

На правах рукописи



Шпанский Андрей Валерьевич

ЧЕТВЕРТИЧНЫЕ КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ
ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ: УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ
И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

25.00.02– Палеонтология и стратиграфия

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора геолого-минералогических наук

Томск – 2019

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет»

Официальные оппоненты:

Кузьмин Ярослав Всеволодович, доктор географических наук, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт геологии и минералогии им. В.С. Соболева Сибирского отделения Российской академии наук, лаборатория геоинформационных технологий и дистанционного зондирования, ведущий научный сотрудник

Агаджанян Александр Карэнович, доктор биологических наук, профессор, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, лаборатория млекопитающих, главный научный сотрудник

Лаухин Станислав Алексеевич, доктор геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный геологоразведочный университет имени Серго Орджоникидзе», кафедра инженерной геологии, профессор

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, г. Екатеринбург.

Защита состоится 26 апреля 2019 г. в 14-30 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.19, созданного на базе федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (Главный корпус, ауд.119).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru

Автореферат разослан « ____ » февраля 2019 г.

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ: <http://www.ams.tsu.ru/TSU/QualificationDep/co-searchers.nsf/newpublicationn/ShpanskyAV26042019.html>

Ученый секретарь
диссертационного совета



Савина
Наталья Ивановна

Введение

Актуальность работы. Млекопитающие являются важнейшей группой четвертичной фауны, используемой для определения геологического возраста и сопоставления разрезов континентальных отложений удаленных территорий. Высокие темпы эволюции, большие скорости расселения и значительные ареалы млекопитающих позволяют выделить последовательные серии фаунистических комплексов, сменяющих друг друга на протяжении всего квартера, и использовать их для построения региональных стратиграфических схем и межрегиональных корреляций. Изучение фаунистических комплексов и их смены помогает также воссоздать ландшафтно-климатические условия их обитания. Географические особенности и положение Западно-Сибирской равнины (ЗСР) в центре Европийско-Сибирской зоогеографической подобласти обусловило ее важное значение для оценки условий формирования «смешанных» фаун млекопитающих в неоплейстоцене и процессов формирования современной фауны. Для этого требуется полноценный анализ топических и трофических связей отдельных таксонов и их групп в объеме фаунистических комплексов, обитавших в плейстоцене на территории ЗСР. Системные исследования с первыми широкими обобщениями проведены в 60-70-е годы, но степень изученности как отдельных таксонов, так и фаунистических комплексов остается недостаточной. Продолжительность существования, пространственное распространение многих таксонов вызывают вопросы. Стратиграфический объем, видовое разнообразие, степень преемственности во времени и условия существования комплексов крупных млекопитающих для территории ЗСР остаются не достаточно изученными. Дискуссионным остается вопрос причин и времени некомпенсированного вымирания доминантных видов крупных млекопитающих в конце плейстоцена – начале голоцена.

Цель и задачи исследований. *Целью* работы явилось изучение закономерностей развития фауны крупных млекопитающих квартера, выявление таксономического разнообразия, стратиграфического объема, степени преемственности во времени и условий существования комплексов крупных млекопитающих на территории ЗСР. В связи с этим были поставлены следующие *задачи*:

1. Уточнение таксономического состава и стратиграфического объема фаунистических комплексов крупных млекопитающих плейстоцена ЗСР. Оценка особенностей фаунистических комплексов и стратиграфического распространения отдельных таксонов млекопитающих.

2. Оценка стратиграфического положения основных местонахождений остатков плейстоценовых крупных млекопитающих на территории ЗСР.

3. Анализ видового разнообразия, количественных соотношений, трофической и биотопической структур фаунистических комплексов крупных млекопитающих в плейстоцене на территории ЗСР и их связи с ландшафтно-климатическими условиями обитания.

4. Изучение процесса перестройки фауны млекопитающих на границе плейстоцена – голоцена.

5. Проведение палеозоогеографического анализа фауны крупных млекопитающих Западно-Сибирской зоогеографической провинции для отдельных временных интервалов плейстоцена.

Фактическая основа и методика исследований. Материалом для диссертации послужили геологические наблюдения и палеонтологические коллекции, собранные автором в результате полевых работ в течение 27 лет в бассейнах рек Иртыша, Томи, Чулыма, среднего течения Оби. Отдельные наблюдения проводились на реках Миасс, Бурлук, Омь, Шегарка и в Хакасии. Кроме того, был использован переданный на определение в ТГУ большой остеологический материал, собранный сотрудниками геолого-съемочных экспедиций ФГУПП «Красноярскгеолсъемка» (г. Красноярск) и ОАО «Горно-Алтайская экспедиция» (Алтайский край). Также автором изучался обширный коллекционный материал по млекопитающим Западной Сибири, хранящийся как в академических институтах ГИН РАН (г. Москва), ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург), ИАиЭ СО РАН (г. Новосибирск), ИЗ НАН (г. Алматы), так и в вузовских и краеведческих музеях различного ранга. Объем изученного остеологического материала составляет более 20 тысяч экземпляров.

Радиометрические данные по местонахождениям позднего неоплейстоцена получены при прямом датировании костного материала в лабораториях: ИГиМ им. В.С. Соболева СО РАН (г. Новосибирск), Oxford Radiocarbon Acceleration Unit, г. Оксфорд (Великобритания); ¹⁴CHRONO Centre for Climate, the Environment, and Chronology; School of Geography, Archaeology and Palaeoecology, Queen's University Belfast, г. Белфаст (Северная Ирландия); Max Planck Institut für evolutionäre Anthropologie, г. Лейпциг (Германия). Приводимые в работе радиоуглеродные даты не калиброваны. Компьютерная рентгеновская томограмма и микроструктурный анализ внутреннего строения костных остатков с патологическими изменениями проводился сотрудниками НИИО СО РАН, г. Томск. Часть исследований проводилась в составе международных коллективов с участием коллег из Казахстана, Украины, Польши, Северной Ирландии и Италии (с 2006 г. по настоящее время).

Защищаемые положения:

1. Прииртышский фаунистический комплекс ЗСР соответствует первой-третьей ступеням среднего звена неоплейстоцена и является региональным биостратиграфическим аналогом сингильского комплекса Восточной Европы.

2. Граница между хазарским и мамонтовым комплексами проходит между казанцевским термохроном и ермаковским криохроном.

3. Последовательность фаунистических комплексов квартера ЗСР отражает стадии эволюции единого эколого-фаунистического комплекса млекопитающих, с доминированием компонентов открытых и полуоткрытых ландшафтов. Палеоэкологические (топическая и трофическая) структуры фа-

уны, от подпуск-лебяжьиного комплекса до мамонтового, оставались постоянными, и развитие фауны происходило за счёт филогенетических и викариантных видозамещений на различных трофических уровнях.

4. Причиной разрушения палеоэкологической структуры мамонтовой фауны и вымирания доминантных видов на территории ЗСР являются высокая скорость ландшафтно-климатических изменений на границе плейстоцена-голоцена и специализация видов.

Степень достоверности результатов проведенных исследований подтверждается хорошей их сопоставимостью с данными по сопредельным территориям, значительным объемом изученного фактического материала, сравнительным анализом публикаций других исследователей, использованием современных методов и многолетними полевыми работами 1991–2018 гг. Выводы, приведенные в работе, находят отражение в исследованиях других авторов.

Научная новизна. Дана оценка стратиграфическому положению основных местонахождений остатков крупных млекопитающих плейстоцена ЗСР. Описано более 10 новых местонахождений (Григорьевка, Пятирьжск, Сергеево, Кожамжар, Кирилловка, Джамбул и др.), в том числе скелетов *Mammuthus trogontherii trogontherii* (из Усть-Тарки и Пятирьжска), *Bison priscus* (из Красного Яра (Томская обл.) и Григорьевки), *Megaloceros giganteus* (Джамбул) и *Elasmotherium sibiricum* (Кирилловка). Для 15 местонахождений уточнен геологический возраст, в том числе с применением радиоуглеродного метода. В некоторых разрезах установлено несколько разновозрастных костеносных уровней (Моисеевка 1 и 2, Железинка 1 и 2).

Для фаунистических комплексов крупных млекопитающих уточнен таксономический состав. Проведен анализ стратиграфического распространения отдельных таксонов четвертичных крупных млекопитающих в Западной Сибири (*Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sibiricum* и др.). Уточнено время появления *Coelodonta antiquitatis*, *Saiga tatarica*, *Bos primigenius*, *Megaloceros giganteus* и др. в пределах ЗСР в среднем неоплейстоцене. Впервые установлена мелкая кошка – *Felis manul*, имеющая среднеплейстоценовый возраст. Уточнено время существования в пределах ЗСР слонов рода *Mammuthus*, являющихся ортостратиграфической группой: *M. trogontherii trogontherii* – ранний неоплейстоцен, *M. trogontherii chosaricus* – со среднего по начало позднего неоплейстоцена, *M. primigenius* – поздний неоплейстоцен. Краниометрический анализ сайгаков и овцебыков позволил считать ископаемых представителей, выделяемых в самостоятельные виды *Saiga borealis* и *Ovibos pallantis*, морфологически близкими к современным формам *S. tatarica* и *O. moschatus*. Для времени тобольского межледниковья (MIS 9-11) предложен прииртышский фаунистический комплекс с типовым местонахождением у п. Григорьевка (Павлодарская обл.). Трансформация хазарского фаунистического комплекса в мамонтовый произошла при переходе от казанцевского термочрона к ермаковскому криохрону (на границе MIS 5e и 5d) в первой половине

позднего неоплейстоцена. Стратиграфические объемы хазарского и мамонтового комплексов уточнены: хазарский – от самаровского (MIS 8) до казанцевского (MIS 5e) времени, мамонтовый – от MIS 5d до сартанского (MIS 2) времени. В качестве типового местонахождения мамонтовой фауны для каргинского времени предложено местонахождение у п. Сергеево (Томская обл.).

Установлена высокая устойчивость биоценотической и трофической структур плейстоценовой фауны крупных млекопитающих в течение плейстоцена, обеспеченная филогенетическим и викарирующим видозамещением в составах фаунистических комплексов. Анализ случаев аномального строения и патологических изменений на костях крупных млекопитающих показал преобладание посттравматических изменений у всех видов млекопитающих.

Самые молодые радиоуглеродные даты по разным видам млекопитающих позволяют предполагать дифференцированное вымирание в пределах ЗСР. Раннее исчезновение отмечено для *Crocota spelaea*, *Panthera spelaea*, *Ursus savini rossicus*. Позже и почти одновременно вымирают крупные растительноядные – *Bison priscus*, *Equus gallicus*, *Coelodonta antiquitatis*, *Mammuthus primigenius*. Дольше других задержались – *Megaloceros giganteus*, *Ovibos moschatus*. Структурная перестройка фауны в конце плейстоцена – начале голоцена связана с быстрыми и глубокими ландшафтно-климатическими изменениями.

Анализ пространственного распределения неоплейстоценовых фаун показал, что формирование «смешанной» фауны в пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции произошло в начале среднего неоплейстоцена. Проведен палеозоогеографический анализ и построены карты арелов для отдельных видов: *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sibiricum*, *Mammuthus trogontherii*, *M. t. chosaricus*, *Cervalces latifrons*, *Praeovibos priscus*. На основании датированных местонахождений позднего неоплейстоцена установлено, что в сартанское время происходит сокращение численности и пространственного распространения стадных копытных *B. priscus* и *E. gallicus*, при этом сохраняется высокая численность *M. primigenius*.

Теоретическая и практическая значимость. Уточненные видовые составы и стратиграфические объемы фаунистических комплексов ЗСР позволят детализировать раздел «Характерные комплексы крупных млекопитающих» в «Унифицированной стратиграфической схеме четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины» и проводить межрегиональные биостратиграфические корреляции. Результаты палеоэкологических и палеозоогеографических исследований дают оценку ландшафтно-климатическим и биотическим изменениям на территории ЗСР в четвертичном периоде. Выполненные автором определения ископаемых остатков послужили биостратиграфической основой для расчленения четвертичных отложений Предалтайской равнины и Горного Алтая (отчеты ОАО «Горно-Алтайская экспедиция» (Алтайский край) за 1998-2017 года). Ав-

тором проведены реставрации и монтажки скелетов *B. priscus*, *M. primigenius* и *C. antiquitatis* в ПМ ТГУ и *B. priscus* в ПМ ТПУ.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы обсуждались на Международных конференциях и совещаниях: III и IV International Mammoth conference (Dawson, Canada, 2005, Якутск, 2007); 2nd International Congress «The World of Elephants» (Hot Springs, USA, 2005); пяти Международных симпозиумах «Эволюция жизни на Земле» (Томск, 1997, 2001, 2005, 2010, 2018); «Биоразнообразии животного мира Казахстана, проблемы сохранения и использования» (Алматы, Республика Казахстан, 2007); «Палеонтологические памятники природы – природное наследие: изучение, перспективы исследований и проблемы сохранения» (Павлодар, Республика Казахстан 2008); 3rd Young Natural History Scientists Meeting (Paris, France, 2016); 22nd International Cave Bear Symposium (Kletno, Poland, 2016); XXIII Konferencja Naukowa Sekcji Paleontologicznej Polskiego Towarzystwa Geologicznego (Poznan, Poland, 2016); International conference INQUA-SEQS (Tautavel, France, 2017). Всероссийских конференциях и совещаниях: «Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны» (Азов, 2006); «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2011); I-IV Всероссийские палеонтологические школы (Москва, 2004, 2005, 2006, 2007). На III, VI, VIII и IX Всероссийских совещаниях по изучению четвертичного периода (Смоленск, 2002; Новосибирск, 2009; Ростов-на-Дону, 2013; Иркутск, 2015) и других. Доклады по теме диссертации также сделаны на научных семинарах в ГИН РАН (Москва, 2015) и Университет Вроцлава (Польша, 2016).

По теме диссертации опубликовано 68 работ, из них 21 статья в журналах, входящих в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание учёной степени доктора наук (из них 8 статей в зарубежных и российских научных журналах, входящих в Web of Science, 2 статьи в научных журналах, входящих в Scopus, 5 статей в российском научном журнале, переводная версия которого входит в Web of Science), 1 монография, 8 статей в прочих научных журналах, 3 статьи в сборниках научных трудов, 35 публикаций в сборниках материалов международных, всероссийских и региональных научных и научно-практических симпозиумов, съезда, конгресса, совещаний и конференций (в их числе 7 публикаций в сборниках материалов зарубежных конференций).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, списка условных обозначений, символов и сокращений и списка литературы. Текст работы изложен на 313 страницах, иллюстрирован 93 рисунками и 30 таблицами. Список использованной литературы включает 512 источников, из которых 100 работ на иностранных языках.

Благодарности. Автор благодарен А.В. Тесакову, П.А. Никольскому, М.В. Сотниковой, И.А. Вислобоковой, В.В. Титову, Н.Д. Оводову, П.А. Косинцеву, А.Н.

Тихонову, Г.Ф. Барышникову, Б.С. Кожамкуловой, С.К. Кривоногову, Н.С. Москвитиной за ценные советы, рекомендации и предоставление коллекционных материалов для изучения и сравнения. С.К. Васильеву, Е.Н. Машенко, П.А. Тлеубердиной и Г.Г. Боескову за совместную работу по некоторым вопросам палеотермологии. За предоставление возможности работать с палеонтологическими коллекциями из Павлодарского Прииртышья, хранящимися в ПОИКМ Г.Ю. Пересветову, в МП ПГПУ В.Н. Алиясовой. За совместную работу по исследованию ископаемых млекопитающих моим иностранным коллегам и друзьям Э. Биллия (Рим, Италия), К. Стефаньяку (Вроцлав, Польша). Отдельные слова благодарности хочется выразить Г.Г. Русанову (ОАО «Горно-Алтайская экспедиция») за многолетнее предоставление палеонтологических остатков на определение.

Моим коллегам по кафедре Н.И. Савиной, С.В. Лещинскому, С.В. Иванцову за многочисленные совместные обсуждения вопросов палеонтологии и геологии и многолетние совместные полевые работы. Особую благодарность автор выражает профессору В.М. Подобиной за постоянное внимание к проводимым мною работам и доценту Г.М. Татьянину за постоянную помощь и поддержку в проведении полевых работ.

Автор признателен за помощь в проведении радиоуглеродного датирования костного материала AMS методом Я.В. Кузьмину, С.В. Свято. За проведение рентгеновской компьютерной томограммы и помощь в анализе костных остатков с патологическими изменениями благодарю Л.С. Сапунову (НИИО СО РАМН).

Большая совместная работа по изучению остатков ископаемых млекопитающих проводилась совместно с моими учениками К.О. Печерской, Д.Г. Маликовым, А.В. Пугачёвой, С.А. Ильиной, которые оказывали помощь в сборе и обработке фактического материала.

Особую признательность и благодарность автор выражает жене и другу Алене Юрьевне Шпанской, оказывавшей всестороннюю поддержку в проводимых исследованиях.

