине она соответствует коленным чашкам восточноевропейского пещерного медведя *U. ingressus* (Rabeder et al.) (ЗИН 30588, Ширяево 1 в Жигулях), а по ширине даже превосходит их. Очень большие особи бурого медведя известны

из плейстоцена арктической зоны Сибири (Боесков и др. 2019). Они могли сохраниться до голоцена и расселиться на юг, достигнув Алтая. К мелкому бурому медведю из Бухтарминской пещеры принадлежит пяточная кость (наибольшая длина 73,5 мм, ширина 48,9 мм) и вторая пястная кость 2 тс (наибольшая длина 77,0 мм, ширина диафиза 11,4 мм). Пястная кость стройная, с закруглённым средним гребнем на дистальной сочленовной фасетке, что характерно для *U. arctos*. Её промеры лежат в области минимальных значений промеров бурого медведя из палеолитической стоянки Аман-Кутан в Узбекистане (ЗИН 25262). Бурые медведи небольших размеров встречались, по-видимому, в плейстоцене и голоцене на горных хребтах Тянь-Шаня, откуда заходили на юг Алтая.

*Meles leucurus* (Hodgson, 1847) — азиатский барсук. Материал представлен первым шейным позвонком (атлантом) (ЗИН 38269). По размерам он похож на позвонок барсука или выдры. Крыловая вырезка не развита (у выдры развита хорошо), поперечные отверстия маленькие (у выдры заметно крупнее), дорсальная дуга приблизительно в 1,5 раза длиннее вентральной дуги (у выдры она длиннее почти вдвое). Отмеченные признаки позволяют определить находку как барсука (Аристов, Барышников 2001). Исходя из географического положения находки, она отнесена к *M. leucurus*, в ареал которого входит Центральная Азия и Южная Сибирь (Kinoshita et al. 2020). Размеры атланта (мм): ширина в краниальных фасетках 36,6, в дорсальных фасетках 26,6, длина дорсальной дуги 9,5.

*Mustela nivalis* (L., 1758) — ласка. К этому виду принадлежат две косточки голоценового облика. Правая нижнечелюстная кость по величине соответствует крупной ласке *M. nivalis*. В плейстоценовых слоях Денисовой пещеры на Алтае присутствуют как мелкая, так и крупная ласка (Деревянко и др. 2003). Первая характерна для Сибири, вторая — для Центральной Азии. Промеры нижней челюсти (мм): общая длина 22,7; m1 длина 5,2, ширина 1,8.

*Capreolus pygargus* (Pallas, 1771) — сибирская косуля. Остатки косули, отнесенные к голоценовому комплексу, представлены обломком верхней челюсти и двумя таранными костями, одна из которых сильно разрушена. Правая таранная (ЗИН 38259–3) имеет серую окраску, она более лёгкая, чем кости мелких копытных из плейстоценовых отложений. Гребни верхнего блока почти равны по высоте, кубоидная ямка замкнутая. Промеры ЗИН 38259–3 (мм): наибольшая ширина 31,0, ширина дистального отдела 20,4.

*Alces alces* (Linnaeus, 1758) — лось. К лосю отнесена правая трёхгранная кость (*os triquetrum*) (ЗИН 39162). По величине она приближается к экземплярам быков (*Bos*, *Bison*), но менее массивная и более уплощённая. Основные морфологические признаки и размеры сближают находку с костью лося (*Alces alces*). Не удалось сравнить её с костью гигантского оленя *Megaloceros giganteus* Blum., но, судя по другим элементам пясти и плюсны, у гигантского оленя она массивнее. Кость тёмного цвета, сравнительно лёгкая, что позволяет отнести её условно к голоценовому комплексу. По историческим документам известно, что лось встречался в Верхне-Бухтарминской долине ещё в XIX веке, но к началу XX века полностью здесь исчез (Слудский 1950). Промеры (мм): трёхгранная кость (ЗИН 39162), анатомическая длина 42,7 (у ЗИН 38984–38,8).

*Cervus elaphus* (Linnaeus, 1758) — благородный олень, или марал. Кости из голоценовых отложений более лёгкие, чем из плейстоценовых. Цвет их светло-серый или светло-коричневый, с сероватым оттенком. Найдены таранная кость (ЗИН 38263–3), вторая фаланга и две третьих фаланги, из которых одна

более мелкая, вероятно молодого животного. Нет следов от зубов хищников. Промеры (мм): таранная ЗИН 38263–3, наибольшая длина 76,4, ширина дистального отдела 40,4.

*Bos mutus* (Przewalski, 1883) — дикий як. Яку принадлежит вторая фаланга (ЗИН 38266) (рис. 2В). Верхний край передней суставной фасетки идёт далеко назад, её нижний край выступает кзади двумя заострёнными мысиками, что характерно у быков для фаланг передней конечности (Dottrens 1946). По размерам ЗИН 38266 уступает фаланге плейстоценового яка *B. mutus baikalensis* Ver. из Южной Сибири (Васильев 2021), но по пропорциям — отношению к наибольшей длине ширины диафиза (73,2%) и ширины проксимального отдела (87,1%) — они похожи. Кость светло-серого цвета, костное вещество плотное, но не выглядит фоссилизированным. Это согласуется с датой, полученной по этой кости, которая относит находку к позднему голоцену (Iovita et al. 2024). Промеры (мм): вторая фаланга, передняя (ЗИН 38266), наибольшая длина 40,3, ширина диафиза 29,5, ширина проксимального отдела 35,1.

*Ovis ammon* (Linnaeus, 1758) — архар. Из голоценовых отложений происходит несколько костей крупного барана. К архару отнесены правая нижнечелюстная кость детёныша с молочным d4 (ЗИН 38265–3), фрагмент правой нижнечелюстной кости взрослой особи с сильно стёртыми щёчными зубами (ЗИН 38265–5), эпистрофией (ЗИН 38265–4), правая таранная (ЗИН 38265–1) и правый нижний коренной m3 (ЗИН 38265–2). По размерам эпистрофея и таранной кости они лишь немного меньше, чем кости самки *O. ammon* с юга Алтая (ЗИН 12193). Нижний край тела эпистрофея с продольным гребнем как у *O. ammon* (у рода *Capra* не выражен), краниальные суставные фасетки эпистрофея разделены снизу чёткой выемкой (у *Capra* не выражена). Таранная кость весьма мелкая, возможно принадлежит домашней овце, *O. aries* L. Цвет костей серовато-коричневый и светло-коричневый (эпистрофией). Дата, полученная по нижнечелюстной кости, относит материал к середине голоцена (Iovita et al. 2024).

Промеры (мм): щёчные зубы, длина жевательной поверхности d4 (ЗИН 38265–3) 20,1, m3 (ЗИН 38265–2) 27,0, (ЗИН 38265–5) 28,1; эпистрофией (ЗИН 38265–4), ширина каудальных фасеток 53,6, наименьшая ширина 30,9; таранная (ЗИН 38265–1), наибольшая длина 35,0, ширина проксимального отдела 22,3.

## Птицы

Видовой состав птиц Бухтарминской стоянки значительно разнообразнее, чем млекопитающих. Определены 268 костей птиц, принадлежащих 40 таксонам (табл. 6). Представлены как взрослые, так и молодые особи.

