

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО МАЛОМУ ПЕЩЕРНОМУ МЕДВЕДЮ *URSUS ROSSICUS* BORISSIAK, 1930 СРЕДНЕГО НЕОПЛЕЙСТОЦЕНА КУРТАКСКОГО АРХЕОЛОГИЧЕСКОГО РАЙОНА

Д.Г. Маликов

NEW MATERIAL OF SMALL CAVE BEAR *URSUS ROSSICUS* BORISSIAK, 1930 FROM MIDDLE NEOPLEISTOCENE OF KURTAK ARCHEOLOGY DISTRICT

D.G. Malikov

Институт геологии и минералогии им. В.С.Соболева СО РАН, проспект Академика Коптюга, 3, Новосибирск, 630090, Россия. E-mail: dgmalikov@igm.nsc.ru

Ключевые слова: малый пещерный медведь, *Ursus rossicus*, Сибирь, плейстоцен, Куртак

Резюме. Описаны новые материалы по малому пещерному медведю местонахождения Бережеково, Куртакского археологического района (Северо-Минусинская впадина). Материал представлен фрагментами верхних и нижних челюстей. Описанный материал идентичен ранее известным находкам из этого местонахождения. Имеющиеся данные позволяют считать, что популяция малого пещерного медведя южной Сибири оставалась морфологически однородной на протяжении среднего и позднего неоплейстоцена.

Sobolev Institute of Geology and Mineralogy Siberian Branch Russian Academy of Sciences, Koptyug prospect 3, Novosibirsk, 630090, Russia. E-mail: dgmalikov@igm.nsc.ru

Key words: small cave bears, *Ursus rossicus*, Siberia, Pleistocene, Kurtak

Summary. New material on a small cave bear from Berezhekovo locality in Kurtak archeology district (North-Minusinsk basin) is described. Material is represented by the upper and lower jaws fragments. This materials described is identical to earlier known finds from this locality. The available data allows us to assume that the population of the small cave bear of southern Siberia remained morphologically homogeneous during the middle and late Neopleistocene.

ВВЕДЕНИЕ

Малый пещерный медведь *Ursus rossicus* Borissiak, 1930, был широко распространен по всей Северной Евразии в Среднем и позднем неоплейстоцене. Малый пещерный медведь был в основном жителем открытых травянистых местообитаний близких к современным степным стадиям. В Южной Сибири этот вид отмечен на р. Иртыш (Омская область), на р. Обь (Красный Яр – Томская область; Красный Яр и Тараданово – Новосибирская области), на р. Чумыш, на Алтае (Страшная и Денисова пещеры), в Кузнецкой котловине (Бачатский и Моховский карьеры), в Прибайкалье (пещера Кременшет) и в Забайкалье (Тологой) [Baryshnikov, Foronova, 2001; Васильев, 2008; Васильев и др., 2015; Оводов, Тарасов, 2009;

Шпанский, Черноус, 2012]. На территории Енисейской Сибири остатки *U. rossicus* отмечены в 5 местонахождениях (рис. 1): 3 точки в пределах Бережековского участка Куртакского археологического района [Baryshnikov, Foronova, 2001; Оводов, Тарасов, 2009]; грот Двуглазка (?) [Оводов, Тарасов, 2009]; Первомайское (не опубликованные данные автора). В настоящей работе представлены новые материалы по малому пещерному медведю среднего неоплейстоцена местонахождения Бережеково.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе описаны 3 фрагмента верхнечелюстных и 4 фрагмента нижнечелюстных костей с зубами. Материал хранится в коллекции палеонтологического музея Томского