1 История изучения четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины

Первые сведения о находках костных остатков на территории Западной Сибири отмечены в работах русских путешественников П.С. Палласа, И.Я. Словцова, И.Д. Черского и др. Большой вклад в изучение ископаемых четвертичных млекопитающих в первой половине XX-го века внесли Н.Ф. Кащенко, М.Э. Янишевский, Е.И. Рыжков, Е.И. Беляева, В.И. Громов и др.

Во второй половине прошлого века получен огромный фактический материал по четвертичным млекопитающим региона: Э.А. Вангенгейм, И.В. Вислобокова, В.С. Зажигин, Б.С. Кожамкулова, А.Н. Мотузко, П.Ф. Савинов, Н.Д. Смирнов, И.В. Форонова и др. Защищаются серия диссертаций по морфологии ископаемых млекопитающих и биостратиграфии четвертичных отложений (Камбариддинов, 1969; Мотузко, 1971; Вислобокова, 1973; Моськина, 1973 и др.). Позднее часть диссер-

таций была опубликована в виде монографий (Алексеева, 1980; Вангенгейм, 1977; Зажигин, 1980; Зинова, 1982). Эти работы заложили основу в изучении морфологии, биоразнообразия и биостратиграфии четвертичных млекопитающих ЗСР.

Обобщением по биостратиграфическому расчленению четвертичных отложений является монография В.И. Громова (1948). Для Восточной Европы он выделил 4 фаунистических комплекса, а для ЗСР предложены хазарский и верхнепалеолитический. В качестве руководящей группы крупных млекопитающих предложена филогенетическая линия слонов *Archidiskodon-Mammuthus*, проведено сопоставление комплексов Восточной Европы со временем существования отдельных форм мамонтоидных слонов, что стало определяющим для стратиграфического объема комплексов (Громов, 1961), которые стали биохронами слонов. В монографии Э.А. Вангенгейм (1977) отмечено стратиграфическое положение некоторых местонахождений остатков млекопитающих на территории ЗСР и Северной Азии в целом. И.А. Вислобоковой (1973а, 1996) приведен анализ отложений и описание остеологического материала по палеоплейстоцену Западной Сибири. Работы Э.В. Алексеевой (1980) и Б.С. Кожамкуловой (1969, 1981) позволили сделать обобщения по развитию фауны юго-востока Западной Сибири и Казахстана. Коллектив палеонтологов из ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург) проводит исследования ископаемых млекопитающих преимущественно по северу Западной Сибири и Уралу (Бородин, Косинцев, 2001; Kosintsev, 2007, 2014; Косинцев, Воробьев, 2001; Косинцев и др., 1994, 2013; Plasteeva et al., 2015 и др.). Материал с территории Горного Алтая, Предалтайской равнины и Новосибирской области обрабатывается в настоящее время С.К. Васильевым (Васильев, Лобачев, 2014; Айзенманн, Васильев, 2009; Васильев и др., 2007, 2016 и др.). Новые крупные местонахождения мамонтов Большой Исток, Кулачье, Кочегур, Луговское, Красноярская курья описаны С.В. Лещинским (2000, 2006; Лещинский и др., 2001, 2005).

Концепция «смешанной фауны» была предложена А.Я. Тугариновым (1929), объясняющая естественное сосуществование в позднем неоплейстоцене «арктических» и «степных» видов. Палеоэкологии и палеозоогеографии четвертичных млекопитающих посвящены отдельные главы в монографиях (Громова, 1965; Вангенгейм, 1977; Шпанский, 2003б), специальных статьях (Кожамкулова, 1977; Вангенгейм, 1982; Агаджанян, 2001; Смирнов и др., 2014 и др.). Работы по палеоэкологической характеристике основных представителей мамонтовой фауны написаны Н.К. Верещагиным и Г.Ф. Барышниковым (1980, 1983). Вымирание мамонта и некоторых его «спутников» обсуждаются регулярно (Буровский, Пучков, 2013; Верещагин, 1979; Гатри, 1976; Верещагин, Барышников, 1985; Лещинский, 2016; Украинцева, 1991 и др.). Радиоуглеродное датирование помогает изучать пространственно-временное распространение представителей мамонтовой фауны в конце позднего неоплейстоцена и вымирание некоторых видов (Kuzmin, 2010; Kuzmin et al., 2009, 2017; Русанов, Орлова, 2013; van der Plicht et al., 2015; Stuart, Lister, 2011, 2014 и др.).

Автором описаны местонахождения из Павлодарского Прииртышья

(Шпанский и др., 2007), Томского Приобья (Шпанский, 2003 и др.), Хакасии (Шпанский, Маликов, 2015), Красноярского водохранилища (Шпанский, 2000) и др. Проведены морфологические исследования по нескольким видам млекопитающих: *M. trogontherii trogontherii* (Шпанский и др., 2008, 2015), *M. primigenius* (Шпанский, Печерская, 2007), *C. antiquitatis* (Shpansky, 2014), *S. kirchbergensis* (Shpansky, Billia, 2012; Шпанский, 2016; Шпанский, Боескоров, 2018), *E. sibiricum* (Шпанский и др., 2015; 2017; Shpansky et al., 2016), *M. giganteus* (Шпанский, 2011, 2014), *A. alces* (Шпанский, 2001), *B. priscus* (Shpansky et al., 2016), *S. tatarica* (Шпанский, 1998; Ratajczak et al., 2016), *Ursus arctos* и *U. savini rossicus* (Шпанский, Черноус, 2012; Moskvitina et al., 2017) и др.

2 Стратиграфическое положение основных местонахождений остатков четвертичных млекопитающих

В настоящей главе приведено описание разрезов четвертичных отложений ЗСР, включающие основные местонахождения остатков крупных млекопитающих. Наиболее древние отложения палеоплейстоцена и эоплейстоцена обнажаются на юге ЗСР, а в пределах средней и северной частей равнины вскрываются более молодые отложения, относящиеся к неоплейстоцену. Такое распределение отражает поднятие южной части ЗСР, здесь глубокое врезание речных долин обеспечивает хорошую обнаженность четвертичных отложений. Для обозначения самой ранней части плейстоцена, вошедшей в состав квартера в 2009 году, а до этого являвшейся самостоятельным ярусом в составе верхнего плиоцена под названием гелазий, автором принят термин палеоплейстоцен, предложенный А.С. Тесаковым (2013). Для остальной части квартера фактический материал излагается применительно к региональным подразделениям «Унифицированной...» (2000). Стратиграфическое положение основных местонахождений крупных млекопитающих ЗСР представлено на рисунке 3.

Местонахождения палеоплейстоцена известны, в основном, в Павлодарском Прииртышье. Остатки млекопитающих известны из глинистых отложений аксорской свиты (**Лебяжье 1**, плиоцен) и из иртышской свиты (**Лебяжье 2, Подпуск 1, 2**) (Вислобокова, 1973, 1974; Vislobokova, 1996), южнее расположено – «урочище **Прорва**» (Гайдученко, 1986). Видовой состав млекопитающих из нижней части иртышской свиты: *Eocion minor*, *Ursus* sp., *Homotherium* sp., *Pachicrocuta* sp., *A. meridionalis gromovi*, *S. etruscus*, *Elasmotherium* sp., мелкая *Equus* sp., *E. livenzovensis*, *P. cf. gigas*, *Eucladoceras* sp., *Antilospira cf. gracilis*, *G. (Vetagazella) sinensis*. Из верхней части иртышской свиты: *A. cf. meridionalis*, *E. stenonis*, *Equus* sp., *Alces* sp., *Capreolus* sp., *Gazella* sp., *C. aff. fiber* (Vislobokova, 1996). Остатки из нижней части иртышской свиты имеют более древний возраст, чем остатки из верхней, что позволяет разделить подпуск-лебяжбинский комплекс на два подкомплекса (субкомплекса) – ранний и поздний.

Местонахождения эоплейстоцена. На правом берегу р. Алей около п. **Раздолье** расположено два местонахождения мелких млекопитающих (Вангенгейм, За-

жигин, 1965). Из голубовато-зеленых глин верхней части кочковской свиты получены: *Ochotona cf. pusilla*, *Allactaga ex gr. jaculus*, *Mimomys pusillus*, *M. intermedius*, *Villanyia prolaguroides*, *Eolagurus argyropuloi*, *Prolagurus panonicus*, *Allophaiomys pliocaenicus*, *Microtus hintoni*, *Ellobius tarchancutensis* и др. Из крупных млекопитающих найдены *Equus* sp., *Elephas (Palaeoloxodon)* sp. и *Ovibovini* gen.?

Местонахождения раннего неоплейстоцена. Между поселками Моисеевка и Железинка на правом берегу р. Иртыш расположен разрез «диагональных песков» нижнего неоплейстоцена, залегающих с размывом на иртышской свите. Здесь найдены остатки крупных млекопитающих – **Моисеевка 2:** *Ursus* sp., *E. mosbachensis*, *E. sibiricum*, *Soergelia* sp., *B. schoetensacki* (Кожамкулова, 1969; Зинова, 1973) и **Железинка 1:** *C. crocuta praspelaea* (Барышников, Верещагин, 1996). К.Ж. Жылкибаев (1975) отмечает находки *A. aktjubensis* (= *M. trogontherii trogontherii*). Скелеты *M. trogontherii trogontherii* описаны из **Пятирыжска** и **Усть-Тарки** Павлодарского и Омского Прииртышья (Шпанский и др., 2008, 2015). Местонахождение у п. **Скородум** на р. Иртыш (Омская обл.) приурочено к отложениям горизонтально- и косослоистых песков: *Ochotona* sp., *Lepus* sp., *Sorex* sp., *Mimomys* ex gr. *intermedius*, *Allophajomys pliocaenicus*, *Lemmus obensis*, *Dicrostonyx* sp., *M. cf. trogontherii trogontherii*, *C. latifrons*, *Elasmotherium* sp. (Мотузко, 1970б, 1975). Местонахождения **Надцы**, **Романово**, **Казаковка**, **Крапива**, между поселками **Абалак** и **Чёрная**, известны из серии разрезов аллювиальных отложений на р. Иртыш между городами Тобольск и Усть-Ишим. Они содержат микротерифауну, близкую к фауне из «диагональных песков» у п. Скородум (Круковер, Кривоногов, 1995; Мартынов, 1957; Мотузко, 1975). У с. **Дальнее** (Акмолинская обл.) в отложениях жуншилильской свиты найдена челюсть *Stephanorhinus kirchbergensis*. Ранее здесь найден зуб *M. trogontherii* (Кожамкулова, Коченов, 1989).

Местонахождения среднего неоплейстоцена. Местонахождение **Григорьевка** находится на правом берегу р. Иртыш, в 40 км севернее г. Павлодара. В основании обнажаются костеносные пески (слой 4) (Шпанский и др., 2007). Кости имеют хорошую сохранность, следы окатанности отсутствуют; обнаружено несколько фрагментов скелетов: *Bison priscus* (Shpansky et al., 2016b), *Cervus elaphus*, *Camelus knoblochi*, *Felis manul*. Общая численность остатков превышает 500 экземпляров, которые принадлежат 13 видам: кроме перечисленных, *Canis lupus*, *M. trogontherii chosaricus*, *E. sibiricum*, *C. antiquitatis*, *E. ex gr. mosbachensis-germanicus*, *Equus* sp., *Bos primigenius*, *S. tatarica*, *M. giganteus ruffi*. Датирование скелета *B. priscus* и черепа *M. giganteus* показало отсутствие коллагена. Другие местонахождения в Павлодарском и Омском Прииртышье и Томском Приобье: **Ямьшево**, **Железинка 2**, **Урлюлюб**, **Карташево**, **Горная Суббота**, **Вороново II**, **Ургам**, **Кривошино**, **Анастасьевка** также приурочены к отложениям диагональных песков. В них найдены остатки тех же видов, что и в Григорьевке, плюс единичные остатки *C. crocuta spelaea*, *Ursus arctos*, *U. savini rossicus* (Беляева, 1935; Кожамкулова, 1969; Шпанский, 2003, 2005а; Moskvitina et al., 2017). В

Чембакчино 3 найден почти полный скелет слона определенный как *M. trogontherii trogontherii* (Косинцев и др., 2004). По морфологии скелета и зубов он отнесен автором к *M. t. chosaricus* (Шпанский и др., 2015). В 4 км от с. **Кирилловка** на р. Бурлук (Северо-Казахстанской обл.) в 2016 году обнаружен фрагмент скелета *E. sibiricum* (Шпанский и др., 2017).

Местонахождения позднего неоплейстоцена в пределах ЗСР многочисленны: **Шестаково** (Кемеровская обл.), **Волчья Грива** (Новосибирская обл.), **Красноярская курья** (Томская обл.), **Луговское** (ХМАО) и **Гари I** (Свердловская обл.) являются крупными моновидовыми. В них численность остатков *M. primigenius* от 4,5 до 6-7 тысяч костей (более 95%).

Крупное многовидовое местонахождение расположено на правом берегу Оби в 17 км ниже г. Новосибирска у п. **Красный Яр**, оно приурочено к отложениям III эрозионно-аккумулятивной террасы (Волков, Архипов, 1978). Костеносными горизонтами являются синеваато-серые суглинки 4-го слоя в средней части разреза (возраст около 30 тыс. лет) и диагонально-слоистые пески и галечники 6-го слоя в его основании (Васильев, 2002). По мнению С.К. Васильева и И.А. Волкова, 6 слой формировался в казанцевское время. Из него получены инситные находки черепов *M. trogontherii chosaricus* и нижняя челюсть *S. kirchbergensis* (Васильев, 2005), входящие в хазарский фаунистический комплекс. Всего определено 23 вида крупных млекопитающих: *C. fiber*, *C. lupus*, *Cuon alpinus*, *U. savini rossicus*, *Gulo gulo*, *C. spelaea*, *P. spelaea*, *C. antiquitatis*, *Equus ex gr. gallicus*, *E. ovodovi*, *B. priscus*, *Soergelia cf. elisabetae*, *A. alces*, *Rangifer tarandus* и др. (Косинцев, Васильев, 2009). Другими местонахождениями первой половины позднего неоплейстоцена являются **Татарка** (Омская обл.) и **Тараданово** (Новосибирская обл.) (Круковер, 1999; Васильев, 2011).

Многочисленными являются местонахождения второй половины позднего неоплейстоцена, датированные по ¹⁴C. Наиболее важные: **Чик, Орда, Джамбул, Кожамжар, Черноярка, Красный Яр** (Томская обл.), **Юровск, Евалга, Хэхэданаяха** и др. (Бобковская, 2002; Васильев и др., 2007, 2016; Кожамкулова, 1969; Косинцев, 2008; Chlachula, Serikov, 2011; Шпанский, 2003а, б; 2014а; Shransky et al., 2016а, б). Многовидовое местонахождение **Сергеево** на р. Чулым содержит только привязанный к слоям материал (рис. 2), наиболее насыщенным костями является слой 4 погребенной почвы, переходящей в торфяник (Шпанский, Печерская, 2009). Радиоуглеродные даты по шерстистому носорогу – 32100±390 лет (СОАН-5552) и пещерному льву – 34280±737 лет (УВА-38455), свидетельствуют о каргинском времени накопления отложений. Общая численность остатков из слоя 4 составляет 154 кости от 12 видов: *L. timidus*, *C. lupus*, *B. priscus*, *O. moschatus*, *S. tatarica*, *A. alces*, *M. giganteus*, *R. tarandus*, *C. elaphus*, *E. ex gr. gallicus*, *M. primigenius*. Насыщенность разреза остатками млекопитающих, их инситное залегание позволило автору выделить его как опорное для отложений каргинского горизонта.

3 Видовой состав и стратиграфическое распространение фаунистических комплексов крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины в четвертичном периоде

Основные принципы построения биохронологических шкал по млекопитающим для плиоцена и плейстоцена разработаны Э.А. Вангенгейм (1982). Автором принята ее формулировка понятия фаунистический комплекс (Вангенгейм, 1977, с. 71): «Биостратиграфический фаунистический комплекс – комплекс видов млекопитающих, не повторяющийся во времени, характерный для каждой палеозоогеографической подобласти (или провинции) и отличающийся от других таких же комплексов – более древних или более молодых – присутствием только ему свойственной стадии эволюционного развития в одной или нескольких филетических линиях». Провинциальный статус характерен для комплексов от подпуск-лебяжьиного до прииртышского, для хазарского и мамонтового комплексов статус расширяется до подобласти.

3.1 Биостратиграфическое значение ископаемых млекопитающих и распространение отдельных таксонов в квартере на территории ЗСР

3.1.1 Биостратиграфическое значение ископаемых млекопитающих ЗСР.

