



УДК 566:551.791:234.9

ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ ПОЗВОНОЧНЫХ ИЗ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ СЛОЕВ АХШТЫРСКОЙ ПЕЩЕРЫ (СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ КАВКАЗ)

Г.Ф. Барышников

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: ursus@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Плейстоценовая фауна позвоночных Ахштырской пещерной палеолитической стоянки насчитывает девять видов птиц и 34 вида млекопитающих, в том числе 5 вымерших таксонов (*Arvicola* cf. *chosaricus*, *A.* cf. *kalmalkensis*, *Ursus kudarensis*, *Panthera spelaea*, *Megaloceros giganteus*). Большинство ископаемых костных фрагментов крупных млекопитающих (свыше 95%) принадлежит кударскому пещерному медведю (*Ursus kudarensis*). Среди них преобладают остатки самцов. Набор скелетных элементов предполагает естественную гибель медведей в пещере. Следы повреждений на костях медведя, сделанные хищниками, редки, а несоменные следы от каменных орудий отсутствуют. Ахштырская пещера, вероятно, использовалась пещерными медведями для зимовки, и время от времени служила укрытием для древних гоминин.

Ключевые слова: биоразнообразие, Кавказ, палеолитическая пещерная стоянка, плейстоценовая териофауна, *Ursus kudarensis*

A REVIEW OF FOSSIL VERTEBRATE REMAINS FROM PLEISTOCENE LAYERS OF AKHSTYRSKAYA CAVE (NORTH-WEST CAUCASUS)

G.F. Baryshnikov

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: ursus@zin.ru

ABSTRACT

The Pleistocene fauna of vertebrates from the Akhshtyrskaya Paleolithic cave site comprises nine species of birds and 34 species of mammals, including 5 extinct taxa (*Arvicola* cf. *chosaricus*, *A.* cf. *kalmalkensis*, *Ursus kudarensis*, *Panthera spelaea*, *Megaloceros giganteus*). Most of fossil bone-fragments of large mammals (over 95%) belong to the Kudaro cave bear (*Ursus kudarensis*). Cave-bear remains predominantly represent males. The set of skeletal elements suggests the death of bears by natural causes, inside the cave. Traces of damage on bear bones produced by predators are scarce; no unambiguous cut marks from stone tools were revealed. The Akhshtyrskaya Cave presumably was used by cave bears for overwintering, serving from time to time as a shelter for ancient hominins.

Key words: biodiversity, Caucasus, Paleolithic cave site, Pleistocene mammal fauna, *Ursus kudarensis*

ВВЕДЕНИЕ

В горах именно внутри горизонтальных карстовых пещер могли накапливаться и долго сохраняться ископаемые остатки позвоночных, позволяющие судить о былом разнообразии древних горных фаун. Особенно ценную информацию

дают пещерные палеолитические стоянки, изучение которых проводится современными мультидисциплинарными коллективами исследователей.

Палеолитическая стоянка в Ахштырской пещере, известной в спелеологической литературе под названием Большая Казачебродская пещера, находится в Адлерском районе города Сочи на



Рис. 1. Ахштырская пещера. Фото С.А. Кулакова, 2005 г.
Fig. 1. Akhstyrskaya Cave. Photo by S.A. Kulakov, 2005.

правом берегу р. Мзымта, приблизительно в 15 км от берега Черного моря (43°31' с.ш., 39°59' в.д.). Высота пещеры над уровнем р. Мзымта около 100 м, высота над уровнем моря около 300 м. Пещера коридорного типа (Рис. 1), протяженностью 160 м, с двумя входами, ориентированными на юг и восток. Стоянку в Ахштырской пещере открыл и начал исследовать С.Н. Замятнин (1940).

Мощность рыхлых пещерных отложений плейстоценового возраста достигает 3 м. Они были разделены С.А. Кулаковым (2000, 2005) на несколько слоев и горизонтов (гор.). Самые нижние слои 7–9 сложены красновато-коричневой и желто-серой глиной с включением разновеликой гальки; в археологическом и палеонтологическом отношении слои стерильны. Слои 4–6 состоят из плотного суглинка сизо-сиреневого, коричневатого-бурого или буровато-серого цветов, который включает сильно корродированные известняковые обломки; слои содержат среднепалеолитическую каменную индустрию. Слой 3 в нижней части имеет вид коричнево-желтой глины, верхняя часть его образована легким темно-бурым суглинком, содержащим известняковый щебень; археологический материал в верхней части слоя смешанный, представлен находками среднего и верхнего палеолита. Слой 2 образован супесью коричневатых тонов и сильно насыщен разновеликим известняковым щебнем; в слое найдены не разделяемые стратиграфически артефакты верхнего палеолита, мезолита и неолита.

Имеется ряд абсолютных дат (Чердынцев и др. 1965а, б; Кулаков 2000, 2005): $306,000 \pm 61,000$ лет тому назад (РТЛ-926) для середины слоя 7 и $112,000 \pm 22,000$ л.т.н. (РТЛ-927) для слоя 5/2 (радиотермолюминесцентное датирование); $35,000 \pm 2000$ л.т.н. для верхов верхнего мустьерского слоя (по урану и тории из сталактитов); $25,300 \pm 500$ л.т.н. (ЛЕ-6238) для слоя 2/3, гор. 4 и $19,000 \pm 500$ л.т.н. для зольной прослойки слоя 2 (радиоуглеродное датирование).

Первым исследователем плейстоценового фаунистического комплекса из Ахштырской пещеры была В.И. Громова (1948), которая определила остеологическую коллекцию из археологических раскопок С.Н. Замятнина на площадке, прилегающей к обеим входам в пещеру. Сборы были разделены по нескольким культурным слоям (2 мустьерских и 1 верхнепалеолитический) и насчитывают 3569 ископаемых фрагментов, принадлежащих 14 видам млекопитающих (*Canis lupus* L., 1758, *Vulpes vulpes* (L., 1758), *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794, *Martes* sp., *Felis* sp., *Sus scrofa* L., 1758, *Capreolus capreolus* (L., 1758), *Alces alces* (L., 1758), *Cervus euryceros* Hibbert, 1825, *Cervus elaphus* L., 1758, *Bos* sp., *Capra* sp., *Ovis* sp. (cf. *ophion* Blyth, 1841), включая один вид грызуна (одна кость хомяка *Cricetus cricetus* L., 1758). Редкость остатков грызунов объясняется тем, что промывка пещерных отложений не проводилась. До настоящего времени сохранились все определенные В.И. Громовой материалы, за исключением мелкой кошки (*Felis* sp.).

Позднее материалы из Ахштырской пещеры были включены Н.К. Верещагиным (1959) в его обзор истории формирования фауны млекопитающих Кавказа. Автор указывает 3580 костных остатков, как минимум от 68 особей. Общее число изученного материала приблизительно совпадает с тем, которое было приведено Громовой, однако Верещагин указывает две кости гигантского оленя и три кости лося. К видовому составу добавлен *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1775) (одна кость) и *Ursus arctos* L., 1758 (один коренной зуб) из верхнепалеолитического слоя. Детализировано также определение куницы (*Martes* cf. *foina* (Erxleben, 1777)), мелкой кошки (*Felis silvestris* Schreber, 1777), крупного быка (*Bison priscus* Bojanus, 1827) и козла (*Capra caucasica* G黦ldenstaedt et Pallas, 1783). Верещагин посчитал ошибочным сделанное Громовой определение ди-

кого барана *Ovis cf. ophion*. По его мнению, кости барана имеют голоценовый тип сохранности, принадлежат домашней овце и попали «в раскоп из послепалеолитических горизонтов» (Верещагин 1959, с. 109). Однако этот аргумент не представляется убедительным, так как многие костные остатки из плейстоценовых уровней кавказских пещер выглядят весьма «свежими», с хорошо ощутимым запахом свежей кости при скоблении скальпелем костной поверхности. Возможно, в условиях большой влажности и насыщенности пещерных отложений растворимыми соединениями кальция костный коллаген мог быть «законсервирован», что создало впечатление геологической молодости костных фрагментов. Опубликованный Верещагиным список млекопитающих насчитывает 15 видов. К нему добавлено несколько видов птиц: орел (*Aquila* sp.; шейный позвонок) из мустьерских слоев, а также ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis* (L., 1758)), сорока (*Pica pica* (L., 1758)) и мелкие воробьиные (Passeriformes) из верхнепалеолитического слоя.

