

УДК 569.722+57.072+574.2+574.9

К ВОПРОСУ О ВРЕМЕНИ И СРЕДЕ ОБИТАНИЯ *STEPHANORHINUS KIRCHBERGENSIS* JÄGER 1839 (MAMMALIA, RHINOCERATIDAE) НА АЛТАЕ И СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2021 г. И. В. Кириллова^{a, *}, А. О. Вершинина^{b, **}, Э. П. Зазовская^{a, ***},
О. Г. Занина^{c, ****}, С. Катлер^{b, d, *****}, П. А. Косинцев^{e, *****}, Е. Г. Лаптева^{e, *****},
О. Ф. Чернова^{f, *****}, Б. Шапиро^{b, d, *****}

^aИнститут географии РАН, Старомонетный переулок, 29,
Москва, 119017 Россия

^bФакультет Экологии и Эволюционной Биологии, Университет Калифорнии Санта Круз,
Калифорния, 95064 США

^cИнститут физико-химических и биологических проблем РАН,
Институтская ул., 2, Пушкино, Московская область, 142290 Россия

^dМедицинский Институт Ховарда Хью, Университет Калифорнии Санта Круз,
Калифорния, 95064 США

^eИнститут экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

^fИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

*e-mail: ikirillova@yandex.ru

**e-mail: avershin@ucsc.edu

***e-mail: zaszovsk@gmail.com

****e-mail: oksanochka_zet@mail.ru

*****e-mail: scutler@ucsc.edu

*****e-mail: kpa@ipae.uran.ru

*****e-mail: lapteva@ipae.uran.ru

*****e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

*****e-mail: bashapir@ucsc.edu

Поступила в редакцию 20.02.2020 г.

После доработки 18.03.2020 г.

Принята к публикации 20.09.2020 г.

Остатки хорошо изученного в Западной Европе вымершего носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839)) на территории России редки. Однако, благодаря работам ряда исследователей, география находок и реконструированный ареал вида значительно расширены. Временем оптимального существования носорога Мерка в Якутии сейчас признается средний плейстоцен; наиболее поздние находки, датируемые началом позднего плейстоцена, известны с юго-востока Западной Сибири. Мы приводим новые данные. Две впервые сделанные радиоуглеродные датировки по корню зуба и костной ткани ранее не изученной нижней челюсти носорога Мерка с Алтая (AltR) совпадают на значении около 40 тыс. лет, что соответствует каргинскому времени (МИС 3), и являются самыми молодыми для вида на территории России. Спорово-пыльцевой спектр из грунта, заполнявшего канал кости, характеризует растительные сообщества открытых ландшафтов с лесными участками на плакоре или в пойме и отражает либо локальные особенности среды, либо сообщества холдного этапа внутри каргинского интерстадиала. Время жизни носорога Мерка с реки Чондон (ChR), череп которого найден на крайнем северо-востоке Якутии, предыдущие исследователи определяли в двух предполагаемых неперекрывающихся диапазонах: 45–70 тыс. лет и начало среднего плейстоцена. По нашему мнению, он мог обитать во время последнего – казанцевского – межледниковья (МИС 5e) и позже. Обе находки, AltR и ChR, расширяют временной диапазон существования вида. Генетический анализ подтверждает идентификацию AltR по морфологии. Филогения ныне существующих и вымерших носорогов определяет носорога Мерка сестринским видом шерстистому носорогу.

Ключевые слова: носорог Мерка, возраст, среда, Алтай, северо-восток России, древняя ДНК

DOI: 10.31857/S0044513421050068

Носорог Мерка (“тандемный” носорог *Dicerorhinus merckii*, в современной систематике *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839)) – вымерший представитель одного из трех родов крупных плейстоценовых носорогов (*Coelodonta*, *Elasmotherium*, *Stephanorhinus*), остатки которого редки на территории современной России. В Западной Европе приуроченность их к межледниковым отложениям определила его как межледникового, или “лесного”, носорога (Алексеева, 1977; Burkanova et al., 2020). Длительное время специальные публикации по этому виду опирались преимущественно на западноевропейские материалы. Несмотря на довольно большое количество находок почти полный скелет впервые был обнаружен только в 2016 г. на территории Польши (Kotowski et al., 2017).