Для анализа геологического возраста четвертичных отложений наибольшее значение имеют мелкие и крупные млекопитающие: зубы и кости хорошо сохраняются в различных типах континентальных отложений; быстрая эволюция практически всех групп наземных млекопитающих привела к появлению в течение квартера не только новых видов, но и новых родов. Это позволило обосновать и выделить фаунистические комплексы разного геологического возраста. Широкое географическое распространение многих видов в пределах Палеоарктической области позволяет проводить региональные и межрегиональные корреляции отложений и событий квартера. Тесная взаимосвязь растительных млекопитающих с ландшафтами дает возможность оценивать ландшафтно-климатические параметры среды обитания и синхронности этих событий в геологических масштабах времени. Общепринятой ортостратиграфической группой среди крупных млекопитающих является филогенетическая линия мамонтоидных слонов *Archidiskodon* – *Mammuthus*, изученная для всех временных интервалов квартера. Эволюционные изменения морфологических особенностей зубов этих слонов позволяют использовать их для определения возраста горных пород.

3.1.2 Стратиграфическое распространение отдельных таксонов четвертичных крупных млекопитающих в Западной Сибири (рис. 4).

Elephantidae в пределах ЗСР представлено: филогенетической линией *Archidiskodon-Mammuthus*: *A. meridionalis gromovi*, *A. m. meridionalis*, *M. trogontherii trogontherii*, *M. t. chosaricus*, *M. primigenius*; единичными находками слонов рода *Elephas*, относимых к лесным слонам подрода *Palaeoloxodon*. Из отложений палеоплейстоцена известны остатки *A.m. gromovi* (Лебяжье 2, Подпуск 1 и 2) и *A. m. meridionalis* из верхней части иртышской свиты (Лебяжье 2,

Моисеевка 1, Усть-Таловка). Остатки *M. trogontherii trogontherii* встречаются в отложениях раннего неоплейстоцена (Шпанский и др., 2015). В прииртышском комплексе (Григорьевка) уже присутствует *M. t. chosaricus* (Шпанский и др., 2007). Наиболее поздние находки известны из слоя 6 Красного Яра (Новосибирская обл.) (Васильев, 2005), относящихся к казанцевскому горизонту. *M. primigenius* распространен с ермаковского по сартанское время.

Perissodactyla. Представители Rhinocerotidae и Equidae на территории ЗСР присутствуют в течение всего плейстоцена. *Elasmotherium* sp., *Stephanorhinus* cf. *etruscus* известны из иртышской свиты (Подпуск 2 и Моисеевка 1). С неоплейстоцена распространяются *E. sibiricum* и *S. kirchbergensis*, просуществовавшие до позднего неоплейстоцена. Со среднего неоплейстоцена появляется *Coelodonta antiquitatis*. Лошади рода *Equus* на территории ЗСР появляются с конца плиоцена (Лебяжье 1). В течение плейстоцена отмечается одновременное присутствие мелкой и крупной форм лошадей.

Artiodactyla самая разнообразная и многочисленная группа, представлена: полорогими (антилопы, сайгаки, газели, овцебыки, зоргелии, бизоны и туры); оленями (*Eucladoceros*, *Cervus*, *Megaloceros*, *Capreolus*, *Rangifer*, *Cervalces* и *Alces*) и верблюдами (*Paracamelus*, *Camelus*) (рис. 4).

Carnivora. В отложениях иртышской свиты (Подпуск 2) известны находки *Eocion minor*, *Ursus* sp., *Pachycrocuta* sp., *Homotherium* sp. Mustelidae известны с неоплейстоцена. Крупные пантеры появляются с конца эоплейстоцена. На границе раннего—среднего неоплейстоцена у гиен и львов происходит смена представителей – *C. crocuta praspelaea* уступает место *C. c. spelaea*; *Panthera fossilis* сменяется *P. spelaea*. Автором найдены остатки манула *Felis manul* в отложениях тобольского горизонта (Григорьевка; Шпанский, Святко, 2018). Со среднего неоплейстоцена появляются *Ursus arctos* и *U. savini rossicus*, *Canis lupus*, *Gulo gulo*, доживших до настоящего времени. Эти данные подчеркивают значимость рубежа между ранним и средним неоплейстоценом и отражают определенную перестройку фауны. Мелкие псовые *Vulpes vulpes*, *V. corsac*, *Alopex lagopus* и барсук *Meles leucurus* появляются с позднего неоплейстоцена (Косинцев, Васильев, 2009). Представители родов *Mustela* – горностай, ласка, куница и *Martes* – соболь, распространены с голоцена.

3.2 Обзор видовых составов фаунистических комплексов четвертичных млекопитающих

По крупным млекопитающим в Унифицированной... (2000) приведены: мамонтовый комплекс с интервалом распространения от тазовского до сартанского времени и выделения мамонтов раннего и позднего типа. Для самаровского времени приведен хазарский комплекс; для тобольского времени комплекс отсутствует; для талагайкинского времени отмечены *Archidiskodon* cf. *trogontherii* и *Equus* sp. Для позднего эоплейстоцена отмечено присутствие отдельных таксонов, не определенных до вида – *Palaeoloxodon* sp., *Equus* sp., *Ovibovini* gen.? В настоящее время для территории ЗСР в стратиграфической

последовательности выделяется 8 комплексов крупных и мелких млекопитающих (Зажигин, 2009; Шпанский и др., 2016):

Подпуск-лебяжьинский комплекс установлен Э.А. Вангенгейм и В.С. Зажиговым (1965). Типовое местонахождение: обнажение иртышской свиты у с. Подпуск на правом берегу р. Иртыш (Павлодарская обл.). Другие местонахождения: Моисеевка 1, Прорва. Видовой состав комплекса приведен на рисунке 4. Тафоценозы из нижней и верхней пачек иртышской свиты, имеют несколько разный геологический возраст, образующих два подкомплекса, объединенных в один комплекс, характеризующий палеоплейстоцен. Отличия подкомплексов в присутствии разных форм слонов – *Archidiskodon meridionalis gromovi*, в раннем и *A. m. meridionalis* – в позднем (Vislobokova, 1996).

Муккурский комплекс выделен по мелким млекопитающим (Зыкин и др., 1987). Типовое местонахождение у п. Новоселовка на правом берегу р. Битюк. Другие местонахождения: крупные млекопитающие найдены в отложениях муккурской свиты в Исаковка 4 (Омская обл.). Видовой состав: *Mimomys ex gr. reidi-coelodus*, *Allophaiomys deucalion*, *Borsodia* sp., *B. ex gr. petenyii-hungaricus* и др. В Исаковка 4 найдены: *Rangifer* sp. (Бондарев и др., 2017), *Bovini* gen. indet и *Equus* sp. (Тесаков и др., 2016). По мнению А.С. Тесакова, первое появление некорнезубых полевок *Allophaiomys* позволяет определять возраст фауны как переходный от палеоплейстоцена к эоплейстоцену.

Карагашский комплекс выделен по мелким млекопитающим из того же обнажения, что и муккурский комплекс (Зыкин и др., 1987). Из низов карагашской свиты определены: *Allactaga ex gr. major*, *Allocricetus* sp., *Mimomys ex gr. coelodus-pusillus*, *Borsodia ex gr. prolaguroides*, *Prosiphneus* sp. и др. Эволюционный уровень этой фауны оценивается как промежуточный между муккурским и раздольинским комплексами.

Раздольинский комплекс выделен по мелким млекопитающим (Вангенгейм, Зажиго, 1965). Типовое местонахождение: обнажение кочковской свиты у с. Раздолье. Другие местонахождения: Маханово, Гоньба-1, Елунино-1, Малиновка-1, Шелаболиха-1, 2, 3 (Приобская равнина); Крапива II, Скородум II-IV, Романово 1, 3, Надды. Видовой состав крупных млекопитающих приведен на рисунке 4.

Вяткинский комплекс выделен по мелким млекопитающим (Вангенгейм, Зажиго, 1972). Типовое местонахождение (мелкие млекопитающие): в 2 км от с. Вяткино (Алтайский край). Местонахождения крупных млекопитающих: Дальнее (Акмолинская обл.); Пятирыжск, Моисеевка 2, Железинка 1, Жанабет (Павлодарская обл.) (Шпанский и др., 2008; Кожамкулова, 1981); Усть-Тарка (Новосибирская обл.) (Шпанский и др., 2015), Скородум, Горная Суббота (Омская обл.) (Мотузко, 1970б; Кожамкулова, 1981). Видовой состав крупных млекопитающих приведен на рисунке 4.

Прииртышский комплекс выделен Б.С. Кожамкуловой (1969). Типовое местонахождение: Григорьевка (Павлодарская обл.; рис. 1) (Шпанский, 2009). Дру-

гие местонахождения: Пятирыжск, Ямышево, Железинка 2, Урлютюб (Павлодарская обл.); Кирилловка (Северо-Казахстанская обл.); Ильинка (Алтайский край); Кривошеино, Уртам (Томская обл.); Чембакчино 3, Кошелево (ХМАО); Хашгорт (ЯНАО). Видовой состав приведен на рисунке 4.

Хазарский комплекс выделен В.И. Громовой (1932) по находкам крупных млекопитающих у с. Никольское в Нижнем Поволжье под названием «волжская фауна». Типовое местонахождение для ЗСР не выделено. Известные местонахождения: Карташово, Качесово, Демьянское, Бобровка, Семейка (ХМАО); Красный Яр (слой 6; Новосибирская обл.). Видовой состав приведен на рисунке 4.

Мамонтовый комплекс выделен В.И. Громовым (1948) под названием «верхнепалеолитический». Типовое местонахождение (для каргинского времени ЗСР): Сергеево (Томская обл.; рис. 2; Шпанский, Печерская, 2009). Местонахождений на территории ЗСР много, подавляющее большинство имеет каргинский или сартанский возраст. Видовой состав приведен на рисунке 4.

Голоценовая фауна ЗСР представлена в основном на археологических памятниках и включает представителей мамонтового комплекса: *C. fiber*, *Lepus timidus*, *C. lupus*, *Vulpes vulpes*, *V. corsak*, *Alopex lagopus*, *G. gulo*, *Meles leucurus*, *Ursus arctos*, *A. alces*, *C. elaphus*, *R. tarandus*; в первой половине еще существовали: *M. giganteus*, *O. moschatus*, *S. tatarica*, *Equus hemionus*. Увеличилось количество лесных видов: *Martes zibeline*, *Mustela sibirica*, *Lutra lutra*, *Lynx lynx*, *Sus scrofa*, *Capreolus pygargus*.

3.3 Степень преемственности разновозрастных комплексов четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины

Для времени существования муккурского, карагашского и раздолынского комплексов известны единичные находки остатков крупных млекопитающих. Поэтому самостоятельные и синхронные комплексы крупных млекопитающих для конца палеоплейстоцена и эоплейстоцена не выделены. Известные находки не могут дать оценку степени эволюционных изменений в филогенетических линиях крупных млекопитающих для этого временного интервала. Сравнение таксономического состава подпуск-лебяжынской фауны палеоплейстоцена с представителями вяткинской фауны раннего неоплейстоцена показывает их близость на родовом уровне. На протяжении этого временного интервала продолжали существовать рода *Homotherium*, *Elephas (Palaeoloxodon)*, *Equus (Allochippus)*, *Stephanorhinus*, *Elasmotherium*, *Paracamelus* и *Archidiskodon*, филогенетическая замена его родом *Mammuthus* произошла на границе эоплейстоцена и неоплейстоцена. С неоплейстоцена появляются *Panthera*, *C. crocuta praspelaea*, *S. kirchbergensis*, *E. sibiricum*, *Bison schoetensacki*. *Homotherium* и *Praeovibos* продолжали существовать в раннем неоплейстоцене. Значительное обновление фауны на родовом уровне отмечается со среднего неоплейстоцена, в составе прииртышского комплекса появляются *Coelodonta*, *Megaloceros*, *Saiga*, *Bos*, *Camelus* (Шпанский, 2009; Ratajczak et al., 2016; Moskvitina et al., 2017). С тобольскими отложениями связаны последние находки *Cervalces cf. latifrons* (Шпан-

ский, 2005). Хазарский комплекс ЗСР по видовому составу занимает промежуточное положение между прииртышским и мамонтовым комплексами и создает плавный переход от умеренного по ландшафтно-климатическим условиям прииртышского комплекса к аридно-холодному мамонтовому комплексу. Отличием от прииртышского комплекса является исчезновение *Elephas (Palaeoloxodon) ex gr. antiquus*, *C. cf. latifrons*, *Camelus knoblochi* (возраст находок, относимых к позднему неоплейстоцену, требует уточнения). Вероятно, со второй половины среднего неоплейстоцена появляется своеобразная мелкая лошадь – *E. ovodovi*, а также происходит переход от *E. ex gr. mosbachensis-germanicus* к *E. gallicus*. Мамонтовый комплекс является заключительной стадией развития фауны среднего-позднего неоплейстоцена. Максимального распространения и численности достигают стадные копытные родов *Equus*, *Bison*, *Saiga*; широко распространены *Alces alces*, *C. elaphus*, *M. giganteus*, *Rangifer tarandus*. Далеко на юг проникают *Ovibos moschatus*, *Alopex lagopus*. Для ЗСР переход от хазарского к мамонтовому фаунистическому комплексу предполагается на уровне между казанцевским термохроном и ермаковским криохроном, вероятно внутри первой ступени позднего неоплейстоцена. В пользу более длительного существования хазарского комплекса в пределах ЗСР говорят инситу находки остатков *Stephanorhinus kirchbergensis* и *M. trogontherii chosaricus* в слое 6 обнажения у п. Красный Яр (Новосибирская обл.) (Васильев, 2005). Морфометрические характеристики черепов и зубов слонов являются типичными для *M. trogontherii chosaricus* (Шпанский и др., 2015). Это позволяет нам ограничить время существования мамонтового комплекса в ЗСР интервалом от MIS 5d до MIS 2 и синхронизировать время перехода от хазарской фауны к мамонтовой между ЗСР и Европой. Фауна голоцена является обедненным вариантом мамонтовой фауны без значительного количества доминантных видов, составлявших ядро фауны позднего неоплейстоцена.

3.4 Анализ сходства западно-сибирских комплексов с одновозрастными комплексами сопредельных регионов

Сравнительный анализ западно-сибирских фаунистических комплексов проведен преимущественно с восточно-европейскими, так как они имеют высокую степень изученности. Хапрровский комплекс Восточной Европы по видовому составу хорошо сопоставим с ранним подкомплексом подпуск-лебяжьиинского комплекса ЗСР и отвечает биохрону *A. meridionalis gromovi*. Близость состоит в присутствии общих таксонов: *Pachycrocuta* sp., *Homotherium* sp., *A. meridionalis gromovi*, *Paracamelus gigas*, *Equus livenzovenssis*, *Stephanorhinus etruscus* и др. Поздний подкомплекс подпуск-лебяжьиинского комплекса ЗСР по своей продолжительности соответствует только ранней части псекупского комплекса (Vislobokova, 1996). Для раннего эоплейстоцена, в настоящее время, фаунистический комплекс не выделен и полноценный аналог псекупского комплекса для ЗСР отсутствует. Поздний эоплейстоцен в Восточной Европе охарактеризован таманским фаунистическим комплексом. В ЗСР для этого времени выделен раздолынский комплекс мелких млекопитающих (рис. 5).

Находка *Archidiskodon cf. meridionalis* в Якутии позволяет синхронизировать алданский комплекс с псекупским комплексом Восточной Европы и поздним подкомплексом подпуск-лебяжьинского комплекса ЗСР. В Казахстане (без северной части) аналогом является поздняя стадия илийского комплекса, для эоплейстоцена предложен хоргосский комплекс (Кожамкулова, 1981).

Вяткинский комплекс близок к восточно-европейскому тираспольскому комплексу (Vangengeim, Sher, 1970; Алексеева, 1977). Общими, для них являются *M. trogontherii trogontherii*, *Equus mosbachensis*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Bison schoetensacki*, *Cervalces latifrons*. Возрастным аналогом в Якутии является вилюйская фауна (Лазарев, 2008), с общими видами *M. t. trogontherii*, *C. latifrons*, *Soergelia* sp. Указанный П.А. Лазаревым *S. kirchbergensis*, по мнению автора, появился в Якутии не раньше начала среднего неоплейстоцена (Шпанский, Боескоров, 2018). Возрастными аналогами в Южном и Центральном Казахстане является кошкурганский (Кожамкулова, 1981); в Забайкалье – тологуйский комплекс (Вангенгейм и др., 1966).

Для начала среднего неоплейстоцена, в пределах ЗСР, установлен прииртышский комплекс, а для второй половины и казанцевского времени – хазарский комплекс. В Якутии для всего объема среднего неоплейстоцена П.А. Лазаревым (2008) выделен восточносибирский комплекс, очень близкий по видовому составу к прииртышскому. В Восточной Европе аналогом прииртышского является сингильский комплекс (Шпанский, 2009). Для позднего неоплейстоцена для всей северной Евразии распространен мамонтовый комплекс достаточно однородный по видовому составу.