Костные материалы из раскопок М.З. Паничкиной и Е.А. Векиловой были изучены Н.М. Ермоловой (Векилова и др. 1978). К млекопитающим отнесено 1913 остатков от 15 видов. Это те же виды, которые были ранее обнаружены Громовой, только крупный бык определен как *Bison bonasus* L., 1758. Из новых видов добавлены первобытный бык *Bos primigenius* Vojeanus, 1827 (одна кость из мустьерского слоя), лесная куница *Mustela martes* L., 1758 (одна кость из верхнепалеолитического слоя и одна кость из верхнепалеолитического слоя), ласка *Mustela nivalis* L., 1766 (одна кость из мустьерского слоя) и обыкновенная белка *Sciurus vulgaris* L., 1758. Последнее определение было особенно интересным, поскольку обыкновенная белка отсутствует в современной фауне Кавказа (в настоящее время акклиматизирована), но при проверке оно оказалось ошибочным. Перечислены также виды птиц – клушица *Pyrhocorax pyrhocorax* (L., 1758) (четыре кости из мустьерского слоя), альпийская галка *Graculus glandaris* (L., 1766) (нет данных), *Aquila pennata* (Gmelin, 1788) (одна кость из позднего палеолита) и мелкие Passeriformes; всего 14 костей.

Сведения о фаунистических находках из всех ранних сборов (1937–1965 гг.) суммировал археолог В.П. Любин (1989), который охарактеризовал плейстоценовую фауну позвоночных как лесную

и попытался проследить ее изменения на разных хронологических уровнях.

Таким образом, фаунистические материалы из Ахштырской пещеры не были детально описаны, за исключением небольшой статьи В.И. Громовой (1948). Более подробно изучен только пещерный медведь (Baryshnikov 2000).

В ходе данной работы были изучены все старые палеонтологические коллекции, а также впервые определены материалы из раскопок Е.А. Векиловой (1978) и С.А. Кулакова (1996, 1999, 2001, 2005, 2007, 2008 гг.), которые вскрыли более удаленные от входа участки пещерных отложений. Вся ископаемая коллекция хранится в Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге (ЗИН/ЗИН).

В 1999 г., когда автор принимал участие в полевых работах, проводилась выборочная промывка пещерных отложений, позволившая собрать ископаемые остатки грызунов и других мелких позвоночных из отложений верхнего палеолита. Позднее они были добыты и из базальной толщи пещерных напластований.

Самая верхняя часть рыхлых отложений Ахштырской пещеры относится к голоцену и содержит свежие кости диких и домашних животных, характеристика которых не вошла в настоящее исследование. Они происходят из слоев, археологически датированных неолитом и эпохой металла. Из домашних животных здесь присутствуют лошадь, свинья, корова и коза или овца. Найден шейный позвонок (эпистрофей) домашней собаки (ЗИН 21635-1), ранее ошибочно отнесенный к волку (раскопки С.Н. Замятнина).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Поскольку Ахштырская пещера раскапывалась несколькими исследователями и на разных участках, представляется целесообразным дать определение костного материала отдельно для каждого периода археологических работ, что позволяет проследить изменения в костном скоплении по мере продвижения вглубь пещерной полости и не допустить ошибок из-за стратиграфических разночтений в расположении находок (Табл. 1–6).

В общей сложности изученная остеологическая коллекция из всех слоев Ахштырской пещеры содержит 9990 костных фрагментов крупных млекопитающих, из них не менее 7727 приуроче-

Таблица 1. Видовой состав и число остатков крупных млекопитающих из раскопок С.Н. Замятина (1937–1938 гг.).**Table 1.** Species composition and number of remains of large mammals excavated by S.N. Zamyatnin (1937–1938).

Виды (Species) **	Слои (Layers)				
	Нижний мустьерский (Lower Mousterian)	Верхний мустьерский (Upper Mousterian)	Верхнепалеолитический (Upper Paleolithic)	Смесь слоев (mixed layers)	Голоценовый (Holocene)
<i>Lepus europaeus</i>					3/1
<i>Canis lupus</i>	7/1	1			3/1
<i>Vulpes vulpes</i>	5/1	4/1	3/1		
<i>Ursus kudarensis</i>	534/13	861/12	323/7	1599/17	
<i>Ursus arctos</i>	1				1
<i>Meles meles</i>					2/1
<i>Martes sp.</i>		1	2/1		
<i>Equus sp.</i>				1	
<i>Sus scrofa</i>		2/1	9/2		28/2
<i>Capreolus capreolus</i>	1	2/1	1	3/1	26/7
<i>Alces alces</i>			1		
<i>Megaloceros giganteus</i>	2/1				
<i>Cervus elaphus</i>	17/2	1	4/1	3/1	7/1
<i>Bison sp.</i>	6/1	3/2			
<i>Capra caucasica</i>		2/1	4/1		4/1
<i>Ovis orientalis</i>		1	6/1		1
<i>Capra/Ovis</i>	3	1	1		
Итого (Total)	575	879	353	1606	75

** В Табл. 1–6 в числителе указано число костных остатков (MNS), а в знаменателе – минимальное число особей (MNI).

** In Tables 1–6, numerator indicates the number of specimens (MNS), denominator indicates the minimum number of individuals (MNI).

Таблица 2. Видовой состав и число остатков крупных млекопитающих из раскопок М.З. Паничкиной и Е.А. Векиловой (1961 г.).**Table 2.** Species composition and number of remains of large mammals excavated by M.Z. Panichkina and E. A. Vekilova (1961).

Виды (Species)	Слои (Layers)				Шурф и осыпь (Trench and mixed layers)
	1	2	3а	3	
<i>Canis lupus</i>					4/2
<i>Vulpes vulpes</i>					2/1
<i>Ursus arctos</i>		1			1
<i>Ursus kudarensis</i>	11/2	154/4	187/9	193/6	192/6
<i>Martes sp.</i>				2/1	
<i>Mustela nivalis</i>				1	
<i>Panthera spelaea</i>		1			
<i>Lynx lynx</i>					1
<i>Felis silvestris</i>				1	
<i>Sus scropha</i>	2/1				
<i>Capreolus capreolus</i>	6/1				11/2
<i>Cervus elaphus</i>	3/1		2/1	2/1	
<i>Bison sp.</i>	1			1	1
<i>Capra caucasica</i>			1	2/1	2/1
Неопределимые (Indeterminables)	36	31	8	11	4
Итого (Total)	59	187	198	212	218

Таблица 3. Видовой состав и число остатков крупных млекопитающих из раскопок Е.А. Векиловой (1963, 1978 гг.).**Table 3.** Species composition and number of remains of large mammals excavated by E.A. Vekilova (1963, 1978).

Виды (Species)	Слой (Layers)									Смесь слоев (Mixed layers)
	2/1	2/2	2/1-2/2	2/3	3/1	3/2	4/1	5/1	5/2	
<i>Canis lupus</i>	1			1						
<i>Vulpes vulpes</i>	1	1								1
<i>Ursus arctos</i>	6/3									
<i>Ursus kudarensis</i>	249/4	270/5	29/4	84/3	61/2	64/3	38/3	56/2	14/2	96/3
<i>Martes sp.</i>	1									
<i>Mustela nivalis</i>				1						
<i>Sus scrofa</i>	3/2	1								
<i>Capreolus capreolus</i>				1	1					1
<i>Alces alces</i>	3/1									
<i>Cervus elaphus</i>		2/1				1				1
<i>Capra caucasica</i>	11/2			5/1						2/1
Неопределимые (Indeterminables)	15	12	30	30	10	47	98	116	14	59
Итого (Total)	290	286	59	122	72	112	136	172	28	160

Таблица 4. Видовой состав и число костных остатков крупных млекопитающих из раскопок С.А. Кулакова (1996, 1999, 2001 гг.).**Table 4.** Species composition and number of remains of large mammals excavated by S.A. Kulakov (1996, 1999, 2001).

Виды (Species)	1994		1999					2001	
	Осыпь (Mixed layers)	Слой (Layers)					Шурф 1 (Trench 1)	Шурф 2 (Trench 2)	
		1	2/1-2	2/3	3	4/1			2
<i>Lepus europaeus</i>								3/1	
<i>Marmota sp.</i>	1								
<i>Canis lupus</i>								1	
<i>Vulpes vulpes</i>						1			
<i>Ursus kudarensis</i>	114	6	14	29	63	2	427		198
<i>Martes sp.</i>							1		1
<i>Mustela cf. eversmanii</i>							1		
<i>Panthera pardus</i>							1		
<i>Sus scrofa</i>	1						79/1		3/1
<i>Capreolus capreolus</i>									1
<i>Cervus elaphus</i>							1		
<i>Capra/Ovis</i>	4								1
Неопределимые (Indeterminables)	375	3	2	79	200	25	1033		232
Итого (Total)	496	9	16	108	265	27	1547		436

Таблица 5. Видовой состав и число костных остатков крупных млекопитающих из раскопок С.А. Кулакова (2005 г.).**Table 5.** Species composition and number of remains of large mammals excavated by S.A. Kulakov (2005).