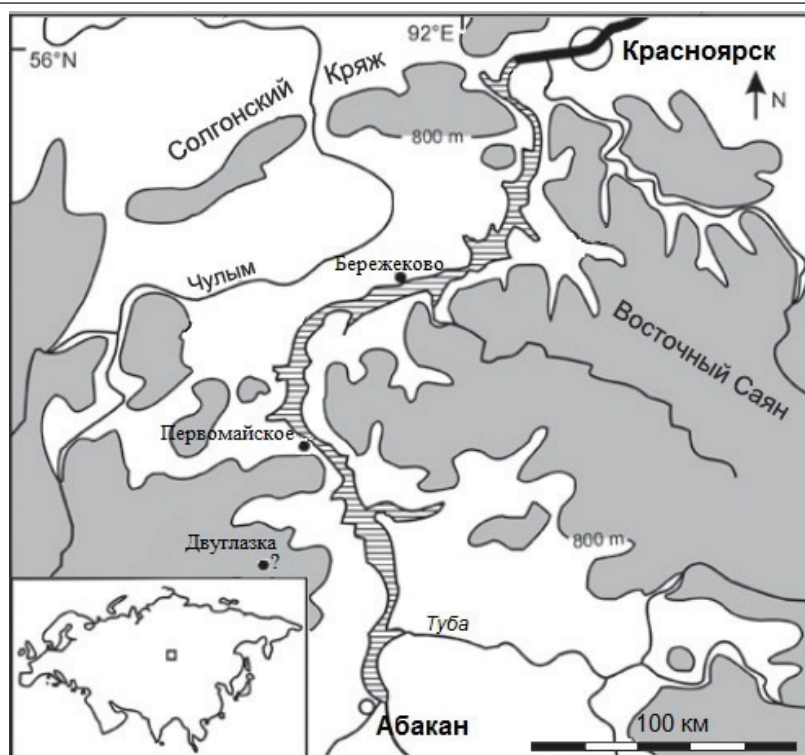


Рис. 1. Места находок остатков *Ursus rossicus* в Минусинской котловине (чёрные точки)

Fig. 1. The *Ursus rossicus* remains locality in Minusinsk depression (black point)

государственного университета (коллекция ПМ ТГУ №61). Материал был собран на территории Бережековского участка Куртакского геоархеологического района в 2015 году. В качестве сравнения использованы опубликованные данные по остаткам *U. rossicus* территории Куртакского геоархеологического района и юго-востока Западной Сибири [Baryshnikov, Foronova, 2001; Оводов, Тарасов, 2009; Шпанский, Черноус, 2012]. Ранее [Барышников, 2007], *U. rossicus* рассматривался в качестве подвида *U. savini*, но генетические [Stiller et al., 2014] данные указывают на то, что это две самостоятельные ветви малых пещерных медведей.

Основным методом исследования принят сравнительно-морфологический анализ с использованием морфометрических признаков черепа и щечных зубов [Барышников, 2007]. Измерение остатков костей и зубов выполнено в соответствии с методикой предложенной Г.Ф. Барышниковым [2007]. Измерения выполнялись штангенциркулями с точностью до 0,1 мм. Неполные промеры взяты приблизительно помечены «~», в случае когда размер фрагмента существенно меньше исходного перед промером стоит «>».

Принятые сокращения: ПМ ТГУ – палеонтологического музея Томского государственного университета; ИАЭТ – институт археологии и этнографии СО РАН; ЗИН – зоологический институт РАН; ИГГ – институт геологии и геофизики СО РАН (в настоящее время Институт геологии и минералогии СО РАН).

ГЕОЛОГИЯ И СТРАТИГРАФИЯ

Куртакский археологический район расположен на юге Средней Сибири, в Северо-Минусинской впадине. Наиболее мощные четвертичные отложения различного генезиса вскрываются на Бережековском участке этого района. В пределах Бережековского участка Куртакского района широко развиты отложения среднего неоплейстоцена, представленные преимущественно отложениями верхнекамской толщи относимые к бахтинскому надгоризонту региональной стратиграфической шкалы. Эти отложения представлены серыми лессовидными супесями, плотными, пылеватыми, слабокарбонатными, с пятнами извести и окислов марганца. Формирование этих отложений относят к самаровскому и тазовскому ледниковым горизонтam. В то же время, на этом же участ-