3.5 Положение нижней границы и объем четвертичной системы по данным ископаемых млекопитающих

По биостратиграфическим данным (по млекопитающим) изменение положения неоген-четвертичной границы (2009 г.) выглядит половинчатым, так как не отражает время перехода от гиппарионовой фауны позднего миоцена – раннего плиоцена к собственно четвертичной фауне. Этот переход произошел раньше установленной неоген – четвертичной границы как в Европе, так и в Северной Азии. Причем ранг этой перестройки намного выше, чем на границе пьенца и гелазия, так как изменения произошли на уровне исчезновения «неогеновых» (*Hipparion*, *Mastodontidae*, *Deinotheriidae*, *Machairodontidae* и др.) и появления или широкого распространения «четвертичных» семейств, подсемейств и родов (*Elephantidae*, *Equidae*, *Bovinae* (особенно триба *Bovini*), *Cervinae*, *Paracamelus*, *Ursus* и др.). Первые настоящие олени рода *Cervus* появились в Европе в молдавском комплексе (4,2-3,6 млн. лет), род *Eucladoceros* известен из скорцельского комплекса, тогда же лоси рода *Pseudalces* (Вислобокова, 2008). Первые мамонтоидные слоны *Archidiskodon rumanus* (Lister et al., 2005) и *A. sp.* (Калмыков, Машенко, 2009) появились в Евразии около 2,5-3,5 млн. лет, тогда же отмечены гигантские олени трибы *Megacerini*. Медведи рода *Ursus* появились около 4 млн. лет, а

широкое распространение получили в раннем виллафранке 3,6-2,5 млн. лет (Барышников, 1991). Отмеченные изменения наиболее интенсивно происходили на уровне около 3,5-3,6 млн. лет, что совпадает с границей нижнего и верхнего плиоцена, палеомагнитной инверсией гилберт-гаусс. По мелким млекопитающим современная граница неогена и четвертичного периода совпадает с границей зон *Mimomys pliocaenicus* – *M. polonicus* и находится внутри суперзоны грызунов *Borsodia-Villania* (нижняя граница на уровне 3,6 млн. лет) (Fejfar et al., 1998).

4 Палеоэкологические особенности фаунистических комплексов и отдельных видов ископаемых млекопитающих Западно-Сибирской равнины в четвертичном периоде

Некоторые вопросы палеоэкологии крупных млекопитающих, такие как экологические структуры (ландшафтно-биотические, трофические), взаимоотношение с палеолитическим человеком, палеопатологии и др. являются важными для оценки особенностей условий существования и развития фауны млекопитающих и ее перестройки на границе плейстоцена – голоцена.

4.1 Структуры фаунистических комплексов млекопитающих (ландшафтная приуроченность, трофические связи, количественные соотношения)

4.1.1 Типическая (биоценотическая) структура плейстоценовой фауны, как отражение ландшафтно-климатических условий ее существования. Биоценотическая приуроченность ископаемых видов млекопитающих определяется морфофункциональными особенностями их скелетных остатков и экологическими наблюдениями над наиболее близкими современными родственниками. В составе **подпуск-лебяжьинского, муккурского, карагашского, раздольинского и вяткинского** комплексов на фоне высокой численности видов, приуроченных к открытым ландшафтам, сохраняется значительное количество форм тяготеющих к лесостепным ландшафтам и кустарниковым зарослям. В составе **прииртышского, хазарского и мамонтового** комплексов преобладают виды, тяготеющие к открытым ландшафтам: степям и полупустыням или сухим степям; меньше представлены обитатели полуоткрытых ландшафтов: лесов, чередующихся с открытыми ландшафтами и прибрежных зарослей. Некоторые виды (преимущественно хищные) являлись интразональными. Эта тенденция усиливается для мамонтового комплекса. Такие структурные изменения в развитии плейстоценовой фауны млекопитающих отражают динамику ландшафтно-климатических изменений на территории ЗСР – нарастающее усиление аридизации климата и расширение открытых ландшафтов, начиная со среднего неоплейстоцена.

4.1.2 Трофическая структура и взаимодействия хищников и растительноядных млекопитающих в фаунах среднего и позднего неоплейстоцена ЗСР. Анализ трофических структур плейстоценовых фаун показал наличие представителей широкого спектра пищевых специализаций. Наиболее многочисленными являются консументы первого порядка – растительноядные, включая крупных стадных копытных. Консументы второго порядка представлены хищными –

крупными (потребителями копытных), средними и мелкими формами (потребителями мелких позвоночных) и всеядными (барсук, бурый медведь). Консументом третьего порядка были гиены, выполняя одновременно функции крупного хищника и падальщика. Видовое разнообразие крупных млекопитающих в течение плейстоцена, их биотопические и трофические структуры были достаточно стабильными и близки к структурам современной фауны африканских саванн.

4.1.3 Количественные соотношения остатков отдельных групп млекопитающих в многовидовых местонахождениях среднего-позднего неоплейстоцена ЗСР. Анализ распределения численности остатков по отдельным видам в крупных многовидовых местонахождениях с известным геологическим возрастом позволяет дать оценку структуре фауны крупных млекопитающих ЗСР на протяжении среднего-позднего неоплейстоцена. Во время тобольского термомехрона видовой состав фауны отражает значительную мозаичность ландшафтов – от аридных степей и полупустынь в междуречных пространствах (сайга и верблюды) до широколиственных и смешанных лесов с кустарниковыми зарослями с увлажненными грунтами (эласмотерий, носорог Мерка, благородный олень). В течение всего позднего неоплейстоцена в составе фауны крупных млекопитающих сохранялось большое разнообразие видов открытых пространств: лошади, бизон, мамонт, северный олень, сайгак и др. Из хищных млекопитающих доминантами были: пещерные львы, волки, степные и бурые медведи. Видовой состав отражает широкое распространение перигляциальных ландшафтов в течение всего позднего неоплейстоцена. В разновозрастных местонахождениях сартанского времени увеличивается численность остатков мамонтов на фоне сокращения лошадей и бизонов.

4.2 Морфофункциональные и палеоэкологические реконструкции для некоторых видов как свидетельства адаптаций крупных млекопитающих к условиям среды

В разделе приводятся краткие реконструкции по отдельным аспектам экологических адаптаций для *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Elasmotherium sibiricum*, *Aces alces*, *Megaloceros giganteus*, *Ursus arctos*, *U. savini rossicus*, *Panthera spelaea*, проведенные автором на основе морфофункционального анализа их скелетных систем и палеогеографических условий обитания.

4.3 Некоторые патологии в строении зубов и костей ископаемых млекопитающих и их связь с биотическими и абиотическими факторами среды обитания

Случаи патологических и аномальных изменений зубов и костей посткраниального скелета у млекопитающих четвертичного периода встречаются довольно часто. В разделе рассмотрены случаи патологических изменений, изученные автором на материалах из местонахождений ЗСР. Под патологиями, автор понимает отклонения в морфологическом строении костей, имеющие признаки заболевания; под костями с аномальным строением «кости, на кото-

рых нет признаков заболевания, но вместе с тем эти кости отличаются своим видом от серии нормальных костей» (Яцко, 1962, с. 41).

4.3.1 Анализ некоторых случаев патологий и аномального строения на костях крупных млекопитающих. Приведены примеры наиболее распространенных патологических изменений на костях крупных млекопитающих из местонахождений ЗСР: болезненные разрастания и деформации; остеопороз; срастания костей конечностей; переломы; аномалии строения и стирания зубов; отклонения в биологическом развитии (генетические нарушения).

4.3.2 Распределение патологий по причинам возникновения, видовой принадлежности и геологическому возрасту. На основе изученного материала можно сделать обобщения по причинам возникновения и частоте встречаемости патологических изменений: 1) Причины, характер протекания и проявления патологических изменений на костях четвертичных млекопитающих различен. Они могут иметь болезненное или травматическое происхождение (от биотических и абиотических факторов). Болезненные делятся на отклонения в биологическом развитии (генетические), вирусно-бактериальные (инфекционные) и возрастные; могут вызываться как биотическими причинами, в первую очередь травмами, так и абиотическими причинами – сырость пещер, минеральное обеспечение и т.д. Наиболее часто встречающиеся патологии (на примере местонахождения Красный Яр, Томская обл.) имеют травматическое происхождение (62,5% случаев), возрастные изменения (25%), отклонения в развитии (генетические) (9,4%) и вирусно-инфекционные (3,1%). Соотношение числа костей с аномальным строением к общей их численности по отдельным видам составляет от 0,45% у лошадей, до 0,97% у лосей. Высокая частота патологических изменений, зафиксированная у лосей, может быть связана с их биотической приуроченностью к закрытым ландшафтам, где уровень травматизма мог быть выше из-за наличия различных препятствий. 2) Установленные патологии обнаружены на костях взрослых или старых особей не зависимо от времени их проявления. Это говорит о том, что они не являлись причиной гибели животных. 3) Патологические проявления зафиксированы у разных видов крупных млекопитающих, что говорит об отсутствии избирательности или выборочности. Типология патологических изменений у разных видов, вызванная одинаковыми причинами имеет сходные проявления. 4) Наибольшее количество патологически измененных костей (по разным местонахождениям) принадлежат бизонам, лошадям, мамонтоидным слонам, шерстистым носорогам, лосям. Частота встречаемости костей с патологиями вполне коррелируется с общей частотой встречаемости остатков данного вида. 5) Геологический возраст образцов с патологиями различен. Частота их выявления коррелируется с общей частотой встречаемости образцов данного возраста, максимальное количество приходится на каргинский и сартанский возраст. 6) Ни частота встречаемости, ни разнообразие, ни причины патологических изменений не имеют прямой корреляции с динамикой природных условий в четвертичном периоде и не могут являться причиной вымирания тех или иных таксонов.

4.4 Взаимодействие палеолитического человека с мамонтовой фауной на территории Западно-Сибирской равнины

Находки артефактов на палеолитических памятниках, а иногда и собственно антропологического материала представляют прямые свидетельства сосуществования мамонтовой фауны и палеолитического человека. Остатки палеолитического человека на территории ЗСР известны в местонахождениях: Соловьиная Лука (Алтайский край), Шестаково (Кемеровская обл.) и Байгара (Тюменская обл.). Последняя самая северная и древняя (Kuzmin et al., 2009).

Роль человека в динамике популяций крупных растительноядных в ЗСР была весьма незначительной. Активная охота на крупных и стадных животных в условиях открытых ландшафтов тундростепи была очень трудным и опасным занятием, а вот использование туш погибших животных долго сохраняющихся в условиях многолетней мерзлоты вполне реально. В этом могла состоять своеобразная *стратегия пищевого поиска* палеолитического человека на территории ЗСР. Экологическая ниша палеолитического человека в позднем неоплейстоцене в пределах ЗСР представляется автору в форме активного, широко мигрирующего собирателя («падалщика»). Этот образ жизни был энергетически очень выгодным и наиболее безопасным. Для горных территорий (например, Алтае-Саянской области) экологическая ниша человека была значительно отличной от равнинных территорий и сопоставляется с активным хищником.

4.5 Формирование современной фауны млекопитающих ЗСР

Одной из самых продолжительных и сложных дискуссий в исследовании квартера является обсуждение вопроса о причинах, масштабах и скорости вымирания мамонтовой фауны на границе плейстоцена и голоцена.

4.5.1 Палеоэкологические факторы позднего неоплейстоцена. Анализ экологических факторов, определявших условия существования мамонтовой фауны, позволяет прийти к пониманию причин разрушения ее экологической структуры и вымирания отдельных представителей. Ведущее значение имели геологические, климатические и биологические факторы, формировавшие палеоэкологическую обстановку.

Геологические факторы среды обитания на территории ЗСР включают форму рельефа, тектонические движения, экзогенные процессы (в том числе развитие многолетней мерзлоты), геохимию ландшафтов. Анализ этих факторов показал их второстепенное значение для конца плейстоцена.

Климат включает ряд факторов обеспечивавших существование мамонтовой фауны: температурный режим, влагообеспеченность, ветер, снеговой покров, ландшафты, действующих совокупно и взаимосвязанных.

К **биологическим факторам** можно отнести высокую *биопродуктивность пастбищ* неоплейстоцена. Она обеспечивалась скороспелостью растений, высокой скоростью их роста и быстрой возобновляемостью после стравливания фитофагами. Хорошая *приспособленность млекопитающих* к обита-

нию в условиях криоаридных степей, подтверждается большой численностью сохранившихся ископаемых остатков, которые говорят о высокой плотности популяций в позднем неоплейстоцене.

4.5.2 *Краткий обзор некоторых гипотез вымирания представителей мамонтовой фауны. Климатическая причина вымирания доминантных видов* – многофакторная гипотеза, в основе которой лежит трансформация среды обитания, связанная с глобальными изменениями физико-географических условий, включая температуру, влажность, глубину снегового покрова, направления и силы ветров, смену состава и уменьшение продуктивности растительности, а также изменение ландшафтов. Автор также придерживается климатической гипотезы перестройки фауны крупных млекопитающих (Шпанский, 2003б).

Гипотеза о минеральном голодании мамонтов и, как следствие, деградации популяций и последующего вымирания, высказана Г. Хайнесом (Haynes, 1989). Недостатком гипотезы является ограниченность анализа одним видом, тогда как в конце позднего неоплейстоцена произошло вымирание большого количества крупных млекопитающих.

Гипотеза истощения пищевых ресурсов популяцией мамонтов и их спутниками предполагает недостаточную продуктивность травянистых ценозов, не подтверждаются данными палинологов и крупными размерами животных конца плейстоцена.

Антропогенная причина вымирания предполагает хищнические охоты палеолитического человека на мамонтов, приведшие к «перепромыслу» этого животного.

Гипотеза «последней капли» (Nikolskiy et al., 2011) предполагает первоначальное угнетение и сокращение популяций мамонтов под давлением ландшафтно-климатических преобразований окружающей среды. Окончательное вымирание разрозненных популяций происходит под давлением палеолитического человека.

4.5.3 *Динамика фауны крупных млекопитающих в плейстоцене и ее перестройка на границе плейстоцена – голоцена как отражение общего изменения физико-географических условий в пределах ЗСР.* Несмотря на отмечаемую многими исследователями циклическую динамику природной среды в плейстоцене (температурные инверсии, динамика растительных ассоциаций и пр.), структура фауны млекопитающих была неизменной. Это может объясняться двумя возможными причинами: 1) динамика абиотических факторов природной среды плейстоцена была не столь значительна, а потому и не оказывала должного влияния на экологическую структуру фауны, а интенсивные изменения некоторых факторов среды проявились в конце плейстоцена; 2) доминантные формы в течение плейстоцена сохраняли значительную экологическую пластичность и могли, за счёт значительной толерантности к тем или иным факторам среды, приспосабливаться к периодически меняющимся условиям обитания (Шпанский, 2010).

Вымирания происходили в течение всего плейстоцена, но это было либо эволюционное замещение в филогенетических линиях (например, *Archidiskodon Mammuthus*, *Cervalces-Alces* и др.), либо викарирующее видозамещение в пределах

примерно одних и тех же экологических ниш, таксонами с близкой экологической валентностью. Ни на одном из стратиграфических уровней не зафиксировано изменение экологической структуры фауны, сохраняется ее значительная преемственность и пространственная однородность. Это связано с существованием относительно однородных физико-географических условий на обширных территориях и общей направленностью природных процессов в течение всего плейстоцена и отсутствием резких колебаний параметров основных абиотических факторов.

В отличие от предыдущих, достаточно постепенных изменений в составе фауны крупных млекопитающих, в конце позднего неоплейстоцена произошло некомпенсированное вымирание. Оно выражалось в исчезновении значительного количества доминантных видов и не появлении новых, со сходными адаптивными признаками. Анализ самых молодых радиоуглеродных дат по различным видам млекопитающих показал, что вымирание представителей мамонтовой фауны в пределах ЗСР происходило не одновременно (рис. 6). Вымирание затронуло крупных млекопитающих с высокой степенью адаптации к питанию травянистой растительностью и обитанию в открытых криоаридных пространствах: мамонт, шерстистый носорог, лошади (крупная и мелкая), бизон, гигантский олень, овцебык. У хищных, происходит структурная перестройка, – вымирают крупные виды, тяготевшие к открытым и полузакрытым ландшафтам, – пещерный лев, степной медведь и пещерная гиена. Широко распространяются мелкие хищники семейства куньих (родов *Mustela* и *Martes*), из кошачьих – рысь. Барсук и росомаха сохраняются в тех же пределах и численности, песец ограничивается северной частью ареала. Единый для всей территории тундростепной териокомплекс позднего неоплейстоцена преобразовался в ряд узкозональных голоценовых комплексов – степной, лесостепной, таежный и тундровый (Шпанский, 2010). Перестройка фауны в конце позднего неоплейстоцена произошла из-за быстрых изменений физико-географических условий среды обитания: потепление климата, увеличение количества зимних осадков (толщина снегового покрова до 30-80 см), увеличение продолжительности демисезонных периодов (до 3 месяцев), оттаивание верхней части многолетней мерзлоты и, как следствие, заблачивание обширных территорий и общая перестройка структуры природных зон и ландшафтов, восстановление лесной зоны.