В отложениях плейстоценового возраста почти  $\frac{3}{4}$  общего количества (74%) составляют остатки околородных птиц, среди которых доминируют кряква (27%), чирок-трескунок (15%), широконоска (11%) и серая утка (10%). В этом сказывается близость Иртыша и его поймы. Остатки убиквистов и лесных видов крайне редки, не более 1% каждой группы. Кости птиц наземных открытых и полуткрытых ландшафтов (лесостепные, лугово-степные, горные) в сумме составляют 24%, среди них доминируют остатки тетерева (41%). По количеству видов также преобладает околородная группа (13 видов, 48%), за ним следуют лугово-степные птицы (шесть видов, 22%).

Таблица 6. Видовой состав и число костных остатков птиц из Бухтарминской пещеры (определение А. В. Пантелеева). Биотопические группы: в — околородные, лс — луговостепные и лесостепные, лес — лесные, г — горные, у — убиквисты

Table 6. Species composition and number of bone remains of birds from Bukhtarma Cave (determination by A. V. Panteleev). Biotopic groups: в — semi-aquatic, лс — meadow-steppe and forest-steppe, лес — forest, г — mountain, у — ubiquist

Виды	Раскопки				Биотопическая группа
	1953 г.		1954 г.		
	Плейстоцен	Голоцен	Плейстоцен	Голоцен	
Гусь, <i>Anser</i> sp.	2				в
Кряква, <i>Anas platyrhynchos</i>	22		8		в
Чирок-свистунок, <i>Anas crecca</i>	6		5		в
Серая утка, <i>Anas strepera</i>	8	1			в
Связь, <i>Anas penelope</i>	1		5		в
Чирок-трескунок, <i>Anas querquedula</i>	10		7		в
Широконоска, <i>Anas clypeata</i>	6		6		в
Утка, <i>Anas</i> sp.	2				в
Хохлатая чернеть, <i>Aythya fuligula</i>	3	1	2		в
Чернеть, <i>Aythya</i> sp.	1				в
Гоголь, <i>Bucephala clangula</i>			1		в
Крохаль, <i>Mergus</i> sp.	1				в
Утиные, Anatinae sp.	6		2		в
Пустельга, <i>Cerchneis tinnunculus</i>		1			лесостепь
Балобан, <i>Falco cherrug</i>		1			лс
Серая куропатка, <i>Perdix perdix</i>			2	1	лс
Перепел, <i>Coturnix coturnix</i>			1		лс
Белая куропатка, <i>Lagopus lagopus</i>			6		г
Тетерев, <i>Lyrurus tetrix</i>	15			1	лесостепь
Рябчик, <i>Tetrastes bonasia</i>			1		лес
Курообразные, Galliformes indet.	1	1			
Коростель, <i>Crex crex</i>	2	1			лс
Водяной пастушок, <i>Rallus aquaticus</i>	1		3		в
Камышница, <i>Gallinula chloropus</i>	1				в
Кулик-сорока, <i>Haematopus ostralegus</i>			2		в
Горный дупель, <i>Gallinago solitaria</i>			1		г
Степная тиркушка, <i>Glareola nordmanni</i>	1				лс
Саджа, <i>Syrrhaptes paradoxus</i>	1				лс
Рябок, Pteroclididae indet.			1		лс
Болотная сова, <i>Asio flammeus</i>	1				лс
Сова, Strigidae indet.			2		
Серый сорокопуд, <i>Lanius excubitor</i>	1				лесостепь
Рябинник, <i>Turdus pilaris</i>		1			лес

Виды	Раскопки				Биотопическая группа
	1953 г.		1954 г.		
	Плейстоцен	Голоцен	Плейстоцен	Голоцен	
Дрозд, <i>Turdus</i> sp.			2		
Дубонос, <i>Coccothraustes coccothraustes</i>				1	лес
Кедровка, <i>Nucifraga caryocatactes</i>	1				лес
Галка, <i>Corvus monedula</i>	3		2		г
Ворон, <i>Corvus corax</i>			1		у
Воробьинообразные, <i>Passeriformes</i> indet.	8		2		
Птицы неопределимые, <i>Aves</i> indet.	74	1	11		
Всего	178	8	79	3	

В голоценовых отложениях найдено 11 костей птиц. Они почти поровну распределены между околородными, лугово-степными, лесостепными и лесными группами. Только из голоценовых слоёв известны пустельга, балобан, рябинник и дубонос.

Все установленные виды птиц и сейчас регистрируются в долине р. Бухтарма — одни как гнездящиеся, другие как пролётные (серая утка, серый сорокопут), кочующие (кулик-сорока, кедровка), зимующие (белая куропатка, горный дупель, дубонос) или случайно залётные (саджа) (Березовиков и др. 1992; Долгушин 1962; Лухтанов, Березовиков 2003).

### Эколого-фаунистическая характеристика

Плейстоценовая фауна крупных млекопитающих насчитывает 10 видов. Присутствие мамонта и шерстистого носорога позволяет отнести её к палеонтологическому комплексу *Mammuthus-Coelodonta*, который был широко распространён в позднем плейстоцене Северной Евразии (Kahlke 1994). Он включал такие характерные виды, как *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*, *Ovibos moschatus*, *Vulpes lagopus*. На Алтае некоторые из этих северных видов не встречались (северный олень, овцебык) или они были редки (находки песка в Денисовой пещере). Поэтому мы можем отнести плейстоценовую фауну Бухтарминской стоянки к южному варианту комплекса *Mammuthus-Coelodonta*. К мамонту, шерстистому носорогу и пещерному льву здесь присоединялись обитатели степей *Equus ferus*, *Bison priscus* и *Saiga tatarica*. Хотя они были обычными по всей Сибири, но лошадь и бизон степной зоны отличались морфологическими признаками от своих более северных родственников: степная лошадь (*Equus ferus taubachensis*) была крупнее, а степной бизон (его таксономический статус не установлен) — мельче.

К этим обитателям северных травянистых пространств в фауне Бухтарминской стоянки добавляются типичные жители степной зоны Евразии, которые далеко на север не проникали. К ним можно отнести *Equus hemionus* и *Camelus knoblochi*. Их ареалы в основном не выходили за пределы степей,

но южнее могли захватывать полупустынные области. В сухие эпохи плейстоцена эти преимущественно центральноазиатские виды, вместе со степной лошастью и бизоном, расселялись через Джунгарские ворота далеко на запад и достигали Поволжья и Северного Причерноморья. Во влажные климатические фазы их ареалы сокращались и отступали на восток до территории современной Монголии и Забайкалья. К этой же группировке примыкает пещерная гиена (*Crocota spelaea*) — характерный обитатель открытых остепнённых пространств в Европе, Западной Сибири и Казахстане, не заходивший к северу далее Южного Урала.

Наконец, лесной комплекс представлен двумя видами оленей (*Capreolus pygargus*, *Cervus elaphus*), которые тяготеют к лесным биотопам и питаются преимущественно листьями (филофаги), но могут встречаться также в лесолуговых и лесостепных стациях.

Голоценовая фауна крупных млекопитающих богаче и насчитывает до 13 видов. В ней уже нет мамонта, носорога, гиены и бизона, которые полностью вымерли, отсутствуют степные виды, сохранившиеся в Монголии (лошадь, кулан, сайга). Здесь доминируют жители леса (*Cervus elaphus*, *Capreolus pygargus*, *Alces alces*, *Castor fiber*), встречен обитатель пологих горных склонов (*Ovis ammon*). Эти виды дожили на Алтае до исторической эпохи, когда области их распространения сократились в результате охотничьей и хозяйственной деятельности человека.

В фауне птиц нет различий между плейстоценовым и голоценовым комплексами. Все определённые виды встречаются в долине р. Бухтарма и в настоящее время.