ке широко развиты покровные отложения верхнечетвертичного возраста, так же представленные «серыми лёссами» [Дроздов и др., 2005]. Непосредственно в разрезе костные остатки не отмечаются, однако на бечевнике в большом количестве встречаются остатки животных среднего и позднего неоплейстоцена: *Canidae* gen. indet., *Homotherium* sp., *Panthera spelaea*, *Ursus rossicus*, *Mammuthus primigenius*, *Mammuthus* sp., *Equus* sp. (крупная форма), *Equus* aff. *hydruntinus*, *Equus* cf. *przewalskii*, *Coelodonta antiquitatis*, *Cervus elaphus*, *Megaloceros giganteus*, *Alces alces*, *Rangifer tarandus*, *Capreolus capreolus*, *Ovis* cf. *ammon*, *Bos* sp., *Bison priscus* [Baryshnikov, Foronova, 2001].

ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ

Весь имеющийся материал имеет единообразную сохранность. Костное вещество – светло-серого цвета с коричневым оттенком, поверхность некоторых образцов испещрена характерной сеткой от растворения корнями растений, на некоторых образцах имеются звёздочки марганца. Эмаль зубов белого цвета, дентин светло-коричневый. Костное вещество плотное, сильно минерализованное, имеет большой удельный вес. На нескольких экземплярах сохранились фрагменты вмещающей породы, представленной серыми, хорошо сцементированными супесями. Наличие этих супесей, звёздочек марганца и значительная минерализация образцов позволяет привязать эти материалы к отложениям верхнекамской толщи разреза Бережеково.

Верхние челюсти. В коллекции представлены фрагменты трёх верхнечелюстных костей с частично сохранившимися зубами. Лучше всего сохранился экз. ПМ ТГУ 61/1 (описание дано преимущественно по этому экземпляру), у данного экземпляра сохранилась часть верхнечелюстной, межчелюстной и нёбной костей, из зубов сохранились оба коренных (M1-2), P4 сломан на уровне альвеолы (рис. 2). Два других образца (ПМ ТГУ 61/2-3) представлены фрагментами верхнечелюстных костей с сильно повреждёнными M1-2. Полноценные промеры можно выполнить только для M1-2, остальные промеры взяты приблизительно.

Щёчные зубы сильно стёртые и не подходят для морфологического анализа, эмаль сохранилась только по боковым поверхностям зуба и на некоторых бугорках, сами бугорки плохо различимы. Зубы относительно небольшие, длина ряда P4-M2 равна ~76 мм, что близко к минимальным значениям для экземпляров из Томского Приобья (n=3: 75-78.2-80 мм [Алексеева, 1980; Барышников, 2007; Шпанский, Черноус, 2012]). Соотношение длины зубов P4-M1-M2: ~19,7-29,3-50,7%, средние значения для других экземпляров из Куртака [Оводов, Тарасов, 2009] составляют: 20,4-30,5-48,9% (n=5-7). Полученные соотношения близки между собой, а незначительные отличия могут быть вызваны тем, что длина P4 у экз. ПМ ТГУ 61/1 измерялась по альвеоле, а не по жевательной поверхности, как у других зубов. Абсолютные размеры M1 и M2 у описываемых экземпляров полностью соответствуют материалам описанным ранее (в скобках по Оводов, Тарасов, 2009): M1 длина/ширина 22.3/17.6; c23/~16.5; c22.7/~18.1 (lim: 22.5-25.3/17.0-18.2, M: 24.0/17.8 (n=5-7)); M2 длина/ширина 38.6/20.6; c36/~19.0; c39.7/~17.1 (lim: 37.5-41.8/18.2-20.9, M: 38.5/19.3 (n=5-7)). Отношение ширины M1 к его длине составляет 78.9%, то же отношение для M2 = 53.4% (средние значения для экз. Бережеково [там же]: 74.2% и 50.1% соответственно). По данным Г.Ф. Барышникова [2007] у M1 *U. savini* это соотношение в среднем 70%, а M2 52% (*U. savini*) и 49% (*U. r. uralensis*).