5 Палеозоогеографические особенности распространения четвертичных млекопитающих Западно-Сибирской равнины

5.1 Палеозоогеографическое районирование ЗСР в четвертичном периоде по данным исследования млекопитающих

В схеме палеозоогеографического районирования плейстоцена Евразии территория ЗСР имеет статус провинции, входящей в состав Европейско-Сибирской подобласти. На юге она граничит с Центрально-Азиатской подобластью. На имеющихся материалах по ископаемым млекопитающим достоверное выделение в пределах Западно-Сибирской провинции более дробных биохорий (округа или районы; Янин, 2009) возможно только в среднем-позднем неоплейстоцене. Ав-

тором для анализа пространственного распределения видов млекопитающих и районирования Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции использован термин *широтный район*, являющийся частью провинции, располагающийся в однородных ландшафтно-климатических условиях и характеризующийся на всем своем протяжении общностью видового и экологического состава млекопитающих.

5.2 *Ареалы наиболее часто встречающихся видов крупных млекопитающих неоплейстоцена*

В настоящем разделе проведен краткий палеозоогеографический анализ некоторых видов крупных млекопитающих, которые были распространены на территории ЗСР до позднего неоплейстоцена: *M. trogontherii trogontherii*, *M. t. chosaricus*, *C. latifrons*, *Praeovibos priscus*, *S. kirchbergensis*, *E. sibiricum*. Было установлено, что северная граница их ареалов в пределах ЗСР почти совпадает и находится на уровне 58-60° с.ш. Анализ зоогеографического распространения доминантных видов мамонтовой фауны в пределах Палеарктики был выполнен Р.-Д. Кальке (Kahlke, 1999, 2014), им были построены карты ареалов почти всех крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена Северной Евразии.

5.3 *Пространственная структура фаун в пределах ЗСР*

До позднего неоплейстоцена на территории ЗСР местонахождения крупных млекопитающих не известны севернее 61° с.ш. Севернее этой широты долгое время располагалась широкая полоса сплошных лесов, которые в течение палеоплейстоцена, эоплейстоцена и раннего неоплейстоцена менялись от смешанных лесов к светлохвойной, а затем темнохвойной тайге (Архипов, Волкова, 1994). Лесные массивы ограничивали распространение на север многих видов млекопитающих, привязанных к открытым ландшафтам.

Редкие местонахождения остатков крупных млекопитающих подпухлябьябинской и муккурской фаун не позволяют провести зоогеографический анализ с выделением биохорий провинциального значения. По палеоботаническим и палеотериологическим данным (Волкова, 2008; Вислобокова, 1973а; Зажигин, 2009) можно предполагать, что в пределах ЗСР существовало два района широтного простирания – южный, с преобладанием открытых ландшафтов и северный, с преобладанием лесных и лесо-тундровых ландшафтов.

Для эоплейстоцена «состав фауны из южных местонахождений свидетельствует о развитии степных ландшафтов при несколько большей, чем в центральных, влажности, приведшей к более широкому распространению островных лесов, на что указывает присутствие *Palaeoloxodon* и обилие *Clethrionomus*» (Волкова и др., 2002, с. 108). В местонахождениях нижнего течения Иртыша в составе «скородумовской фауны» совместно с представителями раздольинского комплекса присутствуют лемминги (*Lemmus* и *Dicrostonyx*), что предполагает распространение на севере в позднем эоплейстоцене тундро-степных ландшафтов (Смирнов и др., 1986).

Ограниченное количество местонахождений раннего неоплейстоцена затрудняет анализ пространственного распределения млекопитающих на территории ЗСР. Почти все местонахождения расположены в южной половине равнины. Это связано с развитием широтного лесного пояса севернее 59° с.ш., что ограничивало распространение фауны на север (представленной видами открытых и полузакрытых биотопов) и отражает тафономию, в лесной зоне захоронение остатков животных происходит крайне редко (Шпанский, 2005б). На имеющемся материале по крупным млекопитающим можно предположить существование двух районов. Южный район охватывал северную половину современного Казахстана, на этой территории были развиты полупустыни, аридные степи, пойменные и приозерные кустарниковые и лесные заросли (гиена, верблюд, мелкая лошадь, газель, лесной слон, носорог Мерка и др.). Севернее 54° с.ш. известны единичные находки широколобого лося, овцебыка, бизона, эламотерия, широкопалой лошади, степного слона, крупных кошек.

В фаунах среднего-позднего неоплейстоцена из местонахождений, расположенных севернее 55° широты, отмечено совместное нахождение остатков видов из разных современных ландшафтно-экологических условий (тундр и степей), чьи ареалы в настоящее время разобщены. В «смешанных фаунах» среднего течения рек Обь и Иртыш, составляющих средний (переходный) широтный район Западно-Сибирской зоогеографической провинции, доминируют интерзональные виды и тяготеющие к открытым ландшафтам, тундровые формы крупных млекопитающих занимают подчиненное положение. Такое пространственное распределение видов млекопитающих отражает широкое распространение для большей части территории ЗСР (и других территорий Европейско-Сибирской подобласти) перигляциальных ландшафтов, специфических для среднего-позднего неоплейстоцена.

Пространственное распределение видов для среднего неоплейстоцена показывает более высокое таксономическое разнообразие в южном широтном районе и его значительное сокращение в переходном районе. В позднем неоплейстоцене южная граница ареалов многих видов проходит значительно южнее границ собственно ЗСР (до 48-50° с.ш.), охватывая пределы Казахстана (Кожамкулова, 1977). Вероятно, эти широты можно рассматривать как южную границу распространения мамонтовой фауны для ЗСР и Казахстана. Южнее известны местонахождения сайги, архара, единичные находки бизона, благородного оленя, мамонта. Пространственное распределение находок остатков разных видов позволяет в пределах Западно-Сибирской провинции выделить три широтных района («подзоны» по Э.А. Вангенгейм, 1977; с. 138) – южный, средний (или переходный) и северный. Наибольшее видовое разнообразие достигало в южном и среднем районах. По сравнению со средним неоплейстоценом значительная часть видов южного района проникает значительно севернее (бобр, сайга, гигантский олень, пещерный лев и др.) становясь типичными в среднем и северном районах. Сред-

ний район протягивался примерно от 54° до 58° с.ш. Южнее этого района отсутствовали бореальные виды – *O. moschatus*, *R. tarandus*, *A. lagopus*. Севернее этого района неизвестны или единичны остатки более южных видов – *C. crocuta spelaeae*, *P. spelaeae*, *U. savini rossicus*, *Meles leucurus*, *C. fiber*, *M. giganteus*, *C. elaphus*, *Bos primigenius*, *E. sibiricum*. Этот район можно назвать экотонем, вероятно, в нем наиболее благоприятно сочетались ландшафтно-климатические условия тундростепей с высоким биоразнообразием и биопродуктивностью.

5.4 Миграции млекопитающих и вопросы формирования западно-сибирских комплексов

Миграции млекопитающих представлены двумя типами – краткосрочная миграционная активность (суточная, сезонная) и миграции, приводящие к расселению животных. Некоторые сравнительно-экологические данные по краткосрочным миграциям можно получить для млекопитающих позднего неоплейстоцена, проведя аналогии с современными животными с близкой экологией и для видов продолжающих существовать до настоящего времени. Для более древних млекопитающих эти реконструкции носят гипотетический характер. Восстановление путей миграций, приводящих к расселению животных, можно провести за счет сравнительного анализа видовых составов фаун из разных регионов и био-стратиграфических данных о времени появления того или иного таксона.

Сведения о *краткосрочных* миграциях мамонтов носят косвенный характер. По аналогии с африканскими слонами мамонты, могли совершать кочевки, как вдоль русел рек, так и от речных пойм в междуречья. В конце зимы они уходили в междуречные пространства (просыхали раньше), а осенью, наоборот – в поймы рек, где было больше возможности укрыться от ветра и найти снег (вместо воды). Протяженность сезонных кочевок не превышала 300-400 км, при суточных переходах не более 10-15 км, так как большую часть времени мамонты тратили на питание, да и молочные мамонтята вряд ли способны были преодолевать большие расстояния. Достаточно однородное распространение остатков детенышей первой возрастной группы (от 0 до 6 месяцев) указывает на одновременное рождение детенышей в пределах всего ареала обитания (Шпанский, Печерская, 2007а). Шерстистые носороги, вероятно, жили парами, а в качестве укрытий могли использовать пойменные заросли. Можно предположить, что для них были характерны суточные миграции. Находки остатков молочных детенышей носорогов, как на юге, так и на севере говорят об отсутствии дальних сезонных миграций этих животных (Shpansky, 2014). Ограниченные миграционные способности имели овцебыки, лоси, гигантские и благородные олени. Сходное с носорогом поведение могло быть у медведей (степного и бурого), пещерной гиены, росوماхи. Для этих хищных можно предположить «оседлый» образ жизни и определенную привязанность к биотопам. Часть копытных (сайга, северный олень, лошадь, бизон) отличались большой подвижностью и могли совершать сезонные ми-

грации значительной продолжительности и протяженности, что свойственно современным видам парно- и непарнокопытных и некоторым хищным млекопитающим (например, песцам), населяющим равнинные территории.

Вопросы расселения отдельных групп млекопитающих и формирования западно-сибирских фаун. Западно-Сибирская палеозоогеографическая провинция находится в центре Европейско-Сибирской подобласти, и испытывает влияние со стороны Центрально-Азиатской подобласти, а также со стороны Европы и Восточной Сибири. Формирование фаун крупных млекопитающих конца плиоцена – начала плейстоцена Западной Сибири происходило преимущественно за счет азиатских форм (более 55% родов). Из европейской части Палеарктики сюда внедряются крупные формы лошадей, оленей, хищников. Дискуссионным остается распространение древних слонов рода *Archidiskodon*. От Причерноморской провинции (Титов, 2008) (или Восточно-Европейской, по Вангенгейм и Певзнеру, 1991) фауна Западно-Сибирской зоогеографической провинции в палеоплейстоцене отличается отсутствием жирафа, свиней, мастодонтов, гиппарионов и некоторых других представителей, характерных для Средиземноморской подобласти. В Забайкалье для этого времени Н.П. Калмыков (2003) отмечает присутствие *Hipparion tchicoicum*, *Orchonoceras gromovi* неизвестных в Западной Сибири. Составы ханровского, подпуск-лебяжинского и бурал-обинского комплексов отражают более гумидную, саванноподобную обстановку в Восточном Причерноморье и Забайкалье и более аридную с развитием степных ландшафтов на юге Западной Сибири.

В неоплейстоцене «расширение ареалов центральноазиатских видов к северу и западу делает менее резкими палеозоогеографические различия Европейско-Сибирской и Центрально-Азиатской палеозоогеографических подобластей, а также провинций Европейско-Сибирской подобласти» (Вангенгейм, 1977, с. 136). В формировании фауны неоплейстоцена Западно-Сибирской провинции ведущую роль также играют азиатские формы – *Bison* (подрод *Bison*), *Bos*, *Saiga*, *Camelus*, *Coelodonta*, *Elephas (Palaeoloxodon)*, *Mammuthus* и др. с участием таксонов, мигрировавших из Восточной Сибири (*Ovibos*, *Soergelia*, возможно, *Rangifer*). При этом, сохраняются некоторые различия с территорией Забайкалья, там очень редки остатки мамонтов, гигантского и северного оленей, отсутствуют овцебык, песец, лемминги. Напротив, на этой территории есть ряд отличительных элементов фауны – *Poephagus baikalensis*, *Spirocerus kiakhtensis*, *Procapra gutturosa* и др., очень многочислен шерстистый носорог (Калмыков, 2003).

Средний-поздний неоплейстоцен характеризуется взаимным проникновением ареалов степных (с юга) и тундровых (с севера) форм и формированием «смешанной фауны».

В течение плейстоцена можно отметить возрастание сходства таксономического разнообразия между восточно-европейскими, западно-сибирскими и восточно-сибирскими фаунами млекопитающих. По мнению автора, это связано с выравниванием ландшафтно-климатических условий на этих территориях. В Се-

верной Евразии становится характерным широтное распространение большинства видов млекопитающих.

Заключение

В соответствии с поставленными задачами, были выполнены необходимые исследования, в результате которых сформулированы следующие выводы:

1. Местонахождения крупных млекопитающих на территории ЗСР наиболее часто приурочены к аллювиальным и озерно-аллювиальным отложениям. Это определяет значительную разрозненность остатков и редкую встречаемость скелетов или их фрагментов. Оценка стратиграфического положения основных местонахождений остатков крупных млекопитающих ЗСР выявила их неравномерное распределение по временным интервалам плейстоцена. Наиболее широко представлены местонахождения среднего-позднего неоплейстоцена, известно несколько местонахождений в отложениях палеоплейстоцена в Павлодарском Прииртышье и очень слабо охарактеризованы остатками крупных млекопитающих, отложения эоплейстоцена. Из отложений неоплейстоцена описано несколько новых местонахождений (Григорьевка, Пятирыжск, Сергеево, Кожамжар, Джамбул и др.), в том числе, содержащие скелеты *M. trogontherii trogontherii* (Усть-Тарка, Пятирыжск), *B. priscus* (Красный Яр (Томская обл.), Григорьевка), *M. giganteus* (Джамбул) и *E. sibiricum* (Кирилловка). Для местонахождений Пятирыжск, Чембакчино 3, Григорьевка, Железинка 1 и 2 уточнен геологический возраст, в том числе с применением радиоуглеродного метода (Красный Яр (Томская обл.), Причулымский, Сергеево, Джамбул, Кожамжар и др.). В некоторых разрезах установлено несколько разновозрастных костеносных уровней (Моисеевка 1, 2, Железинка 1, 2).

2. Проведен анализ стратиграфического распространения отдельных таксонов четвертичных крупных млекопитающих в Западной Сибири. Нижняя граница квартера совпадает с появлением на территории Западной Сибири филогенетической линии слонов *Archidiskodon-Mammuthus*. Граница между эоплейстоценом и неоплейстоценом отмечается сменой на родовом уровне в филогенетической линии слонов от *Archidiskodon* к *Mammuthus*, вымиранием рода *Homotherium*, появлением линии кабаллоидных лошадей *E. mosbachensis* – *E. gallicus*, появлением *S. kirchbergensis*, широким расселением *E. sibiricum*. Для границы между ранним и средним неоплейстоценом характерны: смена на родовом уровне у овцебыков *Praeovibos* – *Ovibos*; появление новых родов *Megaloceros*, *Saiga*, *Bos*, *Camelus*, *Ceolodonta*, новых видов *Ursus arctos* и *U. savini*. Впервые на данной территории установлена мелкая кошка – *Felis manul*, особенно важным является ее среднеоплейстоценовый возраст. Граница между средним и поздним неоплейстоценом по биостратиграфическим данным обозначена менее четко. С казанцевского времени появляются достоверные материалы по *Alopex lagopus*, *Vulpes vulpes*, *V. corsac*, *Meles leucurus*, *Gulo gulo*. Уточнено время существования в пределах ЗСР слонов рода *Mammuthus*: *M. trogontherii trogontherii* был распространен в раннем неоплейсто-

цене, *M. t. chosaricus* – со среднего по начало позднего неоплейстоцена, *M. primigenius* – поздний неоплейстоцен.

Для всех фаунистических комплексов крупных млекопитающих уточнен видовой состав. Выявленное видовое разнообразие показывает крайнюю бедность фаун эоплейстоцена и высокое разнообразие для среднего-позднего неоплейстоцена. Это отражает недостаточную степень изученности и слабую обнаженность отложений эоплейстоцена. Для фаунистических комплексов неоплейстоцена прослеживаются достаточно постепенные (с большой долей преемственности) изменения таксономического разнообразия, особенно на родовом уровне, достигая 85-90% сходства. Для первой половины среднего неоплейстоцена предложен прииртышский фаунистический комплекс с типовым местонахождением у п. Григорьевка (Павлодарская обл.). Стратиграфический объем прииртышского комплекса оценивается временем тобольского межледникового (MIS 9-11). Прииртышский комплекс Западной Сибири является биостратиграфическим аналогом сингильского комплекса Восточной Европы. Трансформация хазарского фаунистического комплекса в мамонтовый произошла при переходе от казанцевского термохрона к ермаковскому криохрону в первой половине позднего неоплейстоцена. Основанием для этого послужило присутствие в казанцевских отложениях двух доминантных представителей хазарской фауны – *M. trogontherii chosaricus* и *S. kirchbergensis*. В связи с этим, объем хазарского фаунистического комплекса оценивается от самаровского (MIS 8) до казанцевского (MIS 5e) времени, а мамонтового фаунистического комплекса от ермаковского (MIS 5d) до сартанского (MIS 2) времени. В качестве типового местонахождения мамонтовой фауны для каргинского термохрона ЗСР предложено местонахождение у п. Сергеево (Томская обл.).