И среди млекопитающих, и среди птиц доминируют виды открытых пространств, преимущественно степных, лесостепных и лесолуговых биотопов. Среди плейстоценовых млекопитающих на них приходится более половины видового состава (рис. 8А, В). Ещё значительнее доля их в количестве ископаемых остатков (рис. 8Б, Г). В голоценовом комплексе значительно возрастает доля лесных и лесолуговых обитателей. По числу видов их столько же, как и степных жителей, а по числу костных фрагментов они превосходят последних.

Сходная картина доминирования видов открытых биотопов наблюдается и в фауне птиц, где, кроме того, в плейстоценовом комплексе велика доля околоводных видов (рис. 9). Остатки лесных птиц малочисленны и в плейстоценовых, и в голоценовых отложениях.

## Тафономия и зооархеология

Зооархеологический анализ костного скопления в Бухтарминской пещере был проведён ранее (Iovita et al. 2024). Удалось определить большую часть остеологической коллекции (62%,  $n = 404$ ), что объясняется её выборочным характером при сборе костного материала. Выборочность подчёркивается обилием зубов (18% выборки) и представительством суставных частей длинных костей конечностей (60%) (Ibid.). Такой набор сильно отличается от того, который обычно встречается в невыбранных комплексах палеолитических стоянок (Stiner 2013; Rendu et al. 2019), где чаще всего преобладают части осевого скелета и их фрагменты.

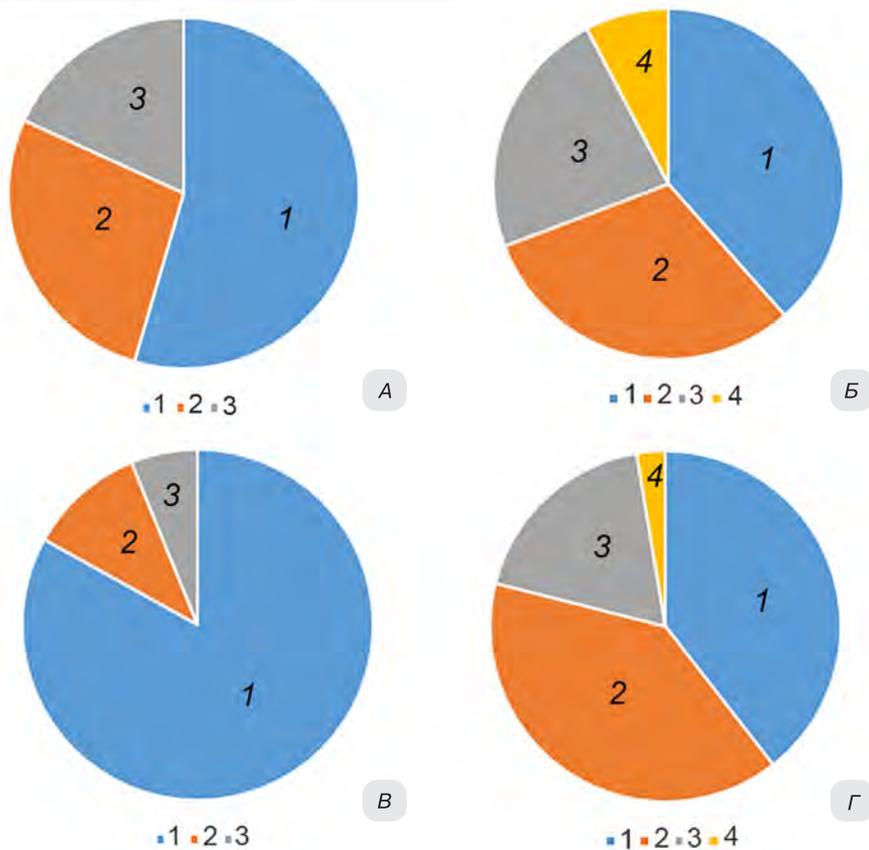


Рис. 8. Биотопические группировки млекопитающих из Бухтарминской стоянки по числу видов (А, Б) и числу костных остатков (В, Г). А, В — плейстоценовый комплекс: 1 — степные и лесостепные; 2 — лесные и луговостепные; 3 — тундростепные. Б, Г — голоценовый комплекс: 1 — степные и лесостепные; 2 — лесные и луговостепные; 3 — убиквисты

Fig. 8. Biotopic groupings of large mammals from the Bukhtarma site according to the number of species (А, Б) and the number of bone remains (В, Г). А, В — Pleistocene complex: 1 — steppe and forest-steppe; 2 — forest and meadow-steppe; 3 — tundra-steppe. Б, Г — Holocene complex: 1 — steppe and forest-steppe; 2 — forest and meadow-steppe; 3 — ubiquist

В фаунистическом спектре доминируют травоядные звери (80% состава). Гильдия хищников в плейстоценовом комплексе представлена 1–2 видами, обычными в это время на Алтае. По числу видов хищные звери составляют 10% в плейстоценовом комплексе и 31% в голоценовом комплексе, а по числу костных остатков — 13,8 и 54% соответственно. Из этих подсчётов следует, что роль хищников в формировании костного скопления в плейстоцене была невелика, но она значительно возросла в голоцене.

Сохранность костного материала характеризуется высокой частотой (60%) выветривания, из которых наиболее интенсивные стадии 3–5 (см. Behrensmeyer 1978) затрагивают 30% останков. Сильная выветренность позволяет