Виды (Species)	Слой и горизонты (Layers and horizons)										Осыпь (Mixed layers)
	2/3–5	3/1					3/2	4/1	4/2	5/1	
		1	1/2	2	3/4	4					
<i>Aves</i>											1
<i>Chiroptera indet.</i>			2	2							
<i>Ursus kudarensis</i>	40/2	117/2	90/2	57/3	78/2	51/2	58/2	31/2	24/1	17/1	20/1
<i>Martes foina</i>			1								
<i>Gulo gulo</i>		1	1								
<i>Capreolus capreolus</i>			1								1
<i>Cervus elaphus</i>						1					
<i>Capra caucasica</i>											1
Неопределимые (Indeterminables)	84	248	306	12	74	25	37	18	18	29	53
Итого (Total)	124	366	401	71	152	77	95	39	42	36	69

Таблица 6. Видовой состав и число костных остатков крупных млекопитающих из раскопок С.А. Кулакова (2007, 2008 гг.).**Table 6.** Species composition and number of remains of large mammals excavated by S.A. Kulakov (2007, 2008).

Виды (Species)	Слой и горизонты (Layers and horizons)											Осыпь (Mixed layers)
	5/1				5/2	6/1					6/1–7	
	1	2	3	«яма» ("pit")		1	2	2–1	2–2	2–3		
<i>Vulpes vulpes</i>						1						
<i>Ursus kudarensis</i>	6/1	23/1	98/2	16/1	36/1	337/2	168/2	97/2	86/2	87/2	7/1	45/1
<i>Capra/Ovis</i>												1
Неопределимые (Indeterminables)	131	181	660	125	32	1010	591	651	1048	17	651	64
Итого (Total)	137	204	758	131	68	1348	759	737	191	24	737	110

ны к плейстоценовым слоям. Если к этому добавить мелкие осколки, то остеологическая коллекция возрастет до 13000 фрагментов. Учтено 6905 костей и зубов кударского пещерного медведя; некоторые из них, встреченные в пачке голоценовых отложений, попали туда из более древних слоев. Большинство мелких костных фрагментов, отнесенных к группе «неопределимые» также, скорее всего, принадлежат этому виду. На всех участках пещеры доля медвежьих костей в плейстоценовых слоях превышает 95%.

Ископаемые остатки мелких позвоночных в Ахштырской пещере редки. Промывка отложений, выполненная в 1999 г., показала, что зубы

и кости грызунов хорошо сохранились в слое 2 (Табл. 7). В слое 3 их численность резко падает, а в слое 4 найдены только несколько зубных фрагментов. Первоначально промывка нижних слоев 5–6 не дала фаунистического материала, но в 2007 и 2008 гг. в них было обнаружено несколько изолированных зубов грызунов, в том числе в базальной части слоя 6/1.

Определение костного материала проводилось в камеральных условиях с использованием сравнительной остеологической коллекции ЗИН. Подсчитывалось общее количество ископаемых фрагментов (MNS) и минимальное число особей (MNI). Последний показатель определялся под-

Таблица 7. Видовой состав и число костей и зубов мелких позвоночных, найденных при промывке пещерных отложений в 1999, 2007 и 2008 гг.**Table 7.** Species composition and number of bones and teeth of smaller vertebrates found as a result of sediment washing in 1999, 2007 and 2008.

Виды (Species)	Слои и горизонты (Layers and horizons)									
	2/1	2/2		2/3		3/1	4/1	5/1	6/1	
		1	2	1	2				1-2	2-1
<i>Salmo trutta labrax</i>		4	1	1	1					
Amphibia										1
Reptilia		2	1							1
<i>Sorex satunini</i>		1								
<i>Sorex volnuchini</i>		1								
<i>Sorex cf. raddei</i>		1								
<i>Sorex</i> sp.		1	4	1	2					
Chiroptera indet.		18	21	1	22					
<i>Spalax microphthalmus</i>										1
<i>Syloaemus</i> sp.			1		1					
<i>Cricetus cricetus</i>		1								
<i>Prometheomys schaposhnikovi</i>			1							
<i>Arvicola cf. chosaricus</i>						1		1	4	
<i>Arvicola cf. kalmankensis</i>										2
<i>Chionomys roberti</i>			1	1	2			1	1	
<i>Microtus majori</i>	1				1					
<i>Microtus arvalis</i>		1			2					
Arvicolinae indet.	1	6	13	2	8		1		14	

счетом левых и правых костей и зубов, с учетом их индивидуального возраста и половой принадлежности. В нижних слоях, где кости сильно разрушены, он явно занижен.

При измерении костей млекопитающих использована стандартная схема снятия промеров (von den Driesch 1976). Черепа и зубы пещерного медведя измерялись по методике, опубликованной ранее (Baryshnikov 1998; Барышников 2007). Измерения проводились с помощью штангенциркуля с точностью до 0.1 мм. Метрические данные обрабатывались с использованием факторного анализа и дискриминантного анализа из пакета многомерной статистики STATISTICA 6.0.

Обозначения промеров зубов: L – наибольшая длина (мезио-дистальный диаметр), La – передняя длина зубной коронки (для M1), Lm – длина

метакона, Lp – задняя длина зубной коронки (для M1), Lpa – длина паракона, Lta – длина талонида (для m2 лабиальная и лингвальная), Ltr – длина тригонида (для m2 лабиальная и лингвальная), R – расстояние от переднего края протокона до заднего края коронки (для P4), R1 – расстояние между вершинами параконида и метаконида (для p4), W – наибольшая ширина (букко-лингвальный диаметр), Wa – ширина передняя (для M2), Wmin – ширина минимальная (для m1), Wp – ширина задняя (для M2), Wta – ширина талонида, Wtr – ширина тригонида.

Обозначения промеров позвонков: BFcd – ширина каудальной суставной фасетки, BFcr – ширина краниальной суставной фасетки, BRacd – ширина в каудальных суставных отростках, BRacr – ширина в краниальных суставных отрост-

ках, GL – наибольшая длина, GLF – наибольшее расстояние от Facies articularis cranialis до Facies articularis caudalis, GLPa – наибольшее расстояние между краниальным и каудальным суставными отростками, LAd – длина дорсальной дуги посередине, LAPa – длина гребня эпистрофея, включая каудальный суставной отросток, LCDe – длина тела эпистрофея, включая зубовидный отросток, H – наибольшая высота, HFcd – высота каудальной суставной фасетки, HFcg – высота краниальной суставной фасетки, PL – физиологическая длина тела позвонка, SBV – наименьшая ширина позвонка.

Обозначения промеров костей конечностей:

Vd – ширина дистальная, Vr – ширина проксимальная, Dd – переднезадний диаметр дистальный, DLS – диагональная длина подошвы 3-й фаланги, Dr – переднезадний диаметр проксимальный, GD – наибольший переднезадний диаметр (глубина); GL – наибольшая длина, Ld – длина дорсальной поверхности, MBS – ширина подошвы посередине, SD – наименьшая ширина диафиза.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Рыбы (Pisces)

При промывке слоя 2 найдено несколько мелких рыбьих костей, принадлежащих, вероятно, ручьевой форели, т. е. пресноводной расе черноморского лосося (*Salmo trutta labrax* Pallas, 1811) (Табл. 7). На Кавказе кости мелкой форели нередко встречаются в современных пещерных отложениях, в которые они попадают из погадок сов.

Земноводные (Amphibia) и пресмыкающиеся (Reptilia)

В пещере найдено несколько мелких костей лягушек (*Rana* sp.) и ящериц (*Lacerta* sp.).

Птицы (Aves)

Остатки птиц из Ахштырской пещеры принадлежат к 11 видам (определение А.В. Пантелева, О.Р. Потаповой и Г.Ф. Барышникова). В слое 3 найдено 3 вида: деревенская ласточка (*Hirundo rustica* L., 1758), клушица (*Pyrhcorax pyrhcorax* (L., 1758)), альпийская галка (*Graculus graculus* (L., 1766)). Семь видов определено из слоя 2:

ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis* (L., 1758)), беркут (*Aquila chrysaetos* (L., 1758)), скалистый голубь (*Columba livia* Gmelin, 1789), жаворонок (*Melanocorypha* sp.), поползень (*Sitta europaea* L., 1758), сорока (*Pica pica* (L., 1758)), клушица (*Pyrhcorax pyrhcorax*). Кости еще трех видов происходят из смешанных слоев: фазан (*Phasianus colchicus* L., 1758), дрозд-рябинник (*Turdus pilaris* L., 1758), альпийская галка (*Pyrhcorax graculus*).