3. В течение плейстоцена существовала последовательность фаунистических сообществ, которая отражает различные стадии эволюции единого эколого-фаунистического комплекса млекопитающих, с доминированием компонентов открытых и полуоткрытых ландшафтов. Преобладание таксонов, приуроченных к открытым ландшафтам, прослеживается начиная с прииртышского фаунистического комплекса и усиливается для хазарского и мамонтового комплекса. Палеоэкологические (топическая и трофическая) структуры фауны млекопитающих в квартере для ЗСР оставались постоянными и близкими к структурам фауны современной африканской саванны, с высокой долей таксонов, тяготеющих к открытым ландшафтам. Установлена высокая степень устойчивости и преемственности структур в течение плейстоцена и викарирующее видозамещение в составе фаунистических комплексов.

4. Причиной разрушения палеоэкологической структуры мамонтовой фауны и вымирания доминантных видов на территории ЗСР являются высокая скорость ландшафтно-климатических изменений на границе плейстоцена-голоцена и специализации видов. Основным лимитирующим абиотическим фактором

обитания мамонтовой фауны была толщина снегового покрова, который резко увеличивается в голоцене. Анализ самых молодых прямых радиоуглеродных дат по разным видам млекопитающих из разных местонахождений показывает дифференцированное вымирание в пределах ЗСР. Наиболее раннее исчезновение отмечено для *C. spelaea*, *P. spelaea*, *U. savini rossicus*. Позже и почти одновременно вымирают крупные растительоядные – *B. priscus*, *E. gallicus*, *C. antiquitatis*, *M. primigenius*. Дольше других в пределах рефугиумов задержались – *M. giganteus*, *O. moschatus*. Палеолитический человек являлся составным компонентом экологической структуры мамонтовой фауны на территории ЗСР и не был принципиальным лимитирующим фактором среды.

Изучены разнообразные случаи аномального строения и патологических изменений на костях крупных млекопитающих. Автором установлено, что известные в ископаемом состоянии патологические (аномальные) особенности зубов и костей крупных млекопитающих, чаще всего вызваны травматическими воздействиями биотических и абиотических факторов, т.е. являются посттравматическими изменениями. Выявленные патологии не являются следствием массового воздействия абиотических условий среды позднего неоплейстоцена, а также причиной вымирания отдельных представителей мамонтовой фауны.

5. Для временного интервала от палеоплейстоцена до раннего неоплейстоцена распространение крупных млекопитающих отмечено в пределах южной половины (до 59-61° с.ш.). Это ограничение с севера было обусловлено широтным распространением лесной зоны.

Анализ пространственного распределения неоплейстоценовых фаун в пределах Западно-Сибирской палеозоогеографической провинции показал, что формирование «смешанной фауны» произошло в начале среднего неоплейстоцена. В пространственном распределении фауны крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена, в пределах провинции, выделяются три района широтного простираия: южный, средний (переходный) и северный. Наиболее высокое видовое разнообразие отмечается в южном и переходном районах. В переходном районе совместно обитали виды с арктической и степной биотопической приуроченностью. В течение плейстоцена увеличивается близость видовых составов региональных фаун млекопитающих в пределах Европейско-Сибирской подобласти и уменьшаются их провинциальные отличия.

Список основных работ, опубликованных автором по теме диссертации

Статьи в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук:

1. Машенко Е. Н. Первая находка нижней челюсти эмбриона мамонта (*Proboscidea*, *Mammuthus*) в верхнем плейстоцене Томской области / Е. Н. Машенко, **А. В. Шпанский** // Палеонтологический журнал. – 2002. – № 2. – С. 76–85. – 0,8 / 0,25 а.л.

в переводной версии журнала, входящей в Web of Science:

Mashchenko E. N. The first find of a lower jaw of a mammoth fetus (*Proboscidea, Mammuthus*) in the Upper Pleistocene of the Tomsk Region, Russia / E. N. Mashchenko, **A. V. Shpansky** // *Paleontological Journal*. – 2002. – Vol. 36, № 2. – P. 195–203.

2. Машенко Е. Н. Аномалии строения зубов у шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) / Е. Н. Машенко, **А. В. Шпанский** // *Палеонтологический журнал*. – 2005. – № 1. – С. 96–102. – Таблицы VI–VII. – 0,8 / 0,3 а.л.

в переводной версии журнала, входящей в Web of Science:

Mashchenko E. N. Abnormal Dental Morphology in the Mammoth *Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799 / E. N. Mashchenko, **A. V. Shpansky** // *Paleontological Journal*. – 2005. – Vol. 39, № 1. – P. 93–100.

3. **Shpansky A. V.** Quaternary mammal remains from the Krasniy Yar locality (Tomsk region, Russia) / A. V. Shpansky // *Quaternary International*. – 2006. – Vol. 142. – P. 203–207. – DOI: 10.1016/j.quaint.2005.03.017. – 0,5 а.л. (*Web of Science*).

4. **Шпанский А. В.** Новая находка степного слона *Mammuthus trogonotherii* Pohlrig (Proboscidea, Elephantidae) в Павлодарском Прииртышье, Казахстан / А. В. Шпанский, В. Н. Алиясова, С. В. Титов, Т. Н. Смагулов // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический* – 2008. – Т. 83, вып. 3. – С. 52–62. – 1,1 / 1,0 а.л.

5. **Шпанский А. В.** Гигантские олени *Megaloceros giganteus* (Blum.) (Mammalia, Artiodactyla) неоплейстоцена юго-востока Западно-Сибирской равнины / А. В. Шпанский // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический*. – 2011. – Т. 86, вып. 1. – С. 18–30. – 1,2 а.л.

6. **Шпанский А. В.** Ископаемые медведи (Carnivora, Ursidae) из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область). 1. Краниальные остатки / А. В. Шпанский, А. В. Черноус // *Вестник Томского государственного университета*. – 2012. – № 358. – С. 232–238. – 0,46 / 0,35 а.л.

7. **Шпанский А. В.** Ископаемые медведи (Carnivora, Ursidae) из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область). 2. Посткраниальные остатки и вопросы палеоэкологии / А. В. Шпанский, А. В. Черноус // *Вестник Томского государственного университета*. – 2012. – № 362. – С. 197–202. – 0,7 / 0,5 а.л.

8. **Shpansky A. V.** Records of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Ob' River at Krasny Yar (Tomsk region, southeast of Western Siberia) / A. V. Shpansky, E.M.E. Billia // *Russian Journal of Theriology*. – 2012. – Vol. 11, is. 1. – P. 47–55. – 0,7 / 0,6 а.л. (*Scopus*).

9. **Shpansky A. V.** Juvenile remains of the «woolly rhinoceros» *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach 1799) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Tomsk Priob'e area (southeast Western Siberia) / A. V. Shpansky // *Quaternary International*. – 2014. – Vol. 333. – P. 86–99. – DOI: 10.1016/j.quaint.2014.01.047. – 1,4 а.л. (*Web of Science*).

10. **Шпанский А. В.** Вариации морфологии зубов шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) (Mammalia, Elephantidae) / А. В. Шпанский // *Труды Зоологического института РАН*. – 2014. – Т. 318, № 1. – С. 24–33. – 0,8 а.л.

11. **Шпанский А. В.** Скелет гигантского оленя *Megaloceros giganteus giganteus* (Blumenbach, 1803) (Mammalia, Artiodactyla) из Павлодарского При-

иртышья / А. В. Шпанский // Палеонтологический журнал. – 2014. – № 5. – С. 81–98. – DOI: 10.7868/S0031031X14050109. – 1,48 а.л.

в переводной версии журнала, входящей в Web of Science:

Shpansky A. V. Skeleton of the Giant Deer *Megaloceros giganteus giganteus* (Blumenbach, 1803) (Mammalia, Artiodactyla) from the Irtysh Region near Pavlodar / A. V. Shpansky // Paleontological Journal. – 2014. – Vol. 48, is 5. – P. 534–550. – DOI: 10.1134/S0031030114050104.

12. **Шпанский А. В.** Тронгтериевый слон *Mammuthus trogontherii* (Pohlig) из Омского Прииртышья / А. В. Шпанский, С. К. Васильев, К. О. Печерская // Палеонтологический журнал. – 2015. – № 3. – С. 81–102. – DOI: 10.7868/S0031031X15030101 – 1,3 / 1,0 а.л.

в переводной версии журнала, входящей в Web of Science:

Shpansky A. V. The Steppe Elephant *Mammuthus trogontherii* (Polig) from the Irtysh Region Near Omsk / A. V. Shpansky, S. K. Vasiliev, K. O. Pecherskaya // Paleontological Journal. – 2015. – Vol. 49, № 3. – P. 304–325. – DOI: 10.1134/S0031030115030107.

13. **Шпанский А. В.** Новые местонахождения четвертичных млекопитающих в междуречье рек Белый и Черный Июс, Республика Хакасия / А. В. Шпанский, Д. Г. Маликов // Вестник Томского государственного университета. – 2015. – № 396. – С. 245–257. – DOI: 10.17223/15617793/396/41. – 1 / 0,5 а.л.

Web of Science:

Shpansky A. V. The new sites of mammoth fauna in the chulym river head, the Khakass Republic / A. V. Shpansky, D. G. Malikov // Tomsk State University Journal. – 2015. – № 396. – P. 245–257.

14. **Shpansky A. V.** A traumatic case in the *Mammuthus trogontherii chosaricus* Dubrovo (1966) / A. V. Shpansky, L. S. Sapunova, A. V. Pilyukova // Quaternary International. – 2015. – Vol. 379. – P. 82–88. – DOI: [10.1016/j.quaint.2015.05.018](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.05.018) – 0,91 / 0,6 а.л. (*Web of Science*).

15. **Шпанский А. В.** Четвертичные млекопитающие из местонахождения Кожамжар (Павлодарская область, Казахстан) / А. В. Шпанский, С. А. Ильина, В. Н. Алиясова // Вестник Томского государственного университета. – 2015. – № 399. – С. 254–264. – DOI: 10.17223/15617793/399/41 – 0,9 / 0,7 а.л.

Web of Science:

Shpansky A. V. The quaternary mammals from Kozhamzhar locality (Pavlodar region, Kazakhstan) / A. V. Shpansky, S. A. Ilyina, V. N. Aliyasova // Tomsk State University Journal. – 2015. – № 399. – P. 254–264.

16. **Shpansky A. V.** The Quaternary Mammals from Kozhamzhar Locality (Pavlodar Region, Kazakhstan) / A. V. Shpansky, V. N. Aliyasova, S. A. Ilyina // American Journal of Applied Sciences. – 2016. – Vol. 13, № 2. – P. 189–199. – DOI: 10.3844/ajassp.2016.189.199. – 1,1 / 0,8 а.л. (*Scopus*).

17. Ratajczak U. Quaternary skulls of the saiga antelope from Eastern Europe and Siberia: *Saiga borealis* versus *Saiga tatarica* – One species or two? / U. Ratajczak, **A. V. Shpansky**, D. G. Malikov, K. Stefaniak, A. Nadachowski, P. Wojtal, B. Ridush, T.V. Krakhmalnaya, V. Stepanchuk, P. Mackiewicz // Quaternary International. – 2016. – Vol. 420. – P. 329–347. – DOI: 10.1016/j.quaint.2015.09.040. – 2,2 / 0,3 а.л. (*Web of Science*).

18. **Shpansky A. V.** Records of *Bison priscus* Bojanus (Artiodactyla, Bovidae) skeletons in Western Siberia / A. V. Shpansky, S. V. Svyatko, P. J. Reimer,

S. V. Titov // Russian Journal of Theriology. – 2016. – Т. 15, № 2. – С. 100–120. – DOI: 10.15298/rusjtheriol.15.2.04. – 2,0 / 1,8 а.л.

Web of Science:

Shpansky A. V. Records of *Bison priscus* Bojanus (Artiodactyla, Bovidae) skeletons in Western Siberia / A. V. Shpansky, S. V. Svyatko, P. J. Reimer, S. V. Titov // Russian Journal of Theriology. – 2016. – Vol. 15, № 2. – P. 100–120.

19. Moskvitina N. S. The history and modern condition of the brown bear (*Ursus arctos* L., 1758) of the West Siberian plain / N. S. Moskvitina, O. Yu. Tyutenkov, **A. V. Shpansky**, A. V. Pugachyova, D. V. Kurbatsky // International Journal of Environmental Studies. – 2017. – Vol. 74, № 5. – P. 891–902. – DOI: 10.1080/00207233.2017.1294417 – 0,8 / 0,2 а.л. (*Web of Science*).

20. **Шпанский А. В.** Новые находки остатков эластомериев на юге Западно-Сибирской равнины / А. В. Шпанский, С. А. Ильина, В. Н. Алиясова // Наука и образование. – 2017. – № 4. – С. 60–64. – 0,45 / 0,4 а.л.

21. **Шпанский А. В.** Самая северная находка носорога Мерка *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger) и таксономический статус *Coelodonta jacuticus* Russanov (Mammalia, Rhinocerotidae) / А. В. Шпанский, Г. Г. Боескоров // Палеонтологический журнал. – 2018. – № 4. – С. 92–110. – DOI: 10.1134/S0031031X18040104. – 1,03 / 0,8 а.л.

в переводной версии журнала, входящей в Web of Science:

Shpansky A. V. Northernmost Record of the Merck's Rhinoceros *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger) and Taxonomic Status of *Coelodonta jacuticus* Russanov (Mammalia, Rhinocerotidae) / A. V. Shpansky, G. G. Boeskorov // Paleontological Journal. – 2018. – Vol. 52. – № 4. – P. 445–462. – DOI: 10.1134/S003103011804010X.

Монография:

22. **Шпанский А. В.** Четвертичные млекопитающие Томской области и их значение для оценки среды обитания. – Томск, 2003. – 162 с. – 6,4 а.л.

Статьи в прочих научных журналах:

23. **Шпанский А. В.** Новые находки остатков мамонта в среднем течении р. Чулым (Томская область) / А. В. Шпанский // Вестник Томского государственного университета. – 2003. – Приложение № 3 (II) : Проблемы геологии и географии Сибири : материалы научной конференции, посвящённой 125-летию основания Томского государственного университета и 70-летию образования геолого-географического факультета. Томск, 02–04 апреля 2003 г. – С. 213–215. – 0,35 а.л.

24. Billia E. M. E. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Mammalia, Rhinocerotidae) from Middle Pleistocene levels of the Ob' River at Krasnyj Jar (Tomsk region, Western Siberia) / E. M. E. Billia, **A. V. Shpanskiy** // Deinsea. – 2005. – Vol. 11. – P. 59–65. – 0,28 / 0,2 а.л.

25. Русанов Г. Г. Особенности строения Барнаульской ложбины стока у границы с Казахстаном / Г. Г. Русанов, **А. В. Шпанский** // Известия Бийского отделения Русского географического общества. – 2006. – Вып. 26. – С. 151–154. – 0,29 / 0,05 а.л.

26. **Шпанский А. В.** Новые находки остатков четвертичных млекопитающих в Павлодарском Прииртышье / А. В. Шпанский, Г. Ю. Пересветов, В. Н. Алиясова, С. В. Титов // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. – 2007. – №. 67. – С. 97–99. – 0,3 / 0,25 а.л.

27. **Шпанский А. В.** Таранная кость палеолитического человека из Томского Приобья / А. В. Шпанский, С. Б. Боруцкая, С. В. Васильев // Вестник

антропологии. – 2008. – Вып. 16. – С. 17–24. – 0,55 / 0,3 а.л.

28. Гутак Я. М. Первая находка остатков пещерного льва (*Panthera spelaea* Goldf.) в Горной Шории / Я. М. Гутак, Е. Е. Каучакова, Д. О. Разволяев, **А. В. Шпанский** // Известия Бийского отделения Русского географического общества. – 2012. – Вып. 33. – С. 21–25. – 0,5 / 0,1 а.л.

29. **Шпанский А. В.** Новые находки носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) в Томском Приобье / А. В. Шпанский // Геосферные исследования. – 2016. – № 1. – С. 24–39. – DOI: 10.17223/25421379/1/3. – 0,64 а.л.

30. **Шпанский А. В.** Вопросы палеозоогеографии носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) / А. В. Шпанский // Геосферные исследования. – 2017. – № 3. – С. 73–89. – DOI: 10.17223/25421379/4/9. – 1,58 а.л.

Статьи в сборниках научных трудов:

31. **Шпанский А. В.** Палеоэкология и палеозоогеография мамонтовой фауны на юге Западно-Сибирской равнины / А. В. Шпанский // Фауны Урала и Сибири в плейстоцене и голоцене : сборник научных трудов. – Челябинск, 2005. – Вып. 4. – С. 17–37. – 1,23 а.л.

32. Черноус А. В. Остатки ископаемых медведей из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область) / А. В. Черноус, **А. В. Шпанский** // Труды / Томский государственный университет. Серия геолого-географическая. – Томск, 2011. – Т. 280 : Современные проблемы географии и геологии : материалы всероссийской молодежной научной конференции с международным участием; Первой Международной научно-образовательной школы для молодежи с участием ведущих российских и зарубежных ученых. – С. 253–258. – 1,0 / 0,9 а.л.