Нижние челюсти. Остатки нижнечелюстных костей представлены 4 экземплярами. Материал представлен двумя полными фрагментами горизонтальных ветвей нижней челюсти (описание дано преимущественно по ним), с частично сохранившимися венечными и сочленовными отростками, на обеих челюстях частично сохранились зубы. В правой челюсти (ПМ ТГУ 61/4) сохранились повреждённые p4 и m1, m2 отсутствует, судя по повреждениям был утрачен при транспортировке, m3 сохранился целиком. В левой челюсти (ПМ ТГУ 61/5) сохранились повреждённые c1, p4 и m1, остальные зубы утрачены так же при транспортировке. Ещё один экземпляр (ПМ ТГУ 61/7) представлен фрагментом горизонтальной ветви с сохранившимися



Рис. 2. Остатки *Ursus rossicus* из местонахождения Бережеково: 1. правая нижняя челюсть (ПМ ТГУ 61/4); 2. левая нижняя челюсть (ПМ ТГУ 61/5); 3. Фрагмент правой верхнечелюстной кости (ПМ ТГУ 61/1); 3а. Зубы М1-М2 тот же экземпляр; 4. фрагмент правой нижнечелюстной кости (ПМ ТГУ 61/7); 4а. Зубы m2-m3 тот же экземпляр; 1-3 вид с лабиальной стороны, 3а и 4 вид с жевательной поверхности. Масштабная линейка 5 см

Fig. 2. The *Ursus rossicus* remains from Berezhekovo locality: 1. The right mandible (PM TSU 61/4); 2. The left mandible (PM TSU 61/5); 3. The right maxilla fragment (PM TSU 61/1); 3a. The teeth M1-M2 of the same sample; 4. The right mandible fragment (PM TSU 61/7); 4a. The teeth m2-m3 of the same sample. 1-3 labial views, 3a and 4 occlusal view. Scale bars 5 cm

мися m2-3. Последний экземпляр (ПМ ТГУ 61/6) представлен фрагментом симфизарного отдела челюсти с сохранившейся диастемой и частично разрушенным клыком.

Судя по размеру и степени стирания зубов, все экземпляры принадлежат различным особям. Нижняя челюсть экз. ПМ ТГУ 61/4 принадлежала взрослой особи, все зубы заметно стёрты, однако на некоторых ещё прослеживаются следы от структурных элементов. Нижняя челюсть экз. ПМ ТГУ 61/5 принадлежала очень старой особи, у сохранившегося m2 процессом стирания уже затронуты корни. Экз. ПМ ТГУ 61/7 принадлежал молодому животному, на что указывают очень слабо стёртые зубы (рис. 2 – 4). По общим размерам челюсти и размерам клыка, экз. ПМ ТГУ 61/4 можно соотнести с выборкой самок Бережеково (таблица 1), а экз. ПМ ТГУ 61/5, видимо, челюсть самца (таблица 1).

Обе нижние челюсти имеют схожее строение. Гребни на поверхности масеторной и крыловидной ямок хорошо выражены, что указывает на сильное развитие челюстной мускулатуры. Горизонтальные ветви нижних челюстей умеренной высоты, в пределах изменчивости описанных ранее для местонахождения бережеково (таблица 1). Линия нижнего края у обоих экземпляров слабо выпуклая. Высота кпереди слабо уменьшается: отношение высоты в области диастемы к высоте позади m1 составляет 92.3 (ПМ ТГУ 61/5) и 95.8 (ПМ ТГУ 61/4), у других экземпляров это отношение изменяется от 88.7 до 109.1 при среднем 97.2 [Baryshnikov, Foronova, 2001]. Подбородочный выступ слабо выражен, сочленовный отросток расположен немного выше уровня жевательной поверхности, последний моляр m3 частично расположен на восходящей ветви, в результате