Первая находка в России известна с территории Иркутской области (Черский, 1874). Позже остатки описаны из местонахождений Русской равнины в составе хазарского фаунистического комплекса (Громова, 1932; Беляева, 1939). С начала 21 века интерес к носорогу Мерка возобновился. Опубликована серия статей, включающих ревизию и описание новых находок на территории России (Billia, 2007, 2008, 2008a, 2010, 2014; Shpansky, Billia, 2012; Шпанский, 2016).

Реконструированный ареал этого носорога, прежде охватывавший большую часть Европы и значительную часть Азии, за исключением ее южной и северной территорий (Billia, Zervanova, 2015), значительно расширен к северу в связи с находкой на реке Чондон, северная Якутия (Kirillova et al., 2016), в Приморье (Kosintsev et al., 2020) и ревизией более ранних находок (Шпанский, Боесков, 2018). Самое позднее время его существования на территории России определено для Якутии средним плейстоценом (Шпанский, 2017), а для юго-востока Западной Сибири – началом позднего плейстоцена МИС 5 (Шпанский, 2017; Шпанский, Боесков, 2018).

На территории России находки носорога Мерка *in situ* единичны; соотнесение подъемных образцов с геологическими слоями при запредельном $14C$ возрасте, как в случае чондонского носорога, затруднительно.

На юге Сибири остатки носорога Мерка происходят с р. Чумыш, Алтайский край (Васильев и др., 2014, 2015; Шпанский, 2016) из позднеплейстоценовых отложений, широко представленных на этой территории.

Цель данной работы – уточнить пространственно-временные границы и условия существования этого экзотического носорога по двум находкам из удаленных друг от друга регионов России: р. Чумыш на Алтае и р. Чондон на Северо-Востоке России (рис. 1).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

1) Череп взрослой особи носорога Мерка с р. Чондон в северной Якутии, образец F–4160, далее – чондонский носорог (ChR), описан ранее (Kirillova et al., 2016, 2017).

2) Нижняя челюсть взрослой особи носорога Мерка (рис. 2), образец F–887, далее – алтайский носорог (AltR). Найдена в 2005 г. на бечевнике р. Чумыш около села Победа Целинного р-на Алтайского края. Сохранность хорошая; отсутствуют резцовая часть и диастема; заметна окатанность. Внутренний канал кости содержал грунт (желтый среднезернистый песок с пылеватой составляющей), из которого выделены споры и пыльца.

Оба образца хранятся в Национальном альянсе Шидловского “Ледниковый период”.

Морфометрия. Промеры нижней челюсти и зубов сделаны в соответствии с общепринятыми методиками (van der Made, 2010; von den Driesch, 1976) электронным штангенциркулем с точностью до 1 мм. Обозначения щечных зубов (премоляры и моляры): Р и М – верхние, р и m – нижние.

Микроповреждения эмали. Исследование проведено при помощи оборудования Центра коллективного пользования (ЦКП) “Инструментальные методы в экологии” при ИЭЭ РАН. При изучении зубов AltR использованы макро- и микроскопические морфологические методы. Изображения получены с различным увеличением с помощью цифровой камеры Sony Alpha 5000 (“Sony Corporation”, Япония) и цифрового микроскопа Keyence Digital Microscope VHX-1000 (“Keyence Corporation”, Япония). Они отредактированы с помощью компьютерной программы “Adobe Photoshop Elements 11” (Adobe Systems, Inc., США). Измерения ширины эмали и микро-рельефных изображений проведены с помощью программы “TESCAN ATLAS” (TESCAN, Czech Republic). Промеры некоторых элементов эмали обработаны методами вариационной статистики.