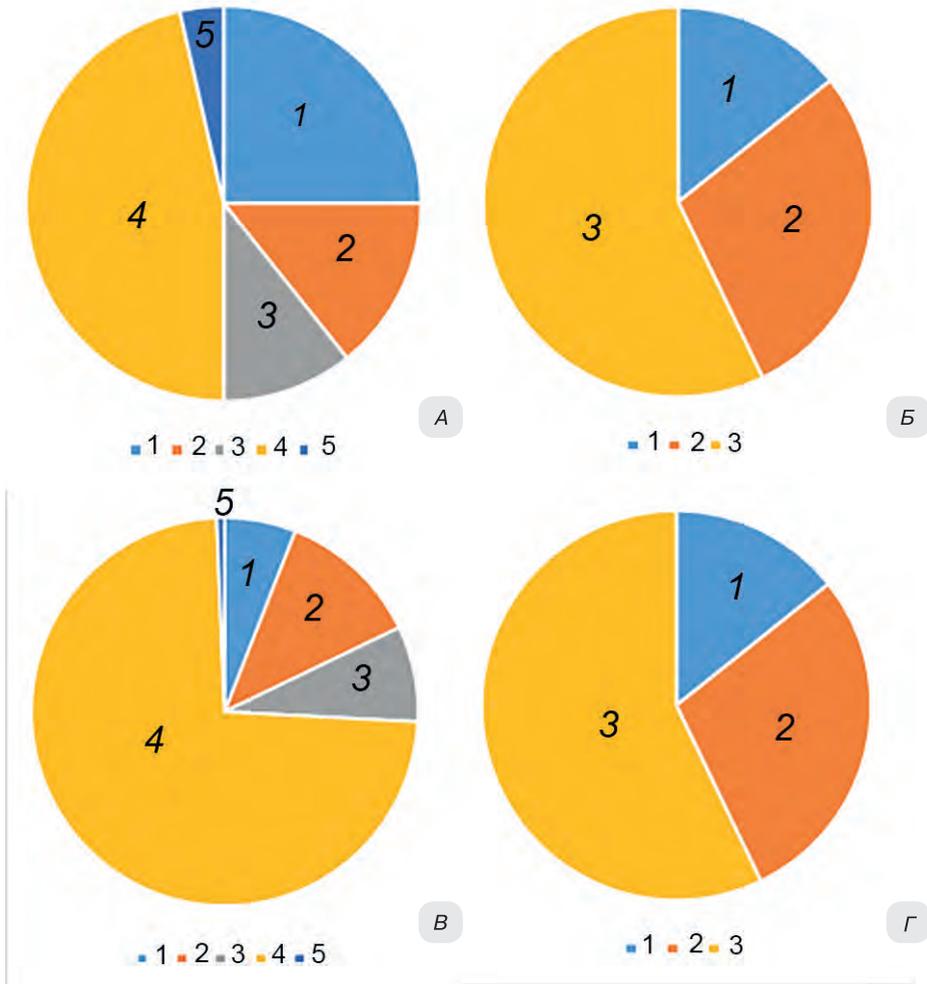


Рис. 9. Биотопические группировки птиц из Бухтарминской стоянки по числу видов (А, Б) и числу костных остатков (В, Г). А, В — плейстоценовый комплекс: 1 — луговостепные; 2 — лесостепные и лесные; 3 — горные; 4 — околотовные; 5 — убиквисты. Б, Г — голоценовый комплекс: 1 — луговостепные; 2 — лесостепные и лесные; 3 — околотовные

Fig. 9. Biotopic groups of birds from the Bukhtarma site according to the number of species (A, B) and the number of bone remains (B, Г). A, B — Pleistocene complex: 1 — meadow-steppe; 2 — forest-steppe and forest; 3 — mountain; 4 — semi-water; 5 — ubiquist. B, Г — Holocene complex: 1 — meadow-steppe; 2 — forest-steppe and forest; 3 — semi-water

предположить, что материал подвергался воздействию внешних агентов в течение длительного времени перед захоронением. У 40% костных фрагментов наблюдается разрушения более половины кортикальной поверхности, и это ограничивает возможность обнаружения следов искусственных модификаций (Iovita et al. 2024).

Несмотря на проблему сохранности, обнаружено большое количество следов жизнедеятельности хищников. Они наблюдаются на многих остатках копытных и включают ямки, зубчатые края, борозды и переваренные кости (см. рис. 9).

Найдена таранная кость бизона со следами жевания крупного хищника; видны глубокие ямки и борозды, костное вещество местами смятое (см. рис. 5В). Другой тип повреждения показывает вторая фаланга бизона, которая несёт следы воздействия желудочного сока; при этом часть губчатого костного вещества «выедена» кислотной коррозией (рис. 5Г). На суставной поверхности плечевой кости оленя различимы следы от зубов хищника, которые, вероятнее всего, принадлежат детёнышу пещерной гиены (рис. 10).

Все эти модификации костного материала характерны для логова пещерных гиен (*Crocota spelaea*). К её характеристике можно добавить, что значительную часть добычи составляли молодые животные (лошадь, олень, верблюд); типично также присутствие копролита и остатков детёнышей гиен. Следовательно, часть плейстоценовой истории Бухтарминская пещера была занята логовом гиен, которые выращивали здесь молодняк и приносили им корм. Немного численность гиеновых остатков (13,8% от общего числа определяемых остатков плейстоценового комплекса крупных млекопитающих) позволяет классифицировать её как временное логово (Fosse 1999; Барышников 2005).

15 следов порезов от каменных орудий обнаружено на поверхности костей с хорошей сохранностью коркового слоя (1-я и 2-я стадии выветривания), что составило около 18% таких костей (Iovita et al. 2024). Повторная проверка (ГБ) подтвердила присутствие повреждений; выявлены длинные и короткие порезы (cut marks), обычно сгруппированные в серии (рис. 11).

В плейстоценовом комплексе деятельность древних гоминин была сосредоточена на трех видах копытных (лошадь, благородный олень и бизон). При этом бизон представлен только остатками взрослых животных. Сходный возрастной профиль наблюдается на Ильской стоянке на Северном Кавказе (Hoffecker et al. 1991).

В дополнение отметим, что на останках лошади (пястная кость), бизона (атлант, фрагмент трубчатой кости) и на двух неидентифицированных фрагментах крупного копытного встречены следы воздействия как хищников, так и древних гоминин. Это позволяет предположить, что в течение некоторого времени Бухтарминская пещера была заселена гиенами и человеком почти одновременно (Iovita et al. 2024).

Среди остатков птиц доминируют гусеобразные и курообразные, особенно многочисленны их наиболее крупные представители — кряква и тетерев. При этом очень редки дневные и ночные хищные птицы, а тех из них (орлы, филин), которые способны добыть и принести в пещеру крякву или тетерева, нет вообще. Это позволяет предполагать, что какая-то часть гусеобразных и курообразных птиц могла аккумулялироваться в пещерных отложениях в результате жизнедеятельности древних гоминин как их охотничья добыча.

Обращает внимание малочисленность остатков птиц-падальщиков. Врановые представлены несколькими находками костей галки и ворона, а грифов нет вообще. Чёрный гриф (*Aegipius monachus*) отмечен в плейстоцене Алтая для Денисовой пещеры (определение А. В. Пантелеева). В настоящее время чёрный гриф, белоголовый сип (*Gyps fulvus*) и бородач (*Gypaetus barbatus*) гнездятся в хребтах Тянь-Шаня и встречаются на кочёвках в южном Алтае (Гаврини др. 1962;



Рис. 10. Следы от зубов пещерной гиены (*Crocota crocuta*) на поверхности трубчатых костей крупного копытного  
Fig. 10. Traces from the teeth of a cave hyena (*Crocota crocuta*) on the surface of the tubular bones of a large ungulate

Гаврилов 1999), так что они вполне могли быть в окрестностях Бухтарминской пещеры. Такая ситуация свидетельствует, скорее всего, об относительной кратковременности использования Бухтарминской пещеры и как палеолитической стоянки, и как логова пещерных гиен. Кратковременность стоянки согласуется с немногочисленностью каменных изделий, найденных здесь,



*Рис. 11.* Следы зубов хищника, вероятно детёныша пещерной гиены, на поверхности дистального блока плечевой кости благородного оленя (ЗИН 38263–1)

*Fig. 11.* Traces of the teeth of a predator, probably a baby cave hyena, on the surface of the distal block of the humerus of a red deer (ZIN38263–1)

с редкостью искусственных порезов на поверхности костей и с отсутствием обожжённых костей. На палеолитических стоянках Кавказа, использовавшихся длительное время, кости птиц-падальщиков, включая грифов, обычны (Барышников 2020; 2022).



Рис. 12. Порезы каменным орудием на фрагментах трубчатой кости крупного копытного  
Fig. 12. Cut-marks on fragments of the tubular bone of a large ungulate

В голоценовое время объём костного скопления уменьшился. Его формирование в это время было, вероятно, связано с деятельностью хищных зверей. Однако присутствие обожжённых костей (скорее всего, домашних животных), находка кости указательного пальца человека и следы порезов на кости медведя указывают, что и в голоцене пещера посещалась людьми.

## Заключение

Серия радиоуглеродных дат выявила в костном скоплении из Бухтарминской пещеры присутствие позднеплейстоценового и голоценового фаунистических комплексов. Первый, включающий преимущественно виды открытых ландшафтов, отнесён к южному варианту комплекса *Mammuthus-Coelodonta*. К нему добавляются степные и лесные виды, что соответствует пограничному положению Бухтарминской пещеры между Сибирью и Центральной Азией. В голоценовой фауне преобладают обитатели леса.