Таким образом, плейстоценовая авифауна Ахштырской пещеры представлена преимущественно лесными видами (тетеревятник, беркут, поползень, рябинник) и видами, ассоциированными со скальным рельефом (деревенская ласточка, сизый голубь, клушица, альпийская галка). Присутствуют также птицы, живущие в густых зарослях (фазан) и встречающиеся на открытых пространствах (жаворонок). Особо следует отметить альпийскую галку, которая в настоящее время на Кавказе даже зимой не встречается ниже 1800 м (Рустамов 1954).

Млекопитающие (Mammalia)

Насекомоядные (Eulipotyphla)

В слое 2 были собраны кости конечностей и нижнечелюстные фрагменты землероек. Они принадлежат бурозубке Сатунина (*Sorex satunini* Ognev, 1922), бурозубке Волнухина (*Sorex volnuchini* Ognev, 1922) и бурозубке Радде (*Sorex cf. raddei* Satunin, 1895) (определение М.В. Зайцева). Все три вида обычны в современных лесных и луговых биоценозах Западного Кавказа (Zaitsev and Baryshnikov 2002).

Рукокрылые (Chiroptera)

Остатки летучих мышей представлены преимущественно обломками трубчатых костей, трудных для определения. Н.К. Верещагин (1959) указывает для Ахштырской пещеры большого подковоноса (*Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774)), который ныне распространен по всему Закавказью.

Зайцеобразные (Lagomorpha)

Из слоя 2 происходят несколько обломков трубчатых костей зайца-русака (*Lepus europaeus*

Pallas, 1778). В настоящее время русак встречается по всему Черноморскому побережью Кавказа (Верещагин, 1959).

Грызуны (Rodentia)

При промывке пещерных отложений найдены кости и зубы грызунов, принадлежащих 10 видам (Табл. 7). Большинство из них характерно для лесных и пойменных биотопов, это – лесная мышь (*Sylvaemus* sp.), водяная полевка (*Arvicola* cf. *chosaricus* Alexandrova, 1976), полевка Роберта (*Chionomys roberti* Thomas, 1906), кустарниковая полевка (*Microtus majori* Thomas, 1906).

Полевка Роберта представлена как в верхних слоях, так и в слоях 5/1 и 6/1. Длина и ширина нижнего коренного зуба м3 (1.7 и 0.85 мм, соответственно) типичны для этого вида. Он обычен в современной фауне лесной зоны Западного Кавказа, где тяготеет к влажным участкам речных долин. Найден в фауне палеолитических стоянок Северного Кавказа: в Треугольной пещере и пещере Матузка (Барышников и Голованова 1989; Nadachowski and Baryshnikov 1991).

Некоторые виды плейстоценового комплекса грызунов связаны со степями и лугами: обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* (Pallas, 1778)). Ныне хомяк по Черноморскому побережью доходит до Гагры, но в плейстоцене он проникал еще южнее, до Абхазии (Бурчак-Абрамович 1980).

Примечательна находка в слое 6/1 (гор. 2–1) нижнего м1 (длина 2.6 мм, ширина 2.3 мм) обыкновенного слепыша (*Spalax microphthalmus* Gldenstaedt, 1770) (Рис. 2А). По размеру и строению он соответствует зубам *S. microphthalmus* из пещеры Матузка на Северном Кавказе (Барышников и Голованова 1989). Вид найден в фаунистических комплексах многих палеолитических стоянок Северного Кавказа, но впервые зарегистрирован в Сочинском Причерноморье. В современной фауне он ассоциируется с открытыми местообитаниями, преимущественно степными, и избегает лесных массивов. Проникновение слепыша в район Ахштырской пещеры могло произойти с севера вдоль черноморского побережья или через горные перевалы в одну из сухих эпох плейстоцена при аридизации горных ландшафтов северо-западного Кавказа.

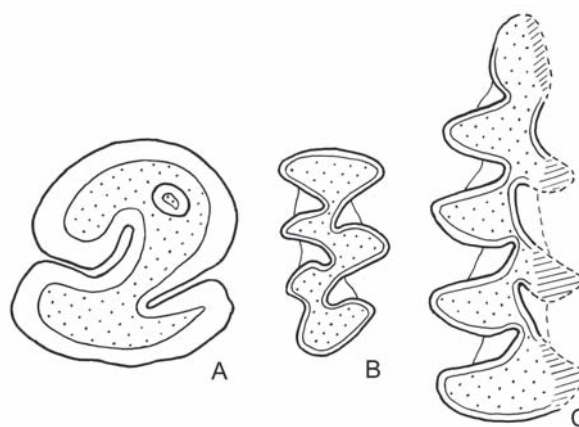


Рис. 2. Зубы плейстоценовых грызунов из слоя 6/1 в Ахштырской пещере; жевательная поверхность: А – *Spalax microphthalmus*, м1; В – *Arvicola* cf. *chosaricus*, М3; С – *Arvicola* cf. *kalmankensis*, м1.

Fig. 2. Fossil rodent teeth from layer 6/1 in Akhstyrskaya Cave; occlusal view: А – *Spalax microphthalmus*, м1; В – *Arvicola* cf. *chosaricus*, М3; С – *Arvicola* cf. *kalmankensis*, м1.

В шурфе 1996 г. найдена локтевая кость сурка (*Marmota* sp.). Сурок впервые встречен в палеолите Причерноморья. Кость происходит, вероятно, из отложений финальной стадии плейстоцена, поскольку в пещере Кударо 3 в Южной Осетии для фауны эпохи мезолита/верхнего палеолита характерен кавказский сурок (*Marmota paleocaucasica* Baryshnikov, 1980) (Барышников 1980). Весьма вероятно, что именно этот вид встречен в Ахштырской пещере. Он населял, вероятно, пояс лугов выше границы леса. К альпийской зоне приурочена также прометеева полевка (*Prometheomys schaposchnikovi* Satunin, год), один зуб которой встречен в низах слоя 2/2.

Особый интерес для определения стратиграфического положения пещерных слоев представляют зубы водяной полевки (род *Arvicola* Lacpde, 1799) из нижних уровней Ахштырской пещеры. Три верхних коренных зуба из слоя 6/1 по размерам немного меньше, чем зубы современного вида *A. terrestris* (L., 1758) с Кавказа. Длина/ширина (мм): М1 3.45, 1.85; М2 2.45, 1.55; М3 2.4, 1.25. Такие же небольшие размеры зубов имела водяная полевка из Кударских пещер (Барышников и Баранова, 1983). Эмаль тонкая, на передних и задних концах зубцов она равновеликая (К=100%). На М3 дентиновые поля задней непарной петли слиты с метаконом (Рис. 2Б). Этот признак, а также размеры и пропорции зубов сближают во-

дьяную полевку из слоя 6/1 в Ахштырской пещере с полевкой из нижних мустьерских слоев 5–6 пещеры Матузка на Северном Кавказе, которая была определена как *A. cf. chosaricus* (Барышников и Голованова, 1989). Типичные для этого таксона размеры имеет нижний коренной зуб m2 (длина 1.7, ширина 0.85 мм), найденный в этом же слое Ахштырской пещеры.

Еще два нижних коренных зуба m1 и m2 водяной полевки происходят из нижней части слоя 6/1 (гор. 2–1) (Рис. 2В). Их длина/ширина (мм): m1 4.3/1.75; m2 2.3/1.4. По длине m1 эта полевка несколько крупнее, чем *A. cf. chosaricus* из слоев 5–6 в пещере Матузка, приближаясь к таковым современного вида *Arvicola terrestris* с Кавказа. Индекс длины антероноидного отдела m1 из Ахштырской пещеры (относительно наибольшей длины зуба) составляет 40.7%, как и у зубов водяной полевки из пещеры Матузка. Эмаль тонкая (0.01 мм), соотношение ее толщины на передних и задних стенках призмы мимомисного типа (SDQ-индекс равен 133.3), а не равновеликая, как у полевки из пещеры Матузка и выше лежащих слоев Ахштырской пещеры. Эти признаки позволяют считать полевку из слоя 6/1, гор. 2–1 более архаичной.