Спорово-пыльцевой анализ. Лабораторная обработка грунта из канала нижнечелюстной кости выполнена в Лаборатории континентальных экосистем мезозоя и кайнозоя Томского государственного университета (Томск) методом разделения органической и неорганической фракций тяжелой жидкостью на основе солевых растворов KJ и CdJ₂ (Гричук, 1940) в модификации с дополнительной ультразвуковой обработкой. Аналитическое изучение палиноостатков проведено в Институте экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург). Пыльца и споры определены во временных глицериновых препаратах с помощью микроскопа Olympus BX51 с увеличением 400×, с использованием эталонной коллекции современных пыльцы и спор Института экологии растений и животных УрО РАН и атласа-определителя

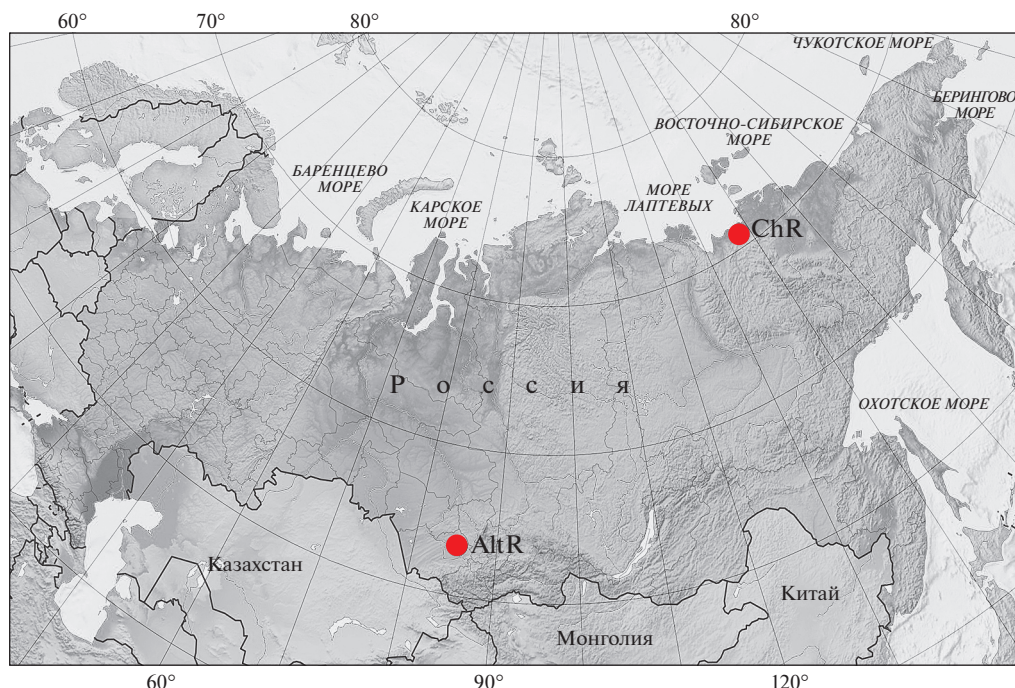


Рис. 1. Места находок изученных остатков носорога Мерка: AltR — алтайский носорог, образец F–887; ChR — чондонский носорог, образец F–4160.

теля (Beug, 2004). Подсчет проведен до 500 пыльцевых зерен наземных растений, при параллельной регистрации спор высших споровых растений и непыльцевых палиноморф. Сумма пыльцы деревьев, кустарников и трав принята за 100%.

Выделение и анализ древней ДНК. Мы приготовили одноцепочечную ДНК библиотеку из ДНК экстракта по модифицированному протоколу (Troll et al., 2019). Количественная ПЦР в растворе 1× Maxima SYBR Green показала, что оптимальное число ПЦР циклов для амплификации — 12. Мы амплифицировали ДНК библиотеку в растворе 1X Amplitaq Gold полимеразы согласно этому числу циклов. После амплификации мы очистили ДНК библиотеку на магнитных частицах Sera-Mag Magnetic SpeedBeads в растворе полиэтиленгликоля (18% PEG 8000).