Отсутствие стратиграфической фиксации костного материала не позволяет проследить тафономическую историю Бухтарминской пещеры. Однако следы модификации хищниками и порезы от орудий на поверхности костей свидетельствуют, что на ранних этапах пещера служила логовом пещерных гиен, и временами её занимали древние гоминины. Низкая численность каменных артефактов, вероятно, связана с спорадическими посещениями пещеры небольшими группами охотников.

Отсутствие антропологических находок не позволяет установить, кем были древние гоминины, посещавшие Бухтарминскую пещеру. Исходя из времени их существования в Западной Сибири и в соответствии с имеющимися абсолютными датами, это могли быть неандертальцы, денисовцы и даже люди современного анатомического облика (Кузьмин, Казанский 2015; Zavala et al. 2021).

## Благодарности

Мы признательны Ю. А. Шемякиной (ЗИН) за помощь в работе с остеологической коллекцией. Работа выполнена по теме Государственного задания ЗИН РАН «Филогения, морфология, экология и систематика наземных позвоночных» (номер темы: 122031100282–2) (ГБ, АП).

## Литература

- Анойкин А. А., Павленок Г. Д., Харевич В. М., Таймагамбетов Ж. К., Шалагина А. В., Гладышев С. А., Ульянов В. А., Дуванбеков Р. С., Шуньков М. В. 2019. Ушбулак — новая многослойная стоянка верхнего палеолита на северо-востоке Казахстана. *Археология, этнография и антропология Евразии* 4, 16–29.
- Балин А. В. 1955. Об остатках антропогенных быков из Казахстана. *Материалы по истории фауны и флоры Казахстана* 1, 40–65.
- Барышников Г. Ф. 2005. Пещерная гиена (*Crocota spelaea*): тафономия и адаптация. В: Деревянко А. П., Шуньков М. В. (ред.). *Актуальные вопросы Евразийского палеолитоведения*. Новосибирск: ИАЭ СО РАН, 15–16.
- Барышников Г. Ф. 2020. *Крупные млекопитающие кударской плейстоценовой фауны Кавказа*. СПб.: Наука.

- Барышников Г. Ф. 2022. Фауна палеолитической стоянки Ильская на Северном Кавказе. *Первобытная археология. Журнал междисциплинарных исследований* 2, 5–52.
- Барышников Г. Ф., Аверьянов А. О. 1995. Молочные зубы хищных млекопитающих (отряд Carnivora). Часть V. Семейства Protelidae и Nycaenidae. *Труды Зоологического института РАН* 263, 46–84.
- Барышников Г. Ф., Кузьмина И. Е., Храбрый В. М. 1977. Результаты измерений трубчатых костей мамонта Берелехского «кладбища». *Труды Зоологического института АН СССР* 72, 58–67.
- Береговая Н. А. 1960. Палеолитические местонахождения СССР. *Материалы и исследования по археологии СССР* 81, 1–217.
- Березовиков Н. Н., Лухтанов А. Г., Стариков С. В. 1992. Птицы Бухтарминской долины (Южный Алтай). *Современная орнитология* 1991. М.: Наука, 160–179.
- Боесков Г. Г., Барышников Г. Ф., Тихонов А. Н., Протопопов А. В., Климовский А. И., Григорьев С. Е., Чепрасов М. Ю., Новгородов Г. П., Щелчкова М. В., ван дер Плихт Й. 2019. Новые данные о крупном буром медведе (*Ursus arctos* L. 1758, Urdidae, Carnivora, Mammalia) из неоплейстоцена Якутии. *Доклады Академии наук* 486 (6), 685–690.
- Васильев С. К. 2008. Бизоны (*Bison p. priscus* Vojanus, 1827) позднего плейстоцена юго-востока Западной Сибири. *Археология, этнография и антропология Евразии* 2, 32–56.
- Васильев С. К. 2021. Остатки байкальского яка (*Poehpagus mutus baikalensis* N. Verestchagin, 1954) из позднеплейстоценовых местонахождений Южной Сибири. *Труды Зоологического института РАН* 325 (4), 384–408.
- Верещагин Н. К. 1977. Берелехское «кладбище» мамонтов. *Труды Зоологического института АН СССР* 72, 5–50.
- Верещагин Н. К. 1994. Копролит из Баракаевской пещеры. В: Любин В. П. (ред.). *Неандертальцы Гупсского ущелья на Северном Кавказе*. Майкоп: Меоты, 76.
- Верещагин Н. К., Мельникова Н. Н. 1958. Зоогеографические открытия археологов в Восточном Казахстане и в Алтайском крае. *Известия Всесоюзного географического общества* 90 (4), 385–387.
- Гаврилов Э. И. 1999. *Фауна и распространение птиц Казахстана*. Алматы: Б. и.
- Гаврин В. Ф., Долгушин И. А., Корелов М. Н., Кузьмина М. А. 1962. *Птицы Казахстана*. Т. 2. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР.
- Гохман И. И. 1957. Палеолитическая стоянка «Пещера» на Бухтарме. *Краткие сообщения института истории материальной культуры* 67, 54–58.
- Громов И. М., Ербаева М. А. 1995. *Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны*. СПб.: ЗИН РАН.
- Громова В. 1949. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. *Труды Палеонтологического института АН СССР* 17 (1).
- Громова В. 1960. Определитель млекопитающих СССР по костям скелета. Вып. 2. Определитель по крупным костям заплюсны. *Труды Комиссии по изучению четвертичного периода* 16, 1–118.
- 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. 2003. *Природная среда и человек в палеолите Горного Алтая. Условия обитания в окрестностях Денисовой пещеры*. Новосибирск: ИАЭ СО РАН.
- Долгушин И. А. 1962. Отряд Рябки — Pterocletes. В: Гаврин В. Ф., Долгушин И. А., Корелов М. Н., Кузьмина М. А. *Птицы Казахстана*. Т. 2. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 370–388.
- Кузьмин Я. В., Казанский А. Ю. 2015. Дискуссионные вопросы заселения Сибири древним человеком. Стратиграфия. *Геологическая корреляция* 23 (1), 121–126.
- Кузьмина И. Е. 1997. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности. *Труды Зоологического института РАН* 273.