Таблица 1

Размеры нижней челюсти *Ursus rossicus* Южной Сибири

Промеры, мм*	Бережеково												Кузбасс (Baryshnikov, Foronova, 2001)		Красный яр (Томская область)**	
	ПМ ТГУ				ИАЭТ (Baryshnikov, Foronova, 2001)				Оводов, Тарасов, 2009				Бачатский карьер♂ ИГГ 328 ad.	Моховский карьер♂ ИГГ 10128 juv.	ПМ ТГУ 5/2852	ЗИН 35075♂ ad.
	61/4♀	61/5♂	61/6	61/7	36♂ sen.	81♀ sen.	93♀ sen.	330♀ ad.	331♀ ad.	455♀ sen.	lim	M				
1	246.5												255.5	267.0	>272.0	
2	~221.0	>239.0			272.0								243.0	256.0	>269.0	
3	142.0	159.5			169.5	144.0	147.5	143.0	145.0				159.3	155.6	155.0	158.0
4	84.0	89.6			96.3	85.7	91.5	78.5	86.4				94.5	89.1	99.0	89.9
5	66.3	>60.0				71.7	74.2	66.0	73.0				79.5	74.7		73.1
6					122.0								121.0		128.0	
7	51.0	56.0			64.2	59.0	49.9	58.0	47.5				54.5	54.0	54.5	50.8
8	48.9	51.7	~50.4		57.0	55.4	48.2	50.0	47.7				52.1	54.7	>50.0	47.5
9	38.5	46.0	38													
c1	Длина	~23.0	>28.0	~25.0	27.5								26.5			23.0
	Ширина	~13.0	>16.0	~16.2	17.0								18.4			16.3
p4	Длина	~14.0	>11.0		14.4	13.9					12.1-15.9	14.0	15.0			
	Ширина	~8.5	~9.0		9.9	10.1					8.5-10.8	9.7	9.5			
m1	Длина	~25.0			25.4	24.0	22.6				24.7-27.7	25.8	27.0	24.7		25.7
	Ширина	>11.0			12.1	13.1	13.3				12.2-15.8	13.3	13.5	13.1		12.6
m2	Длина		>24.0		27.8	24.4	26.8				23.4-26.8	25.1	28.5	25.8		25.9
	Ширина				17.2	16.1	16.2				14.5-18.8	16.2	17.0	17.1		15.5
m3	Длина	23.0		~25.0	27.7	22.2	24.6				20.8-25.6	23.2	25.5	23.4		22.9
	Ширина	16.9		~17.3	19.1	17.7	18.2				15.0-18.1	16.8	17.9	18.1		17.1

* - 1 - Длина нижнечелюстной кости; 2 - Длина нижнечелюстной кости до углового отростка; 3 - Длина зубного ряда s1-m3; 4 - Длина ряда щечных зубов p4-m3; 5 - Длина ряда щечных зубов m1-m3; 6 - Высота нижнечелюстной кости в венечном отростке; 7 - Высота нижнечелюстной кости позади m1; 8 - Высота нижнечелюстной кости в области диастемы; 9 - длина диастемы.

** - Baryshnikov, Foronova, 2001; Шпанский, Черноус, 2012.

чего он расположен под углом к остальным зубам (рис. 2). Строение зубного ряда типичное для пещерных медведей *c1/p4/m1-m3*. У обеих челюстей развито по два крупных подбородачных отверстия, заднее из которых расположено на уровне *p4*, так же развиты дополнительные отверстия у экз. ПМ ТГУ 61/4 их 2, меньшего размера, чем основные, у экз. ПМ ТГУ 61/5 одно, но такого же размера, как и основные. Соотношение длины зубов в длине ряда *p4-m1-m2-m3* у экз. ПМ ТГУ 61/4 ~16.6-29.7-...-27.3%, это соотношение близко к среднему значению рассчитанному для других экземпляров из Бережеково (по Оводов, Тарасов, 2009): 15.8-29.3-28.5-26.3%, так и среднему значению для *U. rossicus* Сибири [Барышников, 2007]: 16.2-27.8-28.9-27.1%.