Мы обогатили ДНК библиотеку митохондриальными ДНК-фрагментами с помощью набора биотинилированных РНК-проб, специально созданного для захвата митохондриальных геномов млекопитающих (подробнее в Kirillova et al., 2017, Supplementary Table 1). Следуя версии протокола 4.01 от производителя Arbor Biosciences (Ann Arbor, MI), мы гибридизовали библиотеку с РНК пробами в течение 36 ч при 65°C. Затем мы амплифицировали ее с помощью 2X КАРА HiFi полимеразного микса и секвенировали в Университете Калифорнии Санта-Круз на Illumina MiSeq (парными прочтениями, по 75 нуклеотидов каждый). С помощью парных коротких прочтений

(ридов) мы собрали целый митогеном по протоколу Вершининой с соавторами (Vershina et al., 2019). Мы использовали *Stephanorhinus cf. kirchbergensis* в качестве референса (ГенБанк: KX646743.1, табл. 1) для сборки митогенома.

Радиоуглеродное датирование AltR проведено дважды, по корню зуба (дентин) и ткани нижней челюстной кости, в ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” Института географии РАН (лабораторный индекс IGAN_{AMS}), с использованием ускорительной масс-спектрометрии (AMS). Выделение коллагена для AMS-датирования соответствовало стандартному протоколу (Brown et al., 1988), который был дополнен ультрафильтрацией (Bronk Ramsey et al., 2004). Графитизация образцов выполнена с использованием системы AGE3, совмещенной с элементным анализатором vario ISO-TOPE select (Elementar, Великобритания) и precision IRMS (Isoprime, Великобритания) (Nemes et al., 2010; Wacker et al., 2010). Определение изотопного состава и графитизация исследуемого коллагена сделаны из одной навески. Полученные графиты спрессованы в мишени NEC пневматическим прессом (PSP, Ionplus). Измерение радиоуглеродного возраста проведено в Центре прикладных изотопных исследований Университета Джорджии, США (CAIS). Соотношение ¹⁴C/¹³C в графите измерено на 0.5 MeV тандемной системе ускоритель-масс-спектрометр 1.5SDH-1 Pelletron AMS. Все измерения проведены относи-