- Лухтанов А. Г., Березовиков Н. Н. 2003. Материалы к орнитофауне Бухтарминской долины (Юго-Западный Алтай). *Русский орнитологический журнал* 12, 1130–1146.
- Пантелеев А. В. 2015. Находки четвертичных птиц в Казахстане. *Русский орнитологический журнал* 24 (экспресс-выпуск 1173), 2749–2752.
- Скалон В. Н. 1951. Речные бобры Северной Азии. *Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. Новая серия. Отдел зоологический* 25, 1–208.
- Слудский А. А. 1950. Лоси в Казахстане и задачи их хозяйственного использования. *Известия Академии наук Казахской ССР. Серия зоологическая* 9, 52–77.
- Таймагамбетов Ж. К., Дуванбеков Р. С. 2019. Каменный век казахстанского Алтая на примере стратифицированной стоянки Шульбинка (Восточный Казахстан). *Мир Большого Алтая*, 5 (4), 586–614.
- Тлеубердина П. А. (ред.). 2017. *Местонахождения ископаемых позвоночных фанерозоя Казахстана. Справочник для палеонтологов, геологов, биологов*. Алматы: ИП Волкова Е. В.
- Форонова И. В. 2001. *Четвертичные млекопитающие юго-востока Западной Сибири*. Новосибирск: Изд-во СО РАН.
- Черников С. С. 1951. Находка палеолитических стоянок в Восточном Казахстане. *Вестник Академии наук Казахской ССР* 12 (81), 63–70.
- Черников С. С. 1952. Восточно-Казахстанская экспедиция 1950 г. *Краткие сообщения института истории материальной культуры* 48, 81–92.
- Черников С. С. 1956. О работах Восточно-Казахстанской экспедиции. *Краткие сообщения института истории материальной культуры* 64, 43–60.
- Черников С. С. 1957. К изучению древней истории Восточного Казахстана. *Краткие сообщения института истории материальной культуры* 69, 12–21.
- Шуныхов М. В., Агаджанян А. К. 2000. Палеогеография палеолита Денисовой пещеры. *Археология, этнография и антропология Евразии* 2, 2–19.
- Behrensmeyer A. K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4, 150–162.
- Dotrens E. 1946. Los phalanges osseuses de *Bos taurus domesticus*. *Revue Suisse de Zoologie* 53, 739–774.
- Driesch A., von den. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin* 1: 1–136.
- Eisenmann V. 1981. Etude des dents jugales inferieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossils. *Palaeovertebrata*, 10 (3/4): 1–226.
- Eisenmann V., Baryshnikov G. 1995. *Equus* cf. *taubachensis* et *E. hydruntinus* de la grotte de Prolom 2 (Crimee, Ukraine). *Bulletin du Museum national d'histoire naturelle. Serie 4*, 16 (sector C (2–4)), 329–347.
- Fosse Ph. 1999. Cave occupation during Palaeolithic times: man and/or hyena? *Monographien Römisch-Germanisches Zentralmuseum Mainz* 42: 73–88.
- Hillson S. 1986. *Teeth*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hoffecker J., Baryshnikov G., Potapova O. 1991. Vertebrate remains from the Mousterian site of Ilkaya 1 (Northern Caucasus, USSR): New analysis and interpretation. *Journal of Archaeological Sciences* 18: 113–147.
- Iovita R., Rendu W., Lindauer S., Taimagambetov Z., Kushch G. A., Baryshnikov G. F. 2024 (in press). A newly dated late Pleistocene and Holocene archaeological assemblage from Bukhtarma Cave in the southern Altai piedmont, East Kazakhstan. *Journal of Paleolithic Archaeology*.
- Kahlke R.-D. 1994. Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen Mammuthus-Coelodonta-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 546: ES190954600.
- Kinoshita E., Kosintsev P. A., Abramov A. V., Solovyev V. A., Saveliev A. P., Nishita Y., Masuda R. 2020. Holocene changes in the distributions of Asian and European badgers

- (Carnivora: Mustelidae: *Meles*) inferred from ancient DNA analysis. *Biological Journal of the Linnaean Society* 129: 594–602.
- Klementiev A. M., Khatsenovich A. M., Tserendagva Y., Rybin E. P., Bazargur D., Marchenko D. V., Gunchinsuren B., Derevianko A. P., Olsen J. W. 2022. First documented *Camelus knoblochi* Nehring (1901) and fossil *Camelus ferus* Przewalski (1878) from Late Pleistocene archaeological contexts in Mongolia. *Frontiers in Earth Science* 10:861163.
- Mohr E. 1964. Bemerkungen über Hyänenkot und -koprolithen. Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut. *Kosswig Festschrift*. Hamburg: Hamburger Zoologische Institut und Museum, 107–111.
- Petrovič V., Sabol V., Šurka J., Pyszko V., Stehlik L. 2018. External brain morphology of juvenile cave hyena (*Crocota crocuta spelaea*) from the Jasovská jaskyňa Cave (Slovakia) revealed by X-ray computed tomography. *Acta Geologica Slovaca* 10 (2): 133–142.
- Rendu W., Renou S., Soulier M.-C., Rigaud S., Roussel M., & Soressi M. 2019. Subsistence strategy changes during the Middle to Upper Paleolithic transition reveals specific adaptations of Human Populations to their environment. *Scientific Reports*, 9(1), 15817.
- Rivals F., Baryshnikov G. F., Prilepskaya N. E., Belyaev R. I. 2022. Diet and ecological niches of the Late Pleistocene hyenas *Crocota spelaea* and *C. ultima ussurica* based on the study of tooth microwear. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 601: 111–125.
- Stiner M. C. 2013. An Unshakable Middle Paleolithic? Trends versus Conservatism in the Predatory Niche and Their Social Ramifications. *Current Anthropology* 54 (Suppl. 8), S288–S304.
- Tanner J. B., Smale L., Holekamp K. E. 2018. Ontogenetic variation in the play behavior of spotted hyenas. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72, 1–15.
- Titov V. V. 2008. Habitat conditions for *Camelus knoblochi* and factors in its extinction. *Quaternary International* 179, 120–125.
- Van Horn R. C., McElhinny T. L., Holekamp K. E. 2003. Age estimation and dispersal in the spotted hyena (*Crocota crocuta*). *Journal of Mammalogy* 84, 1019–1030.
- Yuan J., Hu J., Liu W., Chen S., Zhang F., Wang S., Zhang Z., Wang L., Xiao B., Li F., Hofreiter M., Lai X., Westbury M. V., Sheng G. 2024. *Camelus knoblochi* genome reveals the complex evolutionary history of Old World camels. *Current Biology* 34(11): 2502–2508.e5.
- Zavala E. I., Zenobia Jacobs Z., Vernet B., Shunkov M. V., Kozlikin M. B., Derevianko A. P., Essel E., de Filippo C., Nagel S., Richter J., Romagné F., Schmidt A., Li B., O’Gorman K., Slon V., Kelso J., Pääbo S., Roberts R. G., Meyer M. 2021. Pleistocene sediment DNA reveals hominin and faunal turnovers at Denisova Cave. *Nature* 595: 399–403.

## References

- Anoikin A. A., Pavlenok G. D., Harevich V. M., Tajmagambetov Zh. K., Shalagina A. V., Gladyshev S. A., Ul’janov V. A., Duvanbekov R. S., Shunkov M. V. 2019. Ushbulak — novaja mnogoslojnaja stojanka verhnego paleolita na severo-vostoke Kazahstana [Ushbulak — a new stratified Upper Paleolithic site in northeastern Kazakhstan]. *Arheologija, jetnografija i antropologija Evrazii* 4, 16–29 (in Russian).
- Balin A. V. 1955. Ob ostatkah antropogennyh bykov iz Kazahstana [On the remains of Anthropogenic bovids from Kazakhstan]. *Materialy po istorii fauny i flory Kazahstana* 1, 40–65 (in Russian).
- Baryshnikov G. F. 2005. [Cave hyaena (*Crocota spelaea*): taphonomy and adaptation]. In: Derevianko A. P., Shunkov M. V. (eds.). Aktualnye voprosy Eurazyiskogo paleolitovedeniya. Novosibirsk: “IAE SO RAN” Publ., 15–16 (in Russian).