По причине того, что все зубы кроме *m2-m3* у экз. ПМ ТГУ 61/7, повреждены либо сильно стёрты, морфологическое описание приведено только для последних (рис. 2 – 4).

Зуб *m2* имеет прямоугольную форму, судя по сохранившейся части зуба талонид был примерно равен или немного шире тригонид. Протококонид расположен ниже метакоконид. Из-за повреждения коронки оценить степень разделённости протококонид и метакоконид не затруднительно, но на метакокониде заметно разделение на дополнительные бугорки. Гипококонид широкий, с добавочным бугорком.

Корона *m3* несколько удлинённая, с прямым передним и закруглённым задним краем (на экз. ПМ ТГУ 61/7 это плохо заметно из-за сохранности, однако хорошо видно у экз. ПМ ТГУ 61/4). Ширина *m3* немного больше, чем у *m2*, длина *m3* близка длине *m2* (таблица 1). Метакоконид имеет форму валика с намечающимся разделением на отдельные бугорки. Талонид широкий, с вырезкой на букальной стороне зуба. Энтококонид слабо выражен. Внутренняя область коронки занята широкими эмалевыми складками.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованный материал по малому пещерному медведю из местонахождения Бережеково показал его идентичность ранее описанным для этого местонахождения образцам, как по сохранности костного материала, так и по морфологическим и морфо-

метрическим показателям. Размеры малого пещерного медведя из Куртака в целом достаточно однородны, самки по размеру заметно отличаются от самцов [Baryshnikov, Foronova, 2001]. Половой диморфизм в основном выражен в размерах клыка и длине зубного ряда (*c1-m3*), при этом высота тела нижних челюстей и длина ряда щёчных зубов (*p4-m3*) у самцов и самок примерно одинакова (таблица 1). Различия в длине ряда *c1-m3* у самцов и самок связаны с разными размерами клыка и диастемы, которые у самцов заметно больше.

Таким образом, мы видим типичный случай полового диморфизма у хищных млекопитающих, когда самцы крупнее, и имеют более массивные и выставленные вперёд клыки [Gittleman, van Valkenburgh, 1997], которые вероятно использовались преимущественно для устрашения противников в брачный сезон. Эти различия вряд ли могут быть объяснены разным типом питания, поскольку общее строение челюстей, как самцов так и самок более характерно для растительноядных представителей *Ursidae* [Барышников, 2007]. Растительноядный образ жизни всех пещерных медведей также подтверждается исследованиями изотопного состава зубов [Münzel et al., 2014; Krajcarz et al., 2016].

Таким образом, представление о малом пещерном медведе как о медлительном животном, питавшимся главным образом зелёными частями растений, корнями и ягодами представляется достоверным. Так же как и представление о его обитании в открытых ландшафтах, вблизи от склонов гор и оврагов [Baryshnikov, Foronova, 2001; Оводов, Тарасов, 2009]. Такие ландшафты А.А. Мистрюков [1991] относил к мелкосопочно-субравнинному рельефу, с развитым оврагообразованием, широко распространённому на территории Минусинской котловины. Именно к таким участкам привязаны все известные в регионе местонахождения остатков *U. rossicus* (рис. 1). Тем более удивительным выглядит тот факт, что на территории Минусинской котловины малый пещерный медведь был относительно обилен в среднем и начале позднего неоплейстоцена, но ко второй половине позднего неоплейстоцена