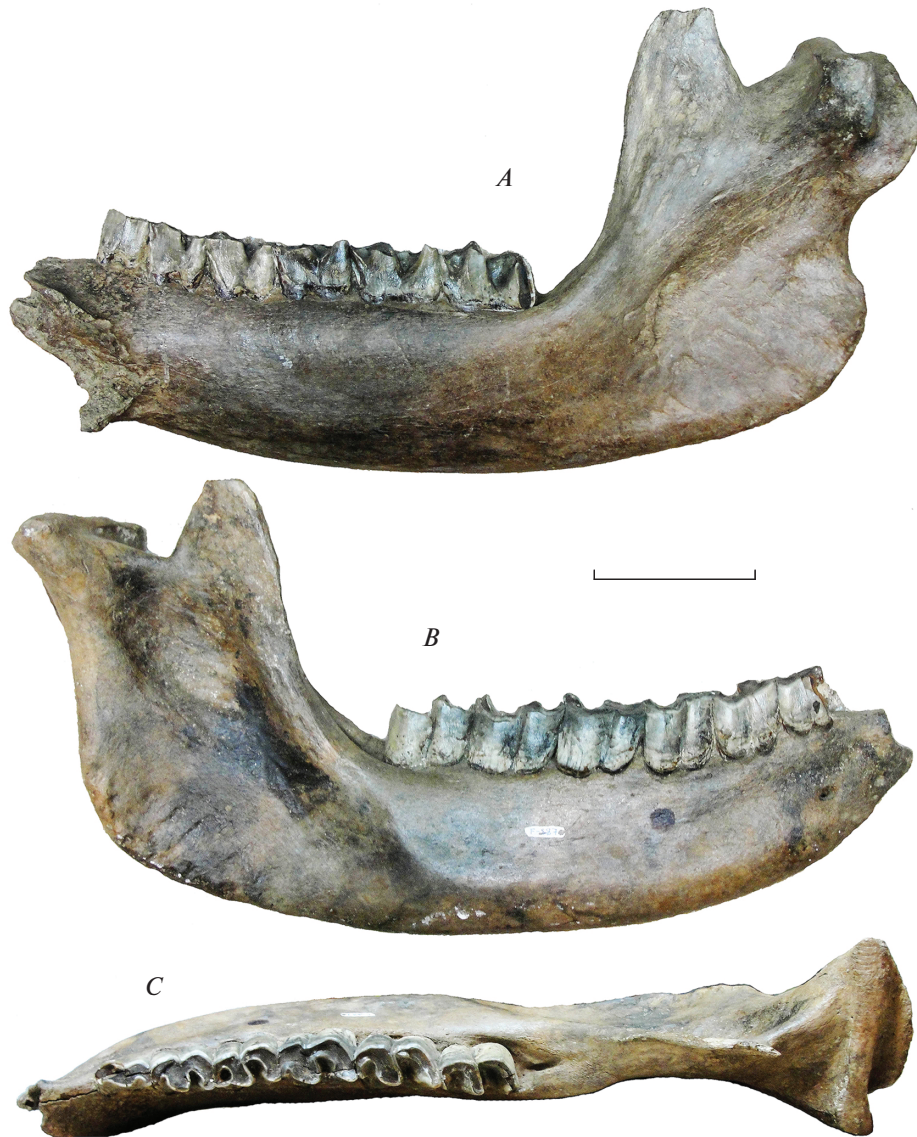


Рис. 2. Нижняя челюсть носорога Мерка с р. Чумыш (Алтай), образец F–887. Вид: *A* – лингвально, *B* – буккально, *C* – сверху. Фото. Масштаб 1 см. Национальный альянс Шидловского “Ледниковый период”.

тельно OXII стандарта, радиоуглеродный возраст рассчитан с использованием значения периода полураспада Либби 5568 лет. Даты скорректированы для естественного изотопного фракционирования. Калибровка произведена в программе CALIB 7.1 с использованием калибровочной кривой IntCal13 (Reimer et al., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нижняя челюсть AltR, образец F–887 (рис. 2), принадлежавшая взрослой особи, имеет хорошую сохранность, покрашена неравномерно до темно-бурого, местами черного цвета, включая губчатую ткань кости. Эмаль зубов местами с поверхности коричневатая-серая. Зубной ряд пол-

ный, передняя часть р2 повреждена. Все зубы прорезались и затронуты стиранием, m3 начал стираться недавно. Морфологические признаки AltR (слабая изогнутость вентральной части, овальная форма поперечного сечения и постоянная толщина горизонтальной ветви нижнечелюстной кости; коронки моляров наклонены вперед; зубы относительно высоты кости крупные; общие размеры кости крупные), зубная эмаль с поверхности гладкая (Громова, 1932; Villia, 2008; Kosintsev et al., 2020) указывают на принадлежность носорогу Мерка. Размеры приведены в табл. 2.

Нижняя челюсть AltR сопоставима по длине с образцами из других регионов России, хотя не-

Таблица 1. ГенБанк-номера митохондриальных геномов образцов, использованных для молекулярно-филогенетического анализа

Видовое название	ГенБанк номер
Суматранский носорог (<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>)	NC_012684.1
Шерстистый носорог (<i>Coelodonta antiquitatis</i>)	NC_012681.1
Белый носорог (<i>Ceratotherium simum</i>)	NC_001808.1
Черный носорог (<i>Diceros bicornis</i>)	NC_012682.1
Индийский носорог (<i>Rhinoceros unicornis</i>)	NC_001779.1
Яванский носорог (<i>Rhinoceros sondaicus</i>)	NC_012683.1
Носорог Мерка (<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>), образец F-4160	KX646743.1
Малайский тапир (<i>Tapirus indicus</i>)	NC_023838.1

сколько крупнее мус-хаяинской (образец 400 с р. Яна, северная Якутия: табл. 2). Однако небольшое количество образцов пока не позволяет выявить половой диморфизм, индивидуальную и географическую изменчивость.