В Восточной Европе водяные полевки с эмалью мимомисного типа известны из лихвинских фаун раннего среднего плейстоцена как *A. cantianus* Hinton, 1910 (= *A. mosbachensis* (Schmidtgen, 1911)) (Markova 2006). Их размеры, однако, гораздо меньше (Маркова 1982). Этих полевок сменяют полевки с равновеликой эмалью из хазарского териокомплекса, которых часто рассматривают как самостоятельный вид *A. chosaricus* Alexandrova. По длине m1 они также мельче, чем полевка из слоя 6/1 в Ахштырской пещере (Агаджанян и Ербаева, 1983). Крупные водяные полевки появляются в Восточной Европе в фаунах последнего межледниковья, но дифференциация эмали у них уже такая же, как у современного вида *A. terrestris* (Markova 2006).

Крупными размерами и эмалью мимомисного типа водяная полевка из слоя 6/1 сходна с *A. kalmankensis* Zazhigin, 1980 из местонахождения Калманка в Западной Сибири. По мнению Зажигина (1980, с. 132), описавшего этот вид, он представляет «звено в истории рода *Arvicola*, следующее за *A. mosbachensis*». Возраст фауны местонахождения Калманка определяется как

среднеплейстоценовый (аналог сингильского фаунистического комплекса). Я обозначаю находку из Ахштырской пещеры как *A. cf. kalmankensis*. Она позволяет относить время формирования базальной части слоя 6/1 (гор. 2–1) в Ахштырской пещере к середине среднего плейстоцена. Было показано (van Kolfschoten, 1990), что водяные полевки современной фауны Закавказья и Малой Азии имеют архаичный тип эмали, так что приведенная датировка может рассматриваться только как оценка нижнего предела временного интервала накопления слоя 6. Вместе со слепышом эту полевку следует считать северным вселенцем в плейстоценовой фауне стоянки.

Хищные (Carnivora)

Волк (*Canis lupus* L., 1758)

Кости волка приурочены преимущественно к мустьерским слоям, только 2 экземпляра найдены в слое 2. Четвертая плюсневая кость Mt 4 (ЗИН 21633-1) имеет наибольшую длину (83.6 мм), характерную для *C. lupus*. У пятой плюсневой кости Mt 5 (ЗИН 21633-2) из нижнего мустьерского уровня дистальная ширина составляет 10.4 мм. Третья метакарпальная кость Mc 3 (ЗИН 21635) из неолитического слоя имеет наибольшую длину 83.3 мм и дистальную ширину 11.8 мм. Волк обычен в палеолитической фауне Кавказа.

Промеры (мм): четвертая плюсневая – GL=83.6, Vp=9.4, Dp=12.8, SD=7.7, Vd=11.3, Dd=11.4.

Обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes* (L., 1758))

Ископаемые остатки лисицы найдены во всех культурных слоях. По величине они незначительно отличаются от соответствующих скелетных элементов современной кавказской лисицы. Нижний клык (c1) из нижнего мустьерского уровня (ЗИН 21637-3) имеет 6.3 мм в длину и 4.6 мм в ширину. Два обломка лучевой кости из того же слоя различаются по дистальной ширине, что позволяет отнести их соответственно к самцу (ЗИН 21637-2) и к самке (ЗИН 21637-1). Обломок большеберцовой кости (ЗИН 21636) найден в верхнемустьерском слое. Изолированный нижний хищнический зуб m1, обнаруженный в слое 6/1, несколько крупнее, чем этот зуб у среднеплейсто-

ценового вида *V. praeglacialis* Kormos, 1932, и соответствует промерам m1 как у современной лисицы с Северного Кавказа, так и у вымершего подвида *V. vulpes jansoni* Bonifay из среднего плейстоцена Франции (грот Эскаль) (Bonifay 1971). Остатки обыкновенной лисицы встречаются во многих палеолитических памятниках Кавказа.

Промеры (мм): m1 – L=15.2, Lta=4.8, W=5.9; лучевая – SD=8.7, Bd=15.9, 17.0; третья пястная – GL=52.8, Bp=5.5, Dp=7.3, SD=4.0, 5.0, Bd=6.1, 7.7, Dd=6.2, 6.3; пятая пястная – SD=5.1, Bp=7.8, Dp=6.3; большеберцовая – Bd=16.4.

Кударский пещерный медведь (*Ursus kudarensis* Baryshnikov, 1985)

Кости и зубы кударского пещерного медведя доминируют во всех плейстоценовых слоях. Как уже было отмечено ранее, их относительное обилие возрастает по разрезу сверху вниз: до 98% на уровне верхнего мустье и до 100% в базальной части слоя 6/1. Большинство позвонков, ребер, трубчатых и плоских костей представлено фрагментами; целыми сохранились лишь изолированные зубы и короткие кости дистальных отделов конечностей. Такая фрагментарность затрудняет морфологическую характеристику выборки. Кроме того, большинство щечных зубов имеют сильную изношенность зубных коронок.

Предыдущие исследователи относили пещерного (спелеарктосного) медведя из Ахштырской пещеры, как и из других пещер Кавказа, к большому пещерному медведю *U. (Spelearctos) spelaeus* Rosenmüller, 1794, характерному для позднего плейстоцена Европы (Громова 1948; Громов 1948; Верещагин 1959; Бурчак-Абрамович и Церетели 1977). Детальное изучение зубных признаков выявило, однако, большое морфологическое сходство пещерного медведя из Ахштырской пещеры с таковым из мустьерской фауны пещер Кударо 1 и Кударо 3 в Южной Осетии, который был описан как подвид архаичного вида *U. deningeri kudarensis* (Baryshnikov, 1998, 2000). Результаты изучения древней митохондриальной ДНК показали принадлежность кударского пещерного медведя к отдельной гаплогруппе, что допускает его видовую самостоятельность (Knapp et al. 2009; Rabeder et al. 2010).

Описание и сравнение. *Череп.* На стратиграфическом уровне верхнего мустье найден почти



Рис. 3. Череп кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) из Ахштырской пещеры (ЗИН 32134) сбоку.

Fig. 3. Skull of Kudaro cave bear (*Ursus kudarensis*) from Akhstyrskaya Cave (ZIN 32134) in lateral view.

полный осевой череп (ЗИН 32134, Рис. 3) со стертymi щечными зубами (раскопки Векиловой, 1978 г.). Он имеет очень крупные размеры (кондилобазальная длина 454 мм), позволяющие отнести его к самцу, поскольку самцы у пещерных медведей (например, у *Ursus spelaeus*) были значительно крупнее самок (Grandal 'Anglade and López-González 2005).

По размерам найденный череп лишь немногим уступает крупнейшим экземплярам *U. spelaeus* из Европы, например, из Драконовой пещеры (Drachenhöhle) в Альпах (Marinelli 1931). Лобный профиль его с крутым изломом, передние премоляры отсутствуют, как у всех спелеарктосных медведей.

Пропорции черепа из Ахштырской пещеры сходны с таковыми типового экземпляра *U. kudarensis* из мустьерского слоя 3 в пещере Кударо 3 в Южной Осетии (Табл. 8). По 19 черепным измерениям был проведен анализ главных компонент, в который включены 2 выборки самцов пещерных медведей из позднего плейстоцена: 1) *U. kudarensis*, Кавказ, 2) *U. spelaeus*, Европа и Урал. Большинство промеров (41.8% дисперсии) вошло в первый фактор (Factor 1), второй фактор (Factor 2) включает длину зубного ряда C1–M2 и ширину височного сужения (16.1% дисперсии). В факторном пространстве выборки хорошо разошлись по второму фактору, и череп из Ахштырской пещеры оказался в пределах группы *U. kudarensis* (Рис. 4). От *U. spelaeus* этот вид отличается меньшими размерами щечных зубов и более широкой мозговой коробкой.

Зубы. Резцы и клыки крупные, обычного для пещерных медведей строения. Размеры зубов варьируют в зависимости от их половой при-

Таблица 8. Размеры (мм) черепов самцов *Ursus kudarensis*.
Table 8. Skull measurements (mm) in males of *Ursus kudarensis*.

Промеры (Measurements) *	Ахштырская пещера (Akhstyrskaya Cave)	Пещера Кударо 3 (Kudaro 3 Cave)
	ZIN 32134, sen.	ZIN 31260, sen, голотип (holotype)
Общая длина (Total length)	499	478
Кондилобазальная длина (Condylobasal length)	454	443
Основная длина (Basal length)	432	415
Длина мозгового отдела (Upper neurocranium length)	298	274
Длина лицевого отдела (Facial length)	249	242
Лицевая длина ("Snout" length)	183	188
Длина C1-M2 (Length row C1-M2)	167	167
Длина P4-M2 (Length row P4-M2)	98.1	90.9
Скуловая ширина (Zygomatic breadth)	318	290
Ширина мозговой коробки (Neurocranium breadth)	119	119
Ширина височного сужения (Least breadth of skull)	113.5	114
Межглазничная ширина (Frontal breadth)	171	170
Ширина в затылочных мыщелках (Breadth of the occipital condyles)	88.5	81
Мастоидная ширина (Greatest mastoid breadth)	241	242
Наибольшая ширина костного неба (Greatest palatal breadth)	133	110
Ширина в клыках (Breadth at the canine alveoli)	122	116
Наибольшая диаметр глазницы (Greatest inner height of the orbit)	64	75
Высота черепа (Skull height)	159	147

* Von den Driesch 1976.