- Baryshnikov G. F. 2020. *Kрупные млекопитающие кударской плейстоценовой фауны Кавказа* [Large mammals of the Kudaro Pleistocene fauna of the Caucasus]. St. Petersburg: "Nauka" Publ. (in Russian).
- Baryshnikov G. F. 2022. Fauna paleoliticheskoj stojanki Il'skaja na Severnom Kavkaze [Fauna of the Paleolithic site of Il'skaya in the Northern Caucasus, Russia]. *Pervobytnaja arheologija. Zhurnal mezhdisciplinarnyh issledovanij* 2, 5–52 (in Russian).
- Baryshnikov G. F., Aver'janov A. O. 1995. Molochnye zuby hishnhnyh mlekopitajushhih (ot'jad Carnivora). Chast' V. Semejstva Protelidae i Hyaenidae [Milk teeth of carnivorous mammals (Carnivora). Part V. Protelidae and Hyaenidae]. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN* 263, 46–84 (in Russian).
- Baryshnikov G. F., Kuzmina I. E., Hrabryj V. M. 1977. Rezul'taty izmerenij trubchatyh kostej mamonta Berelehsckogo «kladbishha» [Results of measurements of mammoth tubular bones from the Berelekh "cemetery"]. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR* 72, 58–67 (in Russian).
- Beregovaja N. A. 1960. Paleoliticheskie mestonahozhdenija SSSR [Paleolithic sites of the USSR]. *Materialy i issledovanija po arheologii SSSR* 81, 1–217 (in Russian).
- Behrensmeier A. K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4, 150–162.
- Berezovikov N. N., Luhtanov A. G., Starikov S. V. 1992. Pticy Buhtarminskoj doliny (Juzhnyj Altaj) [Birds of the Bukhtarma Valley (Southern Altai)]. *Sovremennaja ornitologija* 1991. Moscow: "Nauka" Publ., 160–179 (in Russian).
- Boeskorov G. G., Baryshnikov G. F., Tihonov A. N., Protopopov A. V., Klimovskij A. I., Grigor'ev S. E., Cheprasov M. Ju., Novgorodov G. P., Shhelchikova M. V., van der Pliht J. 2019. Novye dannye o krupnom burom medvede (*Ursus arctos* L. 1758, Urdidae, Carnivora, Mammalia) iz neoplejstocena Jakutii [New data on the large brown bear (*Ursus arctos* L. 1758, Urdidae, Carnivora, Mammalia) from the Neopleistocene of Yakutia]. *Doklady Akademii nauk* 486 (6), 685–690 (in Russian).
- Chernikov S. S. 1951. Nahodka paleoliticheskikh stojanok v Vostochnom Kazahstane [Discovery of Paleolithic sites in Eastern Kazakhstan]. *Vestnik Akademii nauk Kazahskoj SSR* 12 (81), 63–70 (in Russian).
- Chernikov S. S. 1952. Vostochno-Kazahstanskaja jekspedicija 1950 g. [East Kazakhstan expedition of 1950]. *Kratkie soobshhenija instituta istorii material'noj kul'tury* 48, 81–92 (in Russian).
- Chernikov S. S. 1956. O rabotah Vostochno-Kazahstanskoj jekspedicii [About the works of the East Kazakhstan expedition]. *Kratkie soobshhenija instituta istorii material'noj kul'tury* 64, 43–60 (in Russian).
- Chernikov S. S. 1957. K izucheniju drevnej istorii Vostochnogo Kazahstana [Towards the study of the ancient history of Eastern Kazakhstan]. *Kratkie soobshhenija instituta istorii material'noj kul'tury* 69, 12–21 (in Russian).
- Derevianko A. P., Shunkov M. V., Agadzhanjan A. K., Baryshnikov G. F., Malaeva E. M., Ul'janov V. A., Kulik N. A., Postnov A. V., Anoikin A. A. 2003. *Prirodnaja sreda i chelovek v paleolite Gornogo Altaja. Uslovija obitanija v okrestnostjah Denisovoj peshhery* [Natural environment and man in the Paleolithic of Gorny Altai. Living conditions in the Denisova Cave]. Novosibirsk: "IAE SO RAN" Publ. (in Russian).
- Dolgushin I. A. 1962. *Otrjad Rjabki — Pterocletes* [Order Pterocletes]. In: Dolgushin I. A. (ed.). Ptitsy Kazahstana. T. 2. Alma-Ata: "Izd-vo AN KazSSR" Publ., 370–388 (in Russian).
- Dotrens E. 1946. Los phalanges osseuses de *Bos taurus domesticus*. *Revue Suisse de Zoologie* 53, 739–774.
- Driesch A., von den. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin* 1: 1–136.
- Eisenmann V. 1981. Etude des dents jugales inferieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossils. *Palaeovertebrata*, 10 (3/4): 1–226.

- Eisenmann V., Baryshnikov G. 1995. *Equus* cf. *taubachensis* et *E. hydruntinus* de la grotte de Prolom 2 (Crimee, Ukraine). *Bulletin du Museum national d'histoire naturelle*. Serie 4, 16 (sector C (2–4)), 329–347.
- Foronova I. V. 2001. *Chetvertichnye mlekopitajushhie jugo-vostoka Zapadnoj Sibiri* [Quaternary mammals of the southeast of Western Siberia]. Novosibirsk: "Izdatelstvo SO RAN" Publ. (in Russian).
- Fosse Ph. 1999. Cave occupation during Palaeolithic times: man and/or hyena? *Monographien Römisch-Germanisches Zentralmuseum Mainz* 42: 73–88.
- Gavrilov E. I. 1999. *Fauna i raspredelenie ptits v Kazakhstane* [Fauna and distribution of birds in Kazakhstan]. Almaty (in Russian).
- Gavrin V. F., Dolgushin I. A., Korelov M. N., Kuzmina V. F., 1962. *Ptitsy Kazakhstana* [Birds of Kazakhstan]. Vol. 2. Alma-Ata: "Izdatelstvo AN KazSSR" Publ. (in Russian).
- Gohman I. I. 1957. Paleolicheskaja stojanka «Peshhera» na Buhtarme [Paleolithic site «Peshhera» on the Bukhtarma]. *Kratkie soobshhenija instituta istorii material'noj kul'tury* 67, 54–58 (in Russian).
- Gromov I. M., Erbaeva M. A. 1995. *Mlekopitajushhie fauny Rossii i sopredel'nyh territorij. Zajceobraznye i gryzuny* [Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Lagomorphs and rodents]. St. Petersburg: "ZIN RAN" Publ. (in Russian).
- Gromova V. 1949. Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete [History of horses (genus *Equus*) in the Old World]. *Trudy Paleontologicheskogo instituta AN SSSR* 17 (1) (in Russian).
- Gromova V. 1960. Opredelitel' mlekopitajushhih SSSR po kostjam skeleta. Vyp. 2. Opredelitel' po krupnym kostjam zapljusny [Key to mammals of the USSR based on skeletal bones. Vol. 2. Key to large tarsal bones]. *Trudy Komissii po izucheniju chetvertichnogo perioda* 16, 1–118 (in Russian).
- Hillson S. 1986. *Teeth*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hoffecker J., Baryshnikov G., Potapova O. 1991. Vertebrate remains from the Mousterian site of Ilkaya 1 (Northern Caucasus, USSR): New analysis and interpretation. *Journal of Archaeological Sciences* 18: 113–147.
- Iovita R., Rendu W., Lindauer S., Taimagambetov Z., Kushch G. A., Baryshnikov G. F. 2024 (in press). A newly dated late Pleistocene and Holocene archaeological assemblage from Bukhtarma Cave in the southern Altai piedmont, East Kazakhstan. *Journal of Paleolithic Archaeology*.
- Kahlke R-D. 1994. Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen Mammuthus-Coelodonta-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 546: ES190954600.
- Kinoshita E., Kosintsev P. A., Abramov A. V., Solovyev V. A., Saveliev A. P., Nishita Y., Masuda R. 2020. Holocene changes in the distributions of Asian and European badgers (Carnivora: Mustelidae: *Meles*) inferred from ancient DNA analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* 129: 594–602.
- Klementiev A. M., Khatsenovich A. M., Tserendagva Y., Rybin E. P., Bazargur D., Marchenko D. V., Gunchinsuren B., Derevianko A. P. Olsen J. W. 2022. First documented *Camelus knoblochi* Nehring (1901) and fossil *Camelus ferus* Przewalski (1878) from Late Pleistocene archaeological contexts in Mongolia. *Frontiers in Earth Science* 10:861163.
- Kuzmin Ya. V., Kazansky A. Yu. 2015. Diskussionnyye voprosy zaselenija Sibiri drevnim chelovekom [Discussive issues of the settlement of Siberia by ancient man]. *Stratigrafija. Geologicheskaja korrelyacija* 23 (1), 121–126 (in Russian).
- Luhtanov A. G., Berezovikov N. N. 2003. Materialy k ornitofaune Buhtarminskoj doliny (Jugo-Zapadnyj Altaj) [Materials on the avifauna of the Bukhtarma Valley (southwestern Altai)]. *Russkij ornitologicheskij zhurnal* 12, 1130–1146 (in Russian).
- Mohr E. 1964. Bemerkungen über Hyänenkot und -koprolithen. Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut. *Kosswig Festschrift*. Hamburg: Hamburger Zoologische Institut und Museum, 107–111.