33. Девяшин М. М. Некоторые аспекты динамики населения лося (*Alces alces* L.) юго-востока Западной Сибири в плейстоцене и голоцене / М. М. Девяшин, **А. В. Шпанский**, О. В. Немойкина, О. Ю. Тютеньков, Н. С. Москвитина // Труды / Томский государственный университет. Серия биологическая. – Томск, 2013. – Т. 284 : Современные подходы и методы изучения рационального использования и охраны биоразнообразия : материалы молодежной всероссийской школы-семинара с международным участием. – С. 32–40. – 0,8 / 0,1 а.л.

*Статьи в сборниках материалов научных конференций:
международные:*

34. **Шпанский А. В.** Новые находки остатков ископаемого лося *Alces alces* L. (Mammalia, Artiodactyla) в Томском Приобье / А. В. Шпанский // Эволюция жизни на Земле : материалы II Международного симпозиума. Томск, 12–15 ноября 2001 г. – Томск, 2001. – С. 543–546. – 0,35 а.л.

35. Коновалова В. А. Реконструкция условий осадконакопления Сергеевского яра (р. Чулым, Томская область) по палеонтологическим данным / В. А. Коновалова, **А. В. Шпанский** // Эволюция жизни на Земле : материалы III Международного симпозиума. Томск, 01–03 ноября 2005 г. – Томск, 2005. – С. 349–351. – 0,22 / 0,05 а.л.

36. Русанов Г. Г. Новые находки фауны крупных млекопитающих в озерных отложениях Чуйской котловины Алтая / Г. Г. Русанов, **А. В. Шпанский** // Эволюция жизни на Земле : материалы III Международного симпозиума. Томск, 01–03 ноября 2005 г. – Томск, 2005. – С. 376–378. – 0,25 / 0,05 а.л.

37. **Shpanskiy A. V.** Remains of an Elephant *Phanagoroloxodon irtyschensis* sp.

nov. from the Southern Part of the West Siberian Plain / A. V. Shpanskiy // The World of Elephants : Short Papers and Abstracts of the 2nd International Congress. – Hot Springs, South Dakota, 22–25 September, 2005. – Vol. 4. – P. 166–170. – 0,34 а.л.

38. Шпанский А. В. Тафономический анализ местонахождения скелета бизона у п. Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область) / А. В. Шпанский, К. О. Печерская // Позднекайнозойская геологическая история севера аридной зоны. Кайнозойский мониторинг природных событий аридной зоны юга России : материалы международного симпозиума. Ростов-на-Дону, 26–29 сентября 2006 г. – Ростов-на-Дону, 2006. – С. 268–273. – 0,3 / 0,2 а.л.

39. Шпанский А. В. К вопросу о прииртышском фаунистическом комплексе млекопитающих / А. В. Шпанский, К. О. Печерская // Биоразнообразие животного мира Казахстана, проблемы сохранения и использования : материалы международной научной конференции, посвященной 75-летию организации Института зоологии. Алматы, Республика Казахстан, 17–20 октября 2007 г. – Алматы, 2007. – С. 158–161. – 0,23 / 0,15 а.л.

40. Шпанский А. В. Некоторые особенности пропорции и полового диморфизма скелетов ископаемых слонов / А. В. Шпанский, С. К. Васильев, К. О. Печерская // Палеонтологические памятники природы – природное наследие: изучение, перспективы исследований и проблемы сохранения : материалы международной научно-практической конференции. Павлодар, Республика Казахстан, 02–03 октября 2008 г. – Павлодар, 2008. – С. 136–141. – 0,34 / 0,3 а.л.

41. Шпанский А. В. Стирание бивней мамонтов – палеоэкологический подход / А. В. Шпанский, К. О. Печерская // Эволюция жизни на Земле : материалы IV Международного симпозиума. Томск, 10–12 ноября 2010 г. – Томск, 2010. – С. 566–567. – 0,18 / 0,1 а.л.

42. Русанов Г. Г. Распространение и радиоуглеродный возраст мамонтовой фауны в Горном Алтае и его предгорьях / Г. Г. Русанов, А. В. Шпанский, Л. А. Орлова // Эволюция жизни на Земле : материалы IV Международного симпозиума. Томск, 10–12 ноября 2010 г. – Томск, 2010. – С. 645–648. – 0,41 / 0,1 а.л.

43. Шпанский А. В. Динамика фауны четвертичных млекопитающих как отражение общего изменения физико-географических условий в Бореальной области Евразии / А. В. Шпанский // Эволюция жизни на Земле : материалы IV Международного симпозиума. Томск, 10–12 ноября 2010 г. – Томск, 2010. – С. 656–660. – 0,43 а.л.

44. Шпанский А. В. Детеныши шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blum.), некоторые вопросы морфологии и индивидуального развития / А. В. Шпанский // Териофауна России и сопредельных территорий : материалы международного совещания IX Съезд Териологического общества при РАН. Москва, 01–04 февраля 2011 г. – Москва, 2011. – С. 530. – 0,11 а.л.

45. Ratajczak U. Quaternary skulls of the saiga antelope from Eastern Europe and Siberia. *Saiga borealis* versus *Saiga tatarica* – one species or two? / U. Ratajczak, A. V. Shpansky, D. G. Malikov, K. Stefaniak, A. Nadachowski, B. Ridush, P. Wojtal, T. V. Krakhmalnaya, V. Stepanchuk, P. Mackiewicz // 3rd Young Natural History Scientists Meeting : abstract book. Paris, France, February, 02–06, 2016. – Paris, 2016. – P. 32–33. – 0,2 / 0,02 а.л.

46. Pugachyova A. V. The remains of fossil bears (Carnivora, Ursidae) from the south-east of West Siberia / A. V. Pugachyova, A. V. Shpansky // The 22nd International Cave Bear Symposium (ICBS) : proceedings. – Kletno, Poland, September 22–25, 2016. – P. 34. – 0,1 / 0,05 а.л.

47. Semba A. The skeletal remains of Musk-ox *Ovibos moschatus* Zimmerman, 1780 from Poland and Central Europe area against the occurrence in Eurasia / A. Semba, U. Ratajczak, K. Pawłowska, A. Nadachowski, P. Wojtal, **A. V. Shpansky**, D. G. Malikov, T. Krakhmalnaya, K. Stefaniak // XXIII Konferencja Naukowa Sekcji Paleontologicznej Polskiego Towarzystwa Geologicznego : abstrakty. Poznań, Poland, September 21–23, 2016. – Poznan, 2016. – P. 97–98. – 0,18 / 0,02 а.л.

48. Ratajczak U. Quaternary post-cranial remains of *Saiga* sp. from Eurasia / U. Ratajczak, **A. Shpansky**, D. Malikov, K. Stefaniak, A. Nadachowski, B. Ridush, P. Mackiewicz // Quaternary stratigraphy and hominids around Europe: Tautavel (Eastern Pyrenees) : proceedings of the International conference INQUA-SEQS 2017. Tautavel, France, September 10–15, 2017. – Tautavel – Ufa, 2017. – P. 31. – 0,1 / 0,01 а.л.

49. Kotowski A. *Stephanorhinus kirchbergensis* from Gorzów Wielkopolski (Poland) – preliminary data and perspectives / A. Kotowski, J. Badura, R. Borówka, R. Stachowicz-Rybka, A. Hrynowiecka, J. Tomkowiak, B. Bieniek, B. Przybylski, D. Ciszek, U. Ratajczak, **A. V. Shpansky**, K. Urbański, K. Stefaniak // Quaternary stratigraphy and hominids around Europe: Tautavel (Eastern Pyrenees) : proceedings of the International conference INQUA-SEQS 2017. Tautavel, France, September 10–15, 2017. – Tautavel–Ufa, 2017. – P. 32. – 0,1 / 0,01 а.л.

50. Kotowski A. Historical analysis and comparison between bones of *Stephanorhinus kirchbergensis* from Gorzów Wielkopolski (Poland), woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis*, indian rhinoceros *Rhinoceros unicornis*, black *Rhinoceros diceros bicornis* and white rhinoceros *Ceratotherium simum* – preliminary data and perspectives / A. Kotowski, D. Nowakowski, P. Kuropka, K. Kolaczyk, J. Badura, R. Borówka, R. Stachowicz-Rybka, U. Ratajczak, **A. V. Shpansky**, K. Urbański, K. Stefaniak // Quaternary stratigraphy and hominids around Europe: Tautavel (Eastern Pyrenees) : proceedings of the International conference INQUA-SEQS 2017. Tautavel, France, September 10–15, 2017. – Tautavel–Ufa, 2017. – P. 58. – 0,1 / 0,01 а.л.

всероссийские:

51. **Шпанский А. В.** Находка остатков шерстистого носорога *Coelodonta aff. antiquitatis* (Blumenbach), 1799 (Perissodactyla, Rhinocerotidae) в отложениях среднего неоплейстоцена Томской области / А. В. Шпанский // Третье Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода: сборник материалов. Смоленск, 02–08 сентября 2002 г. – Смоленск, 2002. – Т. 2. – С. 165–167. – 0,2 а.л.

52. **Шпанский А. В.** Крупные млекопитающие среднего неоплейстоцена Томского Приобья / А. В. Шпанский // Современная палеонтология: классические и новейшие методы: материалы I Всероссийской школы – 2004. Москва, 22 октября 2004 г. – Москва, 2005. – С. 167–180. – 1,0 а.л.

53. **Шпанский А. В.** Остатки детеньшей шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) (Mammalia, Rhinocerotidae) из Томского Приобья (Западная Сибирь) / А. В. Шпанский, Э. Библия // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2006 : материалы II Всероссийской школы – 2005. Москва, 03–05 октября 2005 г. – Москва, 2006. – С. 103–108. – Таблица VIII. – 0,46 / 0,4 а.л.

54. **Шпанский А. В.** Возрастная структура мамонтов, *Mammuthus primigenius* (Blum.), из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область) / А. В. Шпанский, К. О. Печерская // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2007 : материалы III Всероссийской школы – 2006. Москва, 03–05 октября 2006 г. – Москва, 2007. – С. 81–100. – Таблицы IX–XIII. – 1,56 / 1,3 а.л.

55. **Шпанский А. В.** Плейстоценовые крупные млекопитающие из местонахождения Сергеево на р. Чулым (Томская область) / А. В. Шпанский,

К. О. Печерская // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2009 : материалы IV–V Всероссийских школ – 2007, 2008. Москва, 15 октября 2007 г., 08 октября 2008 г. – Москва, 2009. – С. 103–115. – Таблица V. – 0,92 / 0,8 а.л.

56. **Шпанский А. В.** Стратиграфическое положение прииртышского фаунистического комплекса / А. В. Шпанский // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований : материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Новосибирск, 19–23 октября 2009 г. – Новосибирск, 2009. – С. 640–643. – 0,36 а.л.

57. **Шпанский А. В.** Систематическое положение *Phanagoroloxodon irtyshensis* Shpansky в подсемействе Elephantinae Gray, его палеоэкология и палеобиогеография / А. В. Шпанский, К. О. Печерская // Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований : материалы VI Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Новосибирск, 19–23 октября 2009 г. – Новосибирск, 2009. – С. 643–646. – 0,33 / 0,3 а.л.

58. Маликов Д. Г. Предварительные данные по местонахождениям мамонтовой фауны в истоках реки Чулым, Республика Хакасия / Д. Г. Маликов, **А. В. Шпанский** // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований : сборник статей VIII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Ростов-на-Дону, 10–15 июня 2013 г. – Ростов-на-Дону, 2013. – С. 418–420. – 0,2 / 0,1 а.л.

59. **Шпанский А. В.** Стратиграфическое распространение крупных четвертичных млекопитающих на территории Западной Сибири / А. В. Шпанский // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований : сборник статей VIII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Ростов-на-Дону, 10–15 июня 2013 г. – Ростов-на-Дону, 2013. – С. 707–709. – 0,28 а.л.

60. **Шпанский А. В.** Вопросы палеозоогеографии носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) / А. В. Шпанский // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований : материалы IX Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Иркутск, 15–20 сентября 2015 г. – Иркутск, 2015. – С. 513–515. – 0,33 а.л.

61. **Шпанский А. В.** Случаи патологических разрастаний на метаподиальных костях парнокопытных, возможные причины образования / А. В. Шпанский, А. В. Пугачева // Фундаментальные проблемы квартера, итоги изучения и основные направления дальнейших исследований : материалы IX Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Иркутск, 15–20 сентября 2015 г. – Иркутск, 2015. – С. 516–517. – 0,27 / 0,2 а.л.

62. Ильина С. А. Обзор биостратиграфического положения местонахождений четвертичных млекопитающих Павлодарского Прииртышья / С. А. Ильина, **А. В. Шпанский** // 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований : материалы LXII сессии Палеонтологического общества при РАН. Санкт-Петербург, 04–08 апреля 2016 г. – Санкт-Петербург, 2016. – С. 242–244. – 0,12 / 0,1 а.л.

63. **Шпанский А. В.** Некоторые вопросы биостратиграфии плейстоцена Западно-Сибирской равнины по крупным млекопитающим / А. В. Шпанский, С. А. Ильина, А. В. Пугачёва // 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований : материалы LXII сессии Палеонтологического общества при РАН. Санкт-Петербург, 04–08

апреля 2016 г. – Санкт-Петербург, 2016. – С. 282–284. – 0,23 / 0,2 а.л.

региональные:

64. **Шпанский А. В.** Остатки млекопитающих из местонахождения у п. Красный Яр (Томская область) / А. В. Шпанский // Региональная конференция геологов Сибири, Дальнего Востока и северо-востока России : сборник трудов конференции. – Томск, 18–23 сентября 2000 г. – Томск, 2000. – Т. 2. – С. 402–404. – 0,25 а.л.

65. **Шпанский А. В.** Крупные млекопитающие неоплейстоцена Томского Приобья, их значение для стратиграфии, палеозоогеографии и палеоэкологии / А. В. Шпанский // Проблемы и перспективы развития минерально-сырьевого комплекса и производительных сил Томской области : материалы научно-практической конференции. Новосибирск, 25–26 ноября 2004 г. – Новосибирск, 2004. – С. 177–179. – 0,2 а.л.

66. Русанов Г. Г. Субатлантический период позднего голоцена в бассейне Верхней Чуи по фауне млекопитающих и радиоуглеродным датировкам / Г. Г. Русанов, **А. В. Шпанский** // Геологические и экологические проблемы эксплуатации минерально-сырьевых ресурсов Алтайского региона: материалы региональной научно-практической конференции, посвящённой памяти Г. Г. фон Петца. Барнаул, 15–19 сентября 2008 г. – Барнаул, 2008. – С. 228–238. – 1,0 / 0,1 а.л.

67. Русанов Г. Г. Озерные отложения и их возраст в долинах Предалтайской равнины и предгорий Северо-Западного Алтая / Г. Г. Русанов, **А. В. Шпанский**, Л. А. Орлова // Современные проблемы географии и геологии : материалы III Международной научно-практической конференции с элементами школы-семинара для студентов, аспирантов и молодых учёных. Томск, 11–12 ноября 2014 г. – Томск, 2014. – С. 641–646. – 0,55 / 0,1 а.л.

68. Ильина С. А. Местонахождения млекопитающих прииртышского фаунистического комплекса в Павлодарской области / С. А. Ильина, **А. В. Шпанский** // Современные проблемы географии и геологии : материалы III Международной научно-практической конференции с элементами школы-семинара для студентов, аспирантов и молодых ученых. Томск, 11–12 ноября 2014 г. – Томск, 2014. – С. 669–673. – 0,18 / 0,1 а.л.