надлежности, у резцов они меняются кроме того от степени стертости зубной коронки (особенно ширина). Результаты измерений резцов и клыков приведены в Табл. 9. Размеры резцов оказались сходными с таковыми *U. spelaeus* из Крыма и Одессы (Барышников 1987).

У самцов пещерного медведя клыки заметно крупнее, чем у самок (Кобу 1949; Kurtén 1955). Поэтому при разделении образцов по половой принадлежности используют характер частотного распределения ширины эмалевой коронки, измеренной у ее основания. Промер дает четкое бимодальное распределение для многих выборок *U. spelaeus* (Kurtén 1955).

Распределение ширины верхнего и нижнего клыков в материале из Ахштырской пещеры имеет унимодальный характер (Рис. 5). Размеры клыков существенно варьируют на разных стра-

тиграфических уровнях, и предварительно это объяснялось разным соотношением в выборках самцов и самок (Baryshnikov 2009). Однако с учетом размерных критериев, полученных при разделении самцов и самок *U. spelaeus* в выборках из Драконовой пещеры в Австрии, из окрестностей Одессы на Украине (Kurtén 1955) и из пещеры Поточка Жиялка (Potočka Zijalka) в Словении (Debeljak 2004), большинство экземпляров в исследуемой коллекции следует признать самцами. Для верхнего клыка к самцам отнесены экземпляры с шириной более 19 мм, для нижнего клыка – более 18 мм.

Ursus spelaeus имел более массивные клыки, чем у архаичного вида *U. deningeri* von Reichenau, 1904 из среднего плейстоцена Европы (Kurtén 1969; Baryshnikov 2006). Мои наблюдения показали, что среднее значение ширины верхнего клыка у сам-

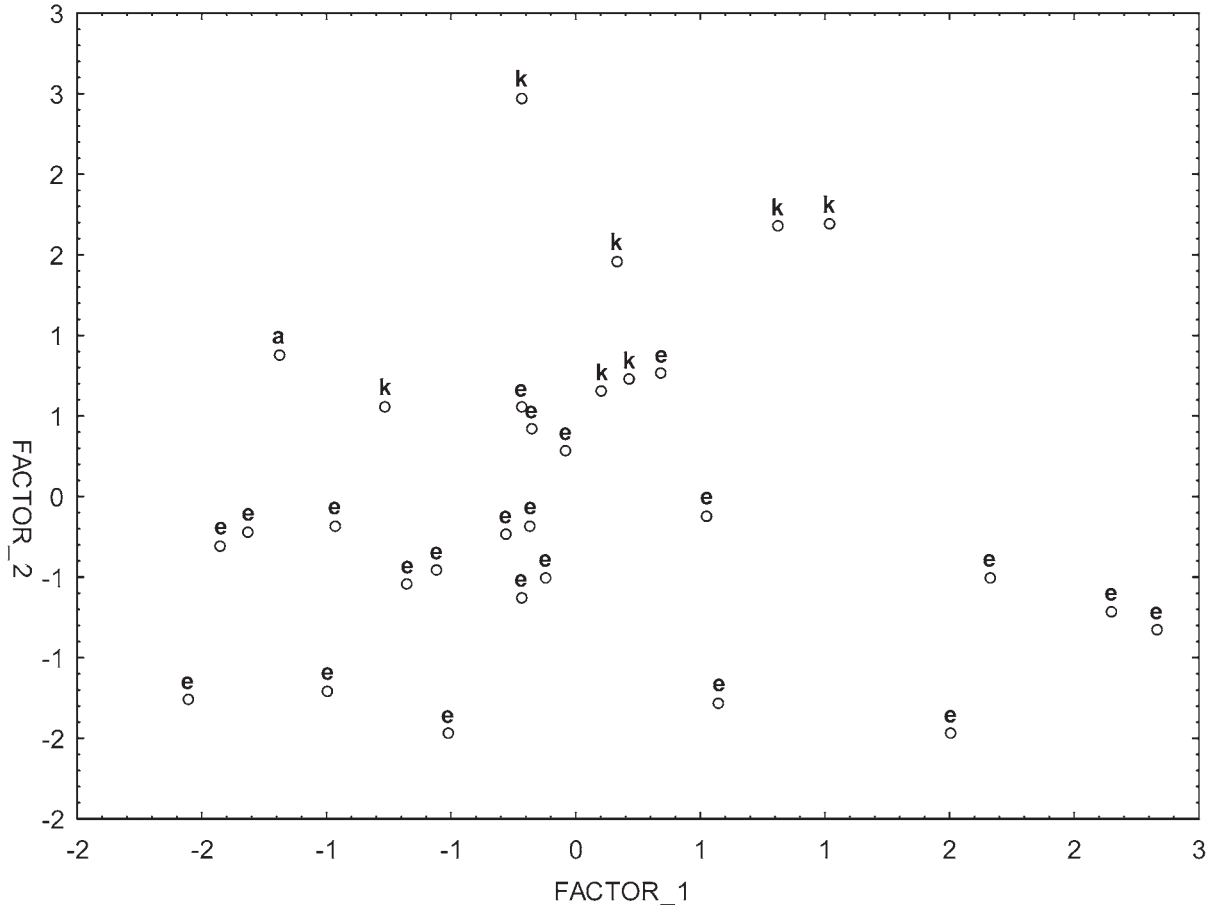


Рис. 4. Анализ главных компонент по промерам черепов пещерных медведей: *Ursus kudarensis*, Кавказ: а – Ахштырская пещера, k – другие местонахождения; *U. Spelaea*: e – Европа и Урал.

Fig. 4. Plot of factor scores of Factor 1 and Factor 2 from principal components analysis of cave bear skulls. *Ursus kudarensis*, Caucasus: a – Akhstyrskaya Cave, k – other Caucasian localities; *U. spelaea*: e – Europe and Urals.

цов *U. spelaeus* из пещеры Цоолитен (Zoolithen) в Германии составляет 22.51 мм (19.8–25.5 мм, $n = 7$), из Драконовой пещеры (Drachenhöhle) в Австрии – 22.29 мм (19.6–26.3 мм, $n = 16$); у *U. deningeri* из местонахождения Мосбах оно равно 18.41 мм (17.3–20.5 мм, $n = 8$). *U. kudarensis* из Ахштырской пещеры по этому показателю (21.54 мм, см. Табл. 9) занимает промежуточное положение. Следует отметить, что самые крупные экземпляры клыков в Ахштырской пещере приурочены к верхним мустьерским слоям.

Щечные зубы у самцов спелеарктосов в среднем крупнее, чем у самок, но эти различия менее выражены, чем в размерах резцов и клыков (Kurtén 1955). Поэтому измерения щечных зубов из Ахштырской пещеры даны суммарно, без раз-

деления их по полу (Табл. 10, 11). Зубные размеры у экземпляров из разных слоев различаются слабо. Достоверные отличия между выборками из слоев 3 и 4 обнаружены лишь для ширины р4 ($t = 2.27$, $0.02 < P < 0.05$) и для длины m2 ($t = 2.47$, $0.01 < P < 0.02$).

По наибольшей длине щечные зубы из Ахштырской пещеры соответствуют таковым *U. kudarensis* из мустьерских слоев пещеры Кударо 3 в Южной Осетии (Baryshnikov 1998) и только р4 ($t = 3.69$) и m2 ($t = 3.43$) оказались в среднем длиннее. Большинство зубов (P4, M1, m1, m2, m3) заметно короче, чем таковые у *U. spelaeus* (Барышников 2007).