14C возраст алтайского носорога

Полученные нами датировки AltR: 43000–44000 cal BP (табл. 3) на текущий момент являются самыми молодыми для носорога Мерка с территории России.

Микроструктура зуба алтайского носорога и микроповреждения

Размеры исследованного фрагмента р3 со стороны жевательной поверхности составляют 20.26 × 11.4 мм. Его поверхность отполирована, содержит хорошо различимые слои эмали и дентина (рис. 3А). Толщина слоя эмали колеблется от 2.9 до 3.1 мм. Внутренний слой эмали толщиной 1.4–1.5 мм (примерно 70% всей толщины эмали) содержит регулярно расположенные эмалевые призмы шириной 162.9 ± 22.4 (119.7–185.8) мкм и длиной 1195.5 ± 269.6 (782.8–1616.4) мкм ($n = 10$) (рис. 3В). Расстояние между призмами 193.1 ± 60.5 (140.4–315.6) мкм (табл. 4). Мы сравнили степень развития эмалевых призм у двух носорогов Мерка: р3 AltR и ранее изученного нами М2 ChR (Kirillova et al., 2017, fig. 6). Оказалось, что статистически достоверные различия между длиной и шириной эмалевых призм у сравниваемых образцов отсутствуют ($p > 0.1$), но у М2 ChR ширина промежутков между призмами разная ($p < 0.1$) и расположены призмы реже, чем у р3 AltR (табл. 4). Однако недостаточное количество сравнительного материала не позволяет выявить различия в топографии и размерах эмалевых призм, обусловленные типом зуба, возрастом особи, а также характером питания и условиями обитания зверя. Такие маркеры могут быть весьма полезными. На поверхности эмали и дентина встречаются немногочисленные, но довольно крупные (76 × 74; 100 × 90 мкм) продолговатые или округлые ямки с неровными краями (рис. 3В, стрелки).

Размеры фрагмента со сколотой эмалью 32.3 × 10.4 мм, толщина эмали 1.9–2.0 мм (рис. 3С). Поверхность дентина изрыта многочисленными продолговатыми и округлыми ямками, самые крупные из которых достигают 556 × 405 и 657 × 408 мкм (рис. 3D, стрелка).

Пыльцевой спектр из вмещающей породы AltR и общая реконструкция среды

Пыльца и споры из образца AltR имеют типичную сохранность для аллювиальных отложений: зерна с тонкой экзиной, слегка окатанной. Минерализованных форм не обнаружено, но имеются неидентифицируемые скелетированные и деформированные пыльцевые зерна с нечеткой морфологической структурой. Переотложенных пыльцевых зерен и спор не обнаружено.

В спорово-пыльцевом спектре доминируют травянистые растения (68.2%), среди которых преобладает полынь (*Artemisia* sp. 26.6%), розоцветные (Rosaceae 11.6%), маревые (Chenopodiaceae 9.6%) и злаки (Poaceae 7.2%) (рис. 4, табл. 5).

Суммарное содержание пыльцы разнотравья (группа *Herbetum mixtum*) составляет 11%, включая Asteraceae, Polygonaceae, Apiaceae, Fabaceae и пыльцы неопределенной таксономической принадлежности (Pollen gen. indet.). Доля деревьев и кустарников 31.8%, причем преобладают ель (*Picea* sp. 14%) и кустарниковые березы (*Betula* sect. *Nanae* 9%). В небольшом количестве есть пыльца сосен (*Pinus* s/g *Diploxylon* и *Harpoxylon*) и берез (*Betula* sect. *Albae*). Споры папоротников *Polypodiophyta* и копрофильных грибов *Sordariaceae* единичны, есть один экземпляр зеленой водоросли рода *Pediastrum*.