(каргинское время) либо полностью вымер, либо встречался крайне эпизодически. Об этом свидетельствуют единичные остатки, упомянутые для пещеры Двуглазка, но достоверность этих находок подлежит сомнению [Оводов, Тарасов, 2009]. В этом контексте вопрос вымирания *U. rossicus* на территории Минусинской котловины становится вдвойне интереснее.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен А.Ю. Цуприкову (г. Красноярск) за сбор материала и передачу его в фонд палеонтологического музея ТГУ. Так же автор благодарен сотрудникам ПМ ТГУ за возможность работы с данным материалом. Исследование проведено в рамках государственного задания (проект № 330-2016-0017). Работа поддержана проектом РФФИ № 16-05-000371.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Э.В., 1980.** Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири (хищные, хоботные, копытные). М.: Наука. 188 с.
- Барышников Г.Ф., 2007.** Медвежьи (Carnivora, Ursidae). СПб.: Наука. 541 с.
- Васильев С.К., 2008.** Бизоны (*Bison priscus* Vojanus, 1827) позднего плейстоцена юго-востока Западной Сибири. // Археология, этнография и антропология Евразии. № 2 (34). С. 34-56.
- Васильев С.К., Середнёв М.А., Милютин К.И., Слюсаренко И.Ю., Козликин М.Б., Чеха А.М., 2015.** Сборы палеотериологического материала на реке Чумыш (Алтайский край) и на реке Обь (Новосибирская область) в 2015 году. Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск. Т. XXI. С. 36-40.
- Дроздов Н.И., Чеха В.П., Хазартс П., 2005.** Геоморфология и четвертичные отложения Куртакского георхеологического района (Северо-Минусинская впадина). Красноярск: РИО КГПУ им. В.П. Астафьева 112 с.
- Мистрюков А.А., 1991.** Геоморфологическое районирование Назарово-Минусинской межгорной впадины. Новосибирск: ОИГГМ СО АН СССР. 130 с.
- Оводов Н.Д., Тарасов А.Ю., 2009.** Большая кошка (*Panthera* sp.) и малый пещерный медведь (*Ursus rossicus*) в Сибири // Енисейская провинция. Альманах. Красноярск: Красноярский краевой краеведческий музей. Вып. 4. С. 129-135.
- Шпанский А.В., Черноус А.В., 2012.** Ископаемые медведи (Carnivora, Ursidae) из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область). Ч. 1. Краниальные остатки // Вестник Томского государственного университета. № 358. С. 232-238.
- Baryshnikov G., Foronova I., 2001.** Pleistocene small cave bear (*Ursus rossicus*) from the South Siberia, Russia // Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe Coruña. V. 26. P. 373-398.
- Gittleman J.L., van Valkenburgh B., 1997.** Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny, and behavioural ecology // J. Zool., Land. V. 242. P. 97-117
- Stiller M., Molak M., Prost S., Rabeder G., Baryshnikov G., Rosendahl W., Münzel S., Bocherens H., Grandal-d'Anglade A., Hilpert B., Germonpré M., Stasyk O., Pinhasi R., Tintori A., Rohland N., Mohandesan E., Ho S.Y.W., Hofreiter M., Knapp M., 2014.** Mitochondrial DNA diversity and evolution of the Pleistocene cave bear complex // Quaternary International. V. 339-340. P. 224-231.
- Krajcarz M., Pacher M., Krajcarz M.T., Laughlan L., Rabeder G., Sabol M., Wojtal P., Bocherens H., 2016.** Isotopic variability of cave bears (d15N, d13C) across Europe during MIS 3 // Quaternary Science Reviews. V. 131. P. 51-72.
- Münzel S.C., Rivals F., Pacher M., Döppes D., Rabeder G., Conard N.J., Bocherens H., 2014.** Behavioural ecology of Late Pleistocene bears (*Ursus spelaeus*, *Ursus ingressus*): Insight from stable isotopes (C, N, O) and tooth microwear // Quaternary International. V. 339-340. P. 148-163.