- Panteleev A. V. 2015. Nahodki chetvertichnyh ptic v Kazahstane [Finds of Quaternary birds in Kazakhstan]. *Russkij ornitologicheskij zhurnal* 24 (jekspress-vypusk 1173), 2749–2752 (in Russian).
- Petrovič V., Sabol V., Šurka J., Pyszko V., Stehlik L. 2018. External brain morphology of juvenile cave hyena (*Crocota crocuta spelaea*) from the Jasovská jaskyňa Cave (Slovakia) revealed by X-ray computed tomography. *Acta Geologica Slovaca* 10 (2): 133–142.
- Rendu W., Renou S., Soulier M.-C., Rigaud S., Roussel M., & Soressi M. 2019. Subsistence strategy changes during the Middle to Upper Paleolithic transition reveals specific adaptations of Human Populations to their environment. *Scientific Reports*, 9(1), 15817.
- Rivals F., Baryshnikov G. F., Prilepskaya N. E., Belyaev R. I. 2022. Diet and ecological niches of the Late Pleistocene hyenas *Crocota spelaea* and *C. ultima ussurica* based on the study of tooth microwear. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 601: 111–125.
- Shunkov M. V., Agadzhanjan A. K. 2000. Paleogeografija paleolita Denisovoj peshhery [Paleogeography of the Paleolithic of Denisova Cave]. *Arheologija, etnografija i antropologija Evrazii* 2, 2–19 (in Russian).
- Skalon V. N. 1951. Rechnye bobry Severnoj Azii [River beavers of North Asia]. *Materialy k poznaniju fauny i flory SSSR, izdavaemye Moskovskim obshhestvom ispytatelej prirody. Novaja serija. Otdel zoologicheskij* 25, 1–208 (in Russian).
- Sludsky A. A. 1950. Losi v Kazahstane i zadachi ih hozjajstvennogo ispol'zovanija [Elks in Kazakhstan and the problems of their economic use]. *Izvestija Akademii nauk Kazahskoj SSR. Serija zoologicheskaja* 9, 52–77 (in Russian).
- Stiner M. C. 2013. An Unshakable Middle Paleolithic? Trends versus Conservatism in the Predatory Niche and Their Social Ramifications. *Current Anthropology* 54 (Suppl. 8), S288–S304.
- Tajmagambetov Zh. K., Duvanbekov R. S. 2019. Kamennyj vek kazahstanskogo Altaja na primere stratificirovannoj stojanki Shul'binka (Vostochnyj Kazahstan) [Stone age of Kazakhstan Altai using the example of the stratified site Shulbinka (Eastern Kazakhstan)]. *Mir Bol'shogo Altaja* 5 (4), 586–614 (in Russian).
- Tanner J. B., Smale L., Holekamp K. E. 2018. Ontogenetic variation in the play behavior of spotted hyenas. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72, 1–15.
- Titov V. V. 2008. Habitat conditions for *Camelus knoblochi* and factors in its extinction. *Quaternary International* 179, 120–125.
- Tleuberdina P. A. (ed.). 2017. *Mestonahozhdenija iskopaemyh pozvonochnyh fanerozoja Kazahstana. Spravochnik dlja paleontologov, geologov, biologov* [Localities of fossil vertebrates of the Phanerozoic of Kazakhstan]. Almaty: "IP Volkova E. V." Publ. (in Russian).
- Van Horn R. C., McElhinny T. L., Holekamp K. E. 2003. Age estimation and dispersal in the spotted hyena (*Crocota crocuta*). *Journal of Mammalogy* 84, 1019–1030.
- Vasil'ev S. K. 2008. Bizony (Bison p. priscus Bojanus, 1827) pozdnego plejstocena jugovostoka Zapadnoj Sibiri [Late Pleistocene bison (*Bison p. priscus* Bojanus, 1827) in southeastern Western Siberia]. *Arheologija, etnografija i antropologija Evrazii* 2, 32–56 (in Russian).
- Vasil'ev S. K. 2021. Ostatki bajkal'skogo jaka (*Poehpagus mutus baikalensis* N. Verestchagin, 1954) iz pozdneplejstocenovyh mestonahozhdenij Juzhnoj Sibiri [Remains of the Baikal yak (*Poehpagus mutus baikalensis* N. Verestchagin, 1954) from the Late Pleistocene localities in Southern Siberia]. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN* 325 (4), 384–408 (in Russian).
- Vereshhagin N. K. 1977. Berelehsкое «kladbishhe» mamontov [Berelekh "cemetery" of mammoths]. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR* 72, 5–50 (I Russian).
- Vereshhagin N. K. 1994. *Koprolit iz Barakaevskoj peshhery* [Coprolite from Barakaevskaya Cave]. In: Liubin V. P. (ed.). Neandertal'cy Gupsskogo ushhel'ja na Severnom Kavkaze. Majkop: "Meoty" Publ., 76 (in Russian).

- Vereshhagin N. K., Mel'nikova N. N. 1958. Zoogeograficheskie otkrytija arheologov v Vostochnom Kazahstane i v Altajskom krae [Zoogeographical discoveries of archaeologists in Eastern Kazakhstan and the Altai Territory]. *Izvestija Vsesojuznogo geografičeskogo obshhestva* 90 (4), 385–387 (in Russian).
- Yuan J., Hu J., Liu W., Chen S., Zhang F., Wang S., Zhang Z., Wang L., Xiao B., Li F., Hofreiter M., Lai X., Westbury M. V., Sheng G. 2024. *Camelus knoblochi* genome reveals the complex evolutionary history of Old World camels. *Current Biology* 34(11): 2502–2508.e5.
- Zavala E. I., Zenobia Jacobs Z., Vernot B., Shunkov M. V., Kozlikin M. B., Derevianko A. P., Essel E., de Filippo C., Nagel S., Richter J., Romagné F., Schmidt A., Li B., O’Gorman K., Slon V., Kelso J., Pääbo S., Roberts R. G., Meyer M. 2021. Pleistocene sediment DNA reveals hominin and faunal turnovers at Denisova Cave. *Nature* 595: 399–403.