По наибольшей ширине зубные выборки из Ахштырской пещеры и из пещеры Кударо 3 имеют

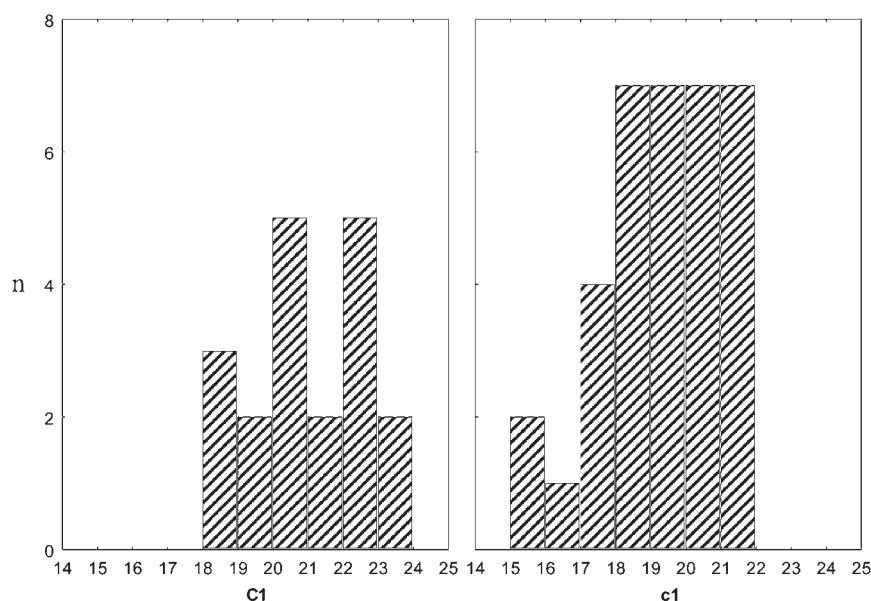


Рис. 5. Частота распределения ширины верхнего (C1) и нижнего (c1) клыков (мм) кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) в Ахштырской пещере.

Fig. 5. Frequency distribution of upper (C1) and lower (c1) canine width (in mm) in *Ursus kudarensis* from Akhstyrskaya Cave.

Таблица 9. Размеры (мм) резцов и клыков *Ursus kudarensis*.

Table 9. Measurements (mm) of incisors and canines in *Ursus kudarensis*.

Промеры (Measurements)	Самцы (Males)				Самки (Females)			
	n	lim	\bar{x}	σ	n	lim	\bar{x}	σ
Резцы (Incisors)								
I1 L	15	10.4–12.5	11.28	0.57	3	9.7–10.4	10.07	–
I2 W	15	8.3–9.8	8.98	0.42	3	7.8–9.7	8.77	–
I2 L	14	12.2–14.0	12.96	0.67	2	11.7, 11.9	–	–
I2 W	14	9.2–11.6	10.22	0.77	2	9.1, 9.3	–	–
I3 L	76	13.2–18.0	14.39	0.97	17	11.3–13.1	12.71	0.48
I3 W	76	10.7–15.2	12.67	0.98	17	10.5–12.6	11.71	0.60
i1 L	11	9.0–10.1	9.49	0.36	3	8.7–8.9	8.83	–
i1 W	11	5.5–7.3	6.39	0.47	2	5.9, 6.5	–	–
i2 L	11	11.2–12.2	11.72	0.32	1	10.8	–	–
i2 W	11	7.2–9.5	8.99	0.67	1	8.9	–	–
i3 L	15	11.1–13.4	12.29	0.54	3	10.8–12.4	11.37	–
i3 W	15	10.7–13.1	12.05	0.77	3	8.9–12.0	10.63	–
Клыки (Canines)								
C1 L	14	21.8–30.6	26.57	2.19	3	20.7–23.9	22.35	–
C1 W	16	19.2–23.8	21.54	1.38	3	18.5–19.0	18.77	–
c1 L	30	23.2–29.5	26.51	1.70	7	19.7–26.0	22.19	2.05
c1 W	28	18.3–21.9	20.09	1.11	7	15.5–17.8	16.86	0.93

Таблица 10. Размеры (мм) верхних щечных зубов *Ursus kudarensis*.**Table 10.** Measurements (mm) of upper cheek teeth in *Ursus kudarensis*.

Промеры (Measurements)	n	lim	\bar{x}	σ
P3 L	4	6.7–10.0	8.70	1.42
P3 W	4	6.3–6.8	6.61	0.22
P4 L	17	17.3–21.2	19.39	1.17
P4 Lpa	8	10.5–13.6	12.14	0.97
P4 W	16	13.6–17.1	15.15	1.14
P4 R	8	13.9–17.6	15.99	1.29
M1 L	17	24.0–28.8	26.93	1.39
M1 La	6	12.2–14.4	13.25	0.82
M1 Lp	6	12.9–14.8	14.05	0.68
M1 Lpa	6	9.5–10.4	9.90	0.33
M1 Lme	5	8.3–10.1	9.10	0.67
M1 W	17	17.5–21.8	20.07	1.22
M2 L	19	39.2–48.4	44.25	2.15
M2 Lpa	9	11.3–15.0	13.21	0.96
M2 Lme	9	10.5–13.7	11.78	1.04
M2 Wa	20	21.0–26.0	23.39	1.40
M2 Wp	8	17.5–21.6	19.87	1.47

Таблица 11. Размеры (мм) нижних щечных зубов *Ursus kudarensis*.**Table 11.** Measurements (mm) of lower cheek teeth in *Ursus kudarensis*.

Промеры (Measurements)	n	lim	\bar{x}	σ
p4 L	39	14.2–17.7	16.03	0.98
p4 W	39	9.5–12.6	11.04	0.63
p4 Rl	6	5.6–6.9	6.27	0.56
m1 L	15	26.0–29.2	27.86	0.89
m1 Ltr	3	16.4–17.6	17.10	-
m1 Wtr	3	11.7–12.2	11.87	-
m1 Wta	21	13.6–16.1	15.09	0.71
m1 Wmin	8	12.1–14.1	13.06	0.58
m2 L	40	27.0–31.9	29.16	1.18
m2 Ltrla	11	14.9–18.6	17.16	1.24
m2 Ltrli	10	14.1–16.6	15.24	0.87
m2 Ltala	10	11.3–14.4	12.20	1.08
m2 Ltali	9	11.8–16.3	13.33	1.37
m2 Wtr	12	16.8–21.3	18.18	1.14
m2 Wta	40	17.6–22.0	19.94	1.10
m3 L	55	22.7–29.3	25.38	1.50
m3 Lta	18	6.8–13.4	9.49	1.94
m3 Wtr	52	16.7–23.9	19.56	1.24
m3 Wta	17	13.2–19.7	16.84	2.09

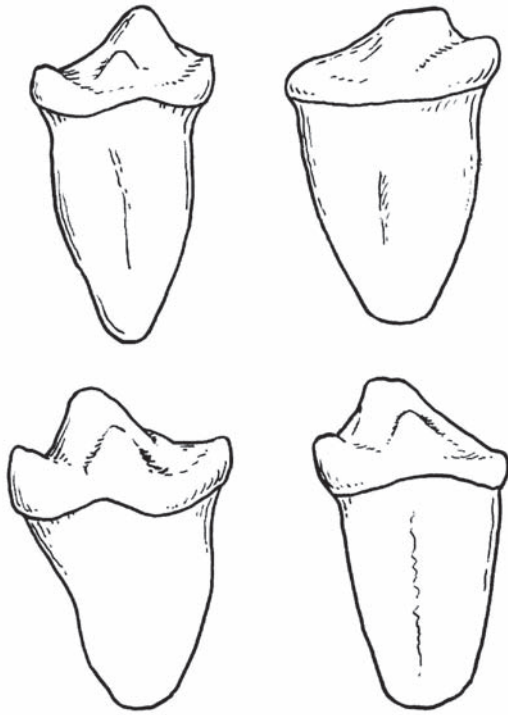


Рис. 6. Строение четвертого нижнего премоляра p4 у кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) из Ахштырской пещеры; лингвальная сторона.

Fig. 6. Fourth lower premolar p4 of *Ursus kudarensis* from Akhstyrskaya Cave; lingual view.

больше отличий. Средние значения наибольшей ширины для M3 ($t = 3.36$), p4 ($t = 7.15$), m2 ($t = 7.89$) и m3 ($t = 3.01$) в Ахштырской пещере выше, чем в Кударо 3. Сравнение с зубами *U. spelaeus* показывает, что зубы у *U. kudarensis* в среднем шире (относительно их наибольшей длины).

Для пещерных медведей характерна редукция передних премоляров P1–3/p1–3 и моляризация последних премоляров P4/p4, которые напоминают коренные зубы, что тем самым функционально увеличивает рабочую жевательную поверхность верхнего и нижнего зубного рядов.