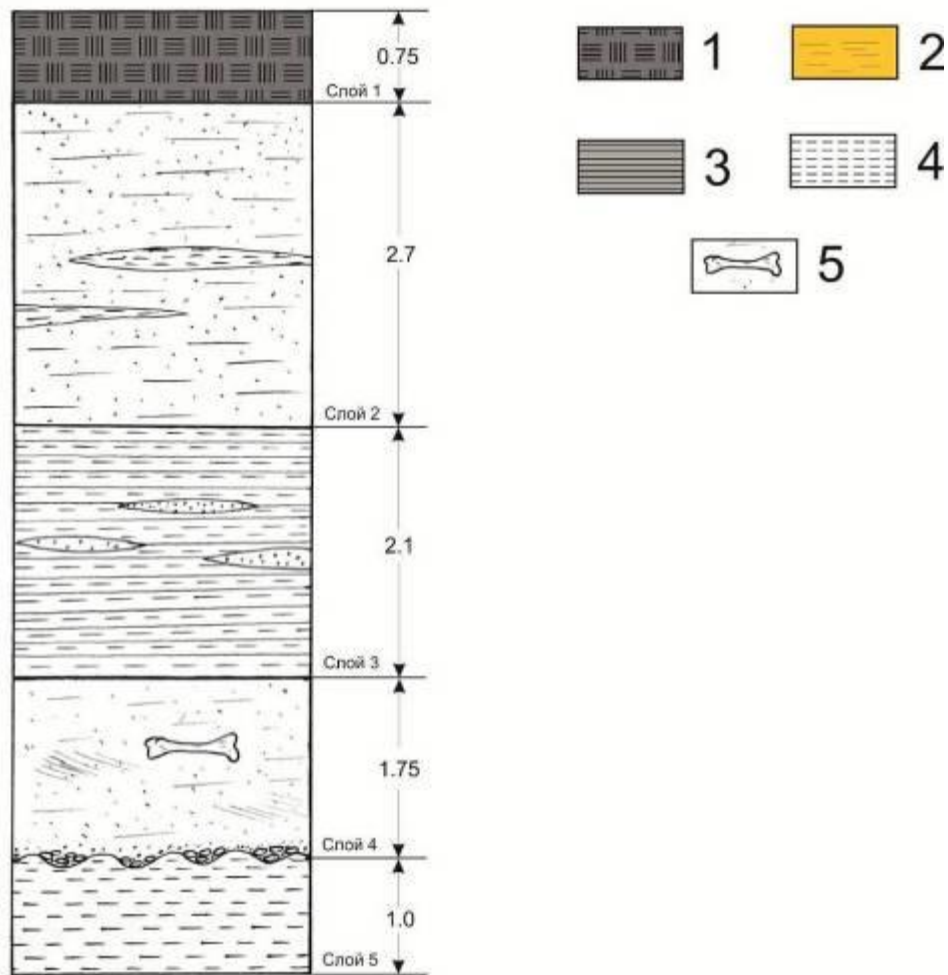


Рис. 1. Схема геологического строения четвертичных отложений у п. Григорьевка (Павлодарская обл., Республика Казахстан): 1 – почва; 2 – пески второго и четвертого слоев; 3 – горизонтально-слоистые суглинки; 4 – вязкие сизые глины; 5 – залегание остатков млекопитающих (Шпанский и др., 2007)

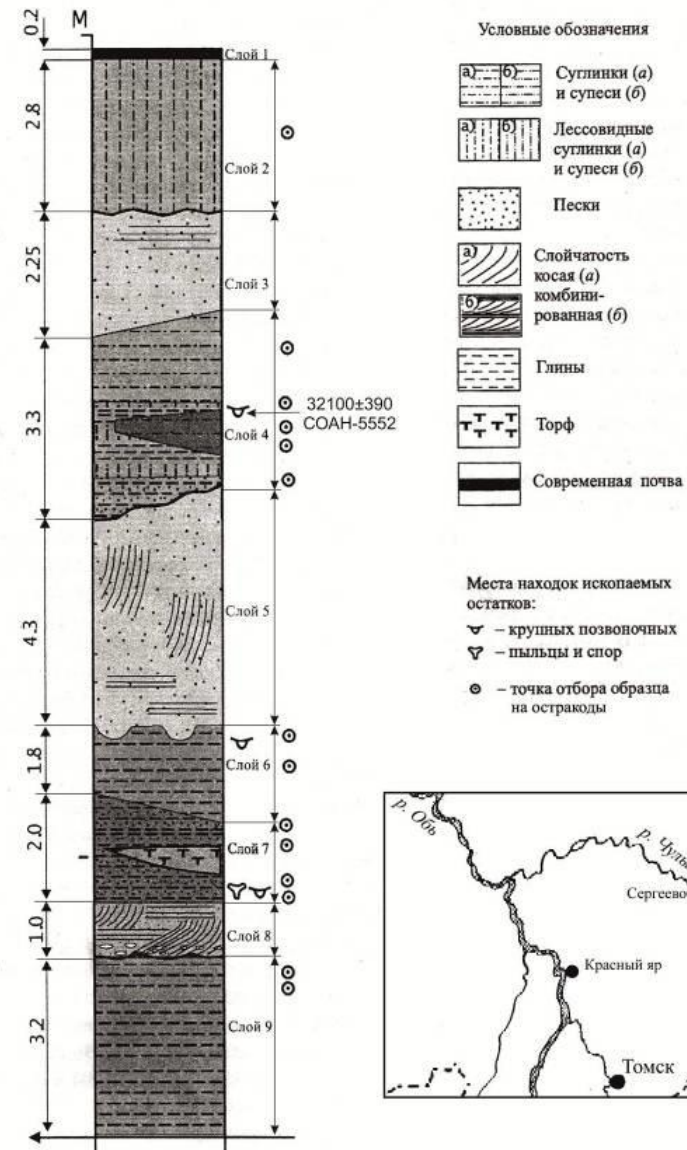


Рис. 2. Схема расположения местонахождения и разреза III надпойменной террасы р. Чулым у п. Сергеево (Шпанский, Печерская, 2009)

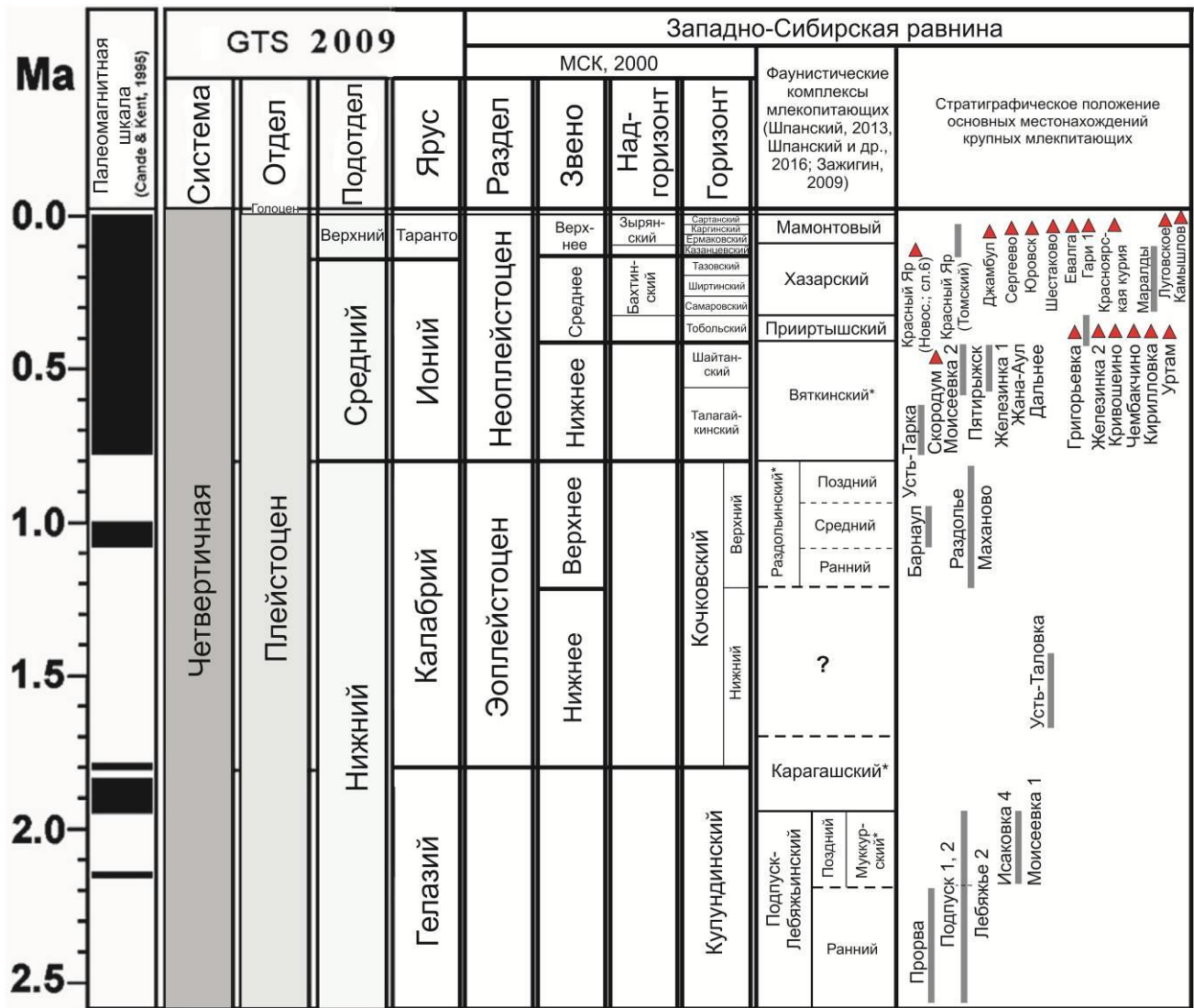
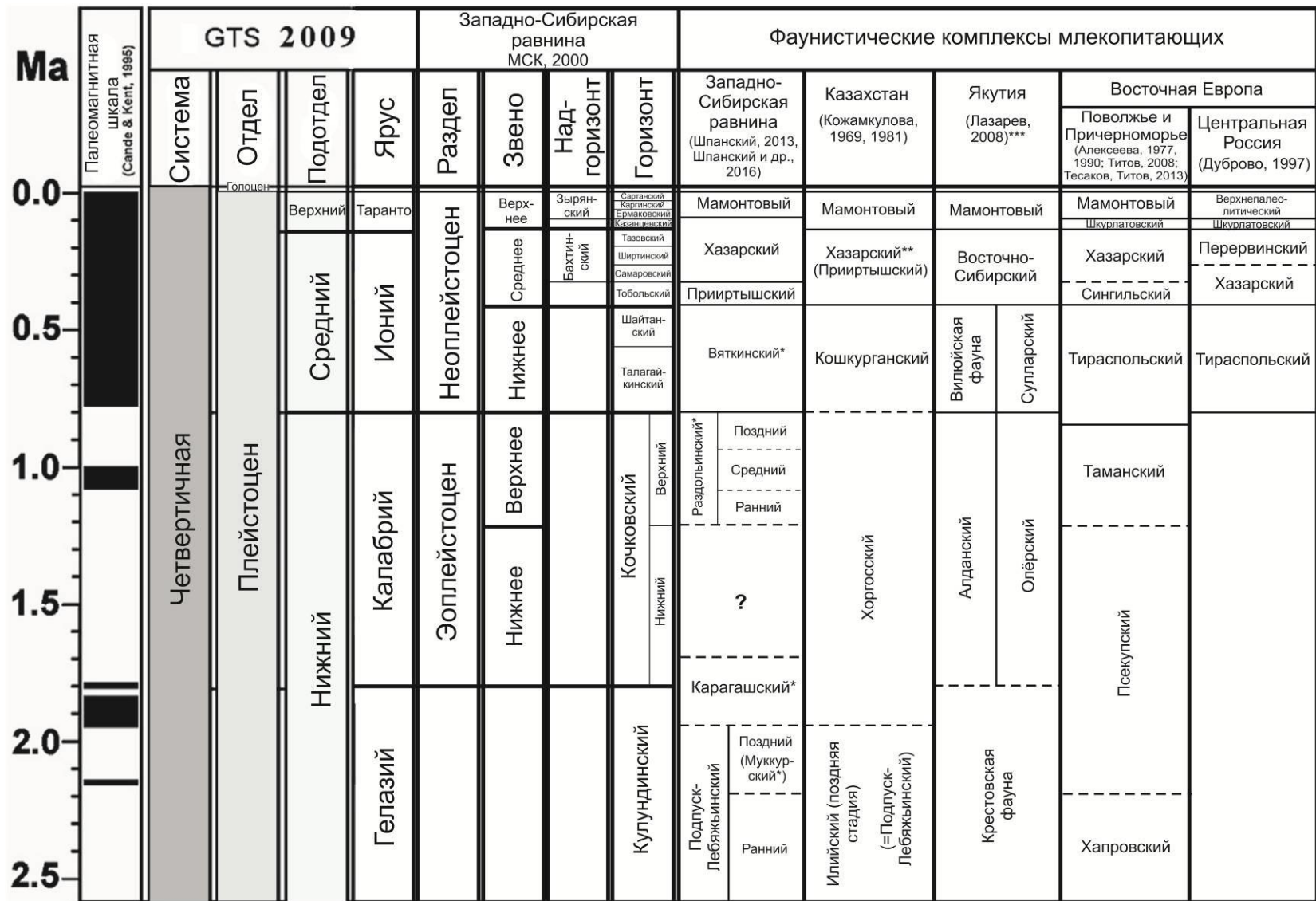


Рис. 3. Стратиграфическое положение основных местонахождений плейстоценовых крупных млекопитающих Западно-Сибирской равнины



*Комплексы выделены преимущественно по мелким млекопитающим

**В 1969 году Б.С. Кожамкулова устанавливает для среднего неоплейстоцена прииртышский комплекс, но в 1981 году для территории Казахстана она обозначает для этого времени хазарский комплекс, а прииртышский комплекс считает Западно-Сибирским

***Комплексы для эоплейстоцена и раннего неоплейстоцена указаны для двух зоогеографических провинций (подробнее в тексте)

Рис. 5. Схема корреляции фаунистических комплексов крупных млекопитающих четвертичного периода

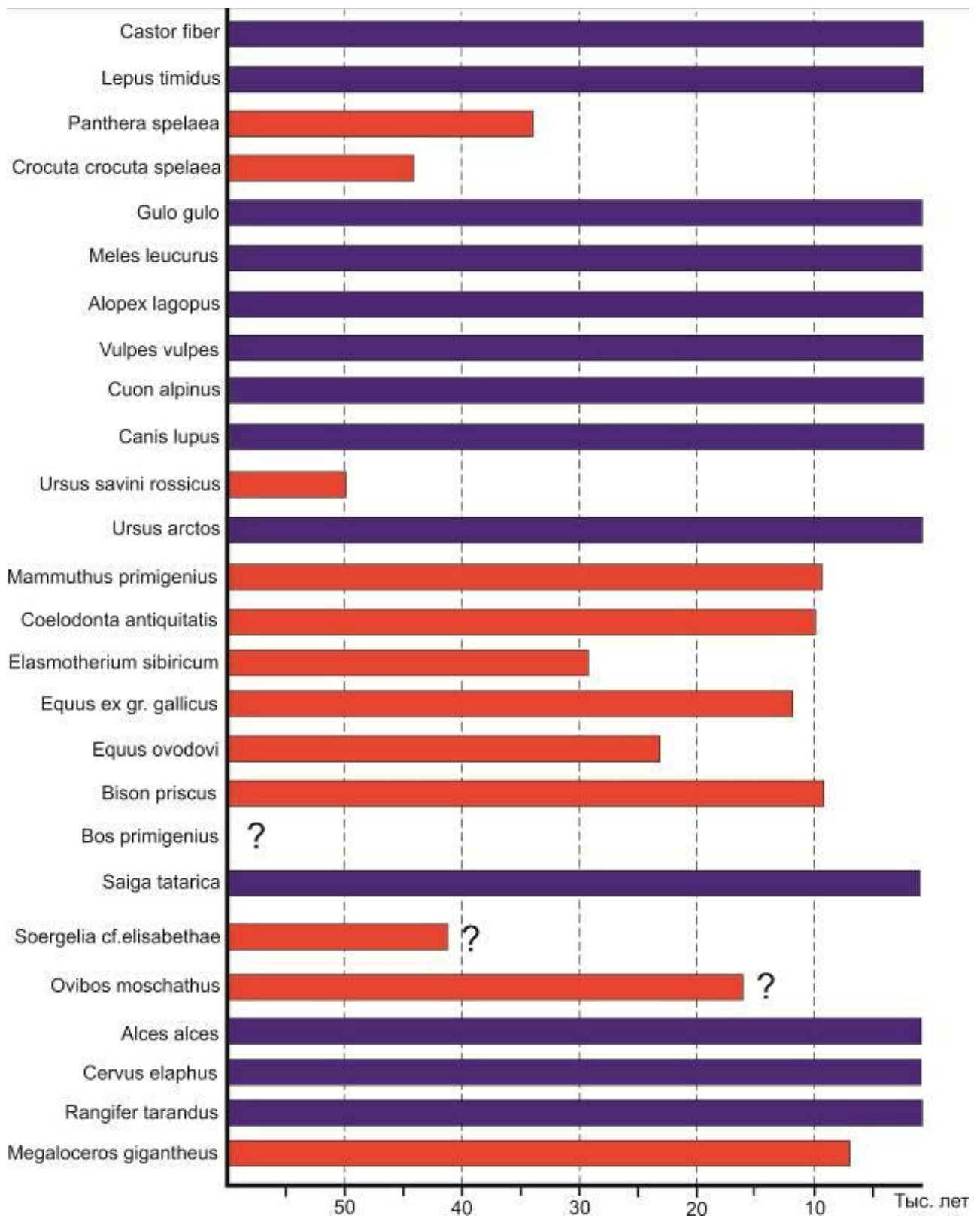


Рис. 6. Время вымирания крупных млекопитающих мамонтовой фауны на территории Западно-Сибирской равнины по радиоуглеродным данным

Подписано в печать 25.01.2019
Тираж 100 экз., Заказ 00251019.
Тираж отпечатан в типографии ООО «НИП»
634029, г. Томск, ул. Советская, 47
Тел. (3822) 53-14-70, 52-83-10