Присутствуют ксерофитные (*Artemisia* sp., *Chenopodiaceae*, *Poaceae* и др.), бореальные (*Picea* sp., *Pinus* sp., *Betula* sect. *Albae*) и аркто-бореальные (*Betula* sect. *Nanae*) таксоны. Такое сочетание характерно для финала межстадиальных или начала стадиальных интервалов.

По соотношению основных таксонов спорово-пыльцевой спектр отражает растительность

Таблица 2. Промеры (мм) нижней челюсти носорога Мерка (значения округлены до целых чисел)

Промеры	Алтай, р. Чумыш	Шпанский, 2016	Шпанский, Боескоров, 2018, табл. 3	
	F–887	Киндал, Томская обл.	Мус-Хая, № 400	Черный Яр (Громова, 1935)
Длина от переднего края альвеолы p2 до заднего края восходящей ветви (№ 5 ¹)	495	510	488	478–510
Длина от заднего края альвеолы m3 до заднего края восходящей ветви (№ 3 ¹)	236	221	211	210–250
Длина зубного ряда p2–m3 (по альвеолам) (№ 7 ¹)	280	289	266	255–283
Длина ряда p2–4 (по альвеолам) (№ 9 ¹)	119	116	108	108–118
Длина ряда m1–3 (по альвеолам) (№ 8 ¹)	159	171	158	151–163
Высота между m1 и m2 (№ 6 ²)	103	108	111	
Высота позади m3 max (№ 8 ²)	115	115	123	121–129
Толщина горизонтальной ветви под m3 (№ 36 ²)	72	66	63	62–77
Ширина заднего края углового отдела	75	(54)	66	68–72
Ширина и поперечник суставной фасетки рг. condylaris (№ 14 ² и 21 ²)	122/30	124/32	118/28	112–134
Высота восходящей ветви до верхнего края рг. condylaris (№ 15 ²)	247	~270	282	260–290
Промеры зубов				
Длина/ширина p2	–/21		29/21	
Длина/ширина p3	38/30	40/30	34/27	
Длина/ширина p4	42/32	44/35	44/32	41/33
Длина/ширина m1	50/37	54/38	48/37	45/33
Длина/ширина m2	57/36	58/36	52/38	52–53/35–40
Длина/ширина m3	53/35	60/36	55/36	59–62/35–40

¹ № признака по: von den Driesch, 1976; ² № признака по: van der Made, 2010.

Таблица 3. Результаты радиоуглеродного датирования образца F–887 (AltR)

№	Лабораторный номер	Ткань	¹⁴ C, BP (1σ)	δ ¹³ C, ‰	δ ¹⁵ N, ‰	cal BP ⁱ
1	IGAN _{AMS} 6919	Дентин	40350 ± 150	20.51	6.00	68.3 (1 sigma) cal BP 43696–44166 1.000 95.4 (2 sigma) cal BP 43478–44372 1.000 Median Probability: 43931
2	IGAN _{AMS} 7224	Кость	40230 ± 180	20.49	6.53	68.3 (1 sigma) cal BP 43555–44060 1.000 95.4 (2 sigma) cal BP 43345–44298 1.000 Median Probability: 43813

открытых ландшафтов с лесными участками на плакоре и/или в пойме реки. Марево–полянны группировки чередовались с разнотравно–злаковыми сообществами; локальные лесные сообщества формировала ель с участием древесных берез. Судя по незначительной доле сосен и древесных берез, имел место дальний занос их пыльцы.

Филогения

Обогащение ДНК библиотеки митохондриальными пробами позволило собрать полный митогеном AltR со средним покрытием 49.86x. Филогенетический анализ полных митохондриальных геномов вымерших и ныне существующих носорогов поместил геном AltR вместе с ранее