REFERENCES

- Alekseeva E.V., 1980.** Pleistocene mammals of the southeast of Western Siberia (predatory, proboscis, ungulates). Moscow: Nauka. 188 p.
- Baryshnikov G., Foronova I., 2001.** Pleistocene small cave bear (*Ursus rossicus*) from the South Siberia, Russia. Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe Coruña. V. 26. P. 373-398.

- Baryshnikov G.F., 2007.* Bears (Carnivora, Ursidae). SPb.: Nauka. 541 p. *In Russian.*
- Drozdov N.I., Chekha V.P., Khazarts P., 2005.* Geomorphology and Quaternary deposits of the Kurtak geoscientific region (the Severo-Minusinsk depression). Krasnoyarsk: RIO KSPU them. V.P. Astaf'eva. 112 p. *In Russian.*
- Gittleman J.L., van Valkenburgh B., 1997.* Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny, and behavioural ecology. *J. Zool., Land.* V. 242. P. 97-117
- Krajcarz M., Pacher M., Krajcarz M.T., Laughlan L., Rabeder G., Sabol M., Wojtal P., Bocherens H., 2016.* Isotopic variability of cave bears (d15N, d13C) across Europe during MIS 3. *Quaternary Science Reviews.* V. 131. P. 51-72.
- Mistryukov A.A., 1991.* Geomorphologic zoning of the Nazarovo-Minusinsk intermontane basin. Novosibirsk: OIGGM SB AS USSR. 130 p. *In Russian.*
- Münzel S.C., Rivals F., Pacher M., Döppes D., Rabeder G., Conard N.J., Bocherens H., 2014.* Behavioural ecology of Late Pleistocene bears (*Ursus spelaeus*, *Ursus ingressus*): Insight from stable isotopes (C, N, O) and tooth microwear. *Quaternary International.* V. 339-340. P. 148-163.
- Ovodov N.D., Tarasov A.Yu., 2009.* Big cat (*Panthera* sp.) and small cave bear (*Ursus rossicus*) in Siberia. *Yeniseiskaya province.* Almanac. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Regional Museum of Local History. Issue 4. P. 129-135. *In Russian.*
- Shpansky A.V., Chernous A.V., 2012.* Fossil bears (Carnivora, Ursidae) from the location of Krasny Yar (Krivosheinsky district, Tomsk region). Part 1. Cranial remnants. *Bulletin of Tomsk State University.* No. 358. P. 232-238. *In Russian.*
- Stiller M., Molak M., Prost S., Rabeder G., Baryshnikov G., Rosendahl W., Münzel S., Bocherens H., Grandal-d'Anglade A., Hilpert B., Germonpré M., Stasyk O., Pinhasi R., Tintori A., Rohland N., Mohandesan E., Ho S.Y.W., Hofreiter M., Knapp M., 2014.* Mitochondrial DNA diversity and evolution of the Pleistocene cave bear complex. *Quaternary International.* V. 339-340. P. 224-231.
- Vasilyev S.K., 2008.* Bisons (*Bison priscus* Bojanus, 1827) late Pleistocene southeast of Western Siberia. *Archeology, ethnography and anthropology of Eurasia.* № 2 (34). P. 34-56. *In Russian.*
- Vasilyev S.K., Serednev M.A., Milyutin K.I., Slyusarenko I.Yu., Kozlikin M.B., Chekha A.M., 2015.* Collection of paleoteric material on the Chumysh River (Altai Territory) and on the Ob River (Novosibirsk Region) in 2015. *Problems of archeology, ethnography, anthropology of Siberia and adjacent territories.* Novosibirsk. T. XXI. P. 36-40. *In Russian.*

Accepted: 13.03.2018

Published: 30.03.2018

Поступила в редакцию: 13.03.2018

Дата публикации: 30.03.2018