Нижний p4 у *U. spelaeus* несет крупные дополнительные бугорки, расположенные на лингвальной стороне у основания главного конуса и в задней части зубной коронки (Rabeder 1983). У экземпляров p4 из Ахштырской пещеры средние размеры приблизительно равны таковым у *U. spelaeus*, но их коронка обладает простой структурой, в большинстве случаев без дополнительных

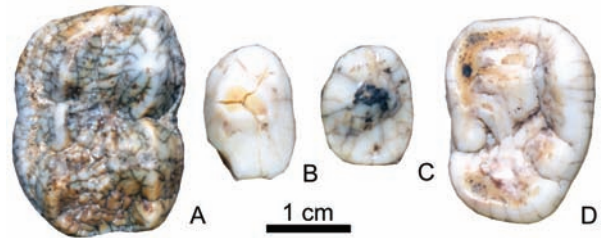


Рис. 7. Щечные зубы кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) из Ахштырской пещеры, жевательная поверхность: А – M1, ЗИН 36324; В, С – p4, ЗИН 3625 (С) и ЗИН 36326-1 (В); D – m3, ЗИН 36323.

Fig. 7. Cheek teeth of *Ursus kudarensis* from Akhstyrskaya Cave; occlusal view: А – M1, ZIN 36324; В, С – p4, ZIN 3625 (С) and 36326-1 (В); D – lower molar m3 (ZIN 36323).

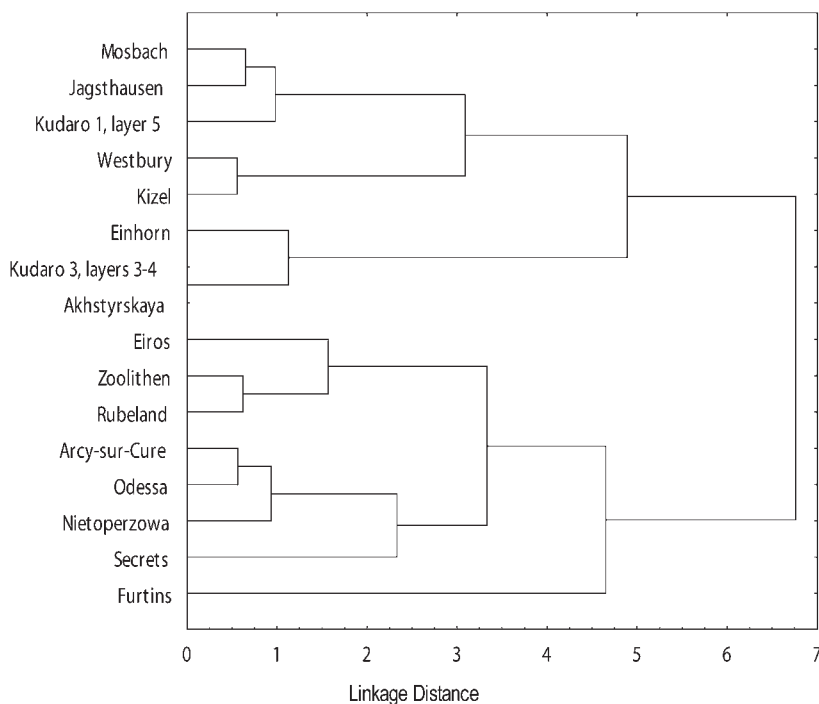
элементов (Рис. 6). Корни показывают тенденцию к срастанию, в то время как у *U. spelaeus* они обычно четко разделены. Срастание корней у хищных млекопитающих обычно связано с уменьшением функциональной нагрузки на зуб и сопровождается уменьшением его размеров, но у кударского пещерного медведя оно, возможно, способствовало усилению прочности зубной конструкции, необходимой при размельчении растительных кормов.

Зубная морфология пещерного медведя из Ахштырской пещеры (Рис. 7) сходна с таковой *U. kudarensis* из пещеры Кударо 3. Был выполнен дискриминантный анализ по 4 промерам верхнего хищнического зуба P4. В анализ вошло 16 выборок из местонахождений среднего и позднего плейстоцена Кавказа, Западной и Восточной Европы и Урала. На полученной дендрограмме сходства изученные выборки разделились на 2 группы (Рис. 8). Первую группу образует *U. deningeri*. В нее вошли также кавказские пещерные медведи. Во второй группе расположились экземпляры *U. spelaeus* из европейских местонахождений. Материал из Ахштырской пещеры (без разделения на слои) кластируется с материалом из мустьерских слоев 3–4 пещеры Кударо 3 (подвид *U. kudarensis kudarensis*). Обе выборки хорошо отделены от зубов из ашельского слоя 5 в пещере Кударо 1, которые принадлежат более архаичному подвиду *U. kudarensis praekudarensis* Baryshnikov, 1996.

Эволюционные изменения зубной морфологии спелеарктосов (подрод *Spelearctos*) связаны с переходом зверей от всеядной диеты, характерной для большинства представителей рода *Ursus*, к

Рис. 8. Дендрограмма сходства выборок пещерных медведей из 16 местонахождений Кавказа и Европы по 4 промерам верхнего хищнического зуба P4 (согласно квадрату дистанции Малаланобиса): *Ursus deningeri deningeri* (Mosbach, Jagsthausen, Westbury), *U. d. hercinicus* (Einhorn), *U. kudarensis praekudarensis* (Kudaro 1, layer 5), *U. k. kudarensis* (Kudaro 3, layers 3–4, Akhstyrskaya Cave), *U. rossicus uralensis* (Kizel), *U. spelaeus* (Eiros, Zoolithen, Rubeland, Arcy-sur-Cure, Odessa, Nietoperzowa, Secrets, Furtins).

Fig. 8. Hierarchical tree plot for M2 of cave bears from 16 Caucasian and European localities by 4 measurements of upper premolar P4 (according to squared Malalanobis distances): *Ursus deningeri deningeri* (Mosbach, Jagsthausen, Westbury), *U. d. hercinicus* (Einhorn), *U. kudarensis praekudarensis* (Kudaro 1, layer 5), *U. k. kudarensis* (Kudaro 3, layers 3–4, Akhstyrskaya Cave), *U. rossicus uralensis* (Kizel), *U. spelaeus* (Eiros, Zoolithen, Rubeland, Arcy-sur-Cure, Odessa, Nietoperzowa, Secrets, Furtins).



преимущественному потреблению разнообразных растительных кормов (Kurtén 1976; Барышников 2007). Наиболее четко выражена такая тенденция в морфологических преобразованиях у *U. spelaeus*, что поддерживается данными по его палеодиете, полученными в результате проведения изотопного анализа ископаемых костей этого вида (Vochevans et al. 1992). Трансформация зубной системы в этом направлении у кударского пещерного медведя *U. kudarensis* была меньшей, чем у *U. spelaeus*.

Посткраниальный скелет. Имеющийся материал не позволяет дать детальную характеристику посткраниального материала. Позвонки, трубчатые и плоские кости из Ахштырской пещеры преимущественно фрагментированы, хорошо сохранились лишь короткие кости дистальных отделов конечностей. Измерения костей посткраниального скелета приведены в Табл. 12–16. При разделении длинных костей по их половой принадлежности использованы размерные критерии, полученные для *Ursus spelaeus* Испании (Torres et al. 1991).

Представлены все элементы кисти и ступни (Рис. 9–12). На пяточной кости борозда между коракоидной и сустенкулярной фасетками широкая, как у *U. spelaeus* (Рис. 10А) Таранная кость характеризуется широкой шероховатой площад-

кой, окаймляющей блок сверху (Рис. 10В, Г). Она отделена от головки глубокой вырезкой, которая у *U. arctos* выражена слабо (Громова 1960).

Пястные и плюсневые кости у спелеарктосов варьируют по наибольшей длине в зависимости от их принадлежности к самцам или самкам (Тошкан 2006). Сравнение размеров пястных и плюсневых костей из Ахштырской пещеры с таковыми *U. deningeri* и *U. spelaeus* из разных местонахождений Европы и Урала показало, что образцы из Ахштырской пещеры крупнее. Например, наибольшая длина третьей пястной кости (Мс 3) располагается преимущественно в области значений, к которым в других пещерах принадлежат промеры костей самцов (Рис. 13). Таким образом, большинство образцов Мс 3 в Ахштырской пещеры относится к самцам. Наибольшая длина у этих костей превышает 85 мм.

Дискриминантный анализ, проведенный по 6 промерам третьей пястной кости (Мс 3) для выборок из 6 местонахождений Европы, Урала и Кавказа, показал, что в пространстве двух первых канонических осей выборка из Ахштырской пещеры хорошо отделяется от остальных (Рис. 13). Основные различия, как и следовало ожидать, обусловлены крупными размерами образцов из Ахштырской пещеры. Среди изученных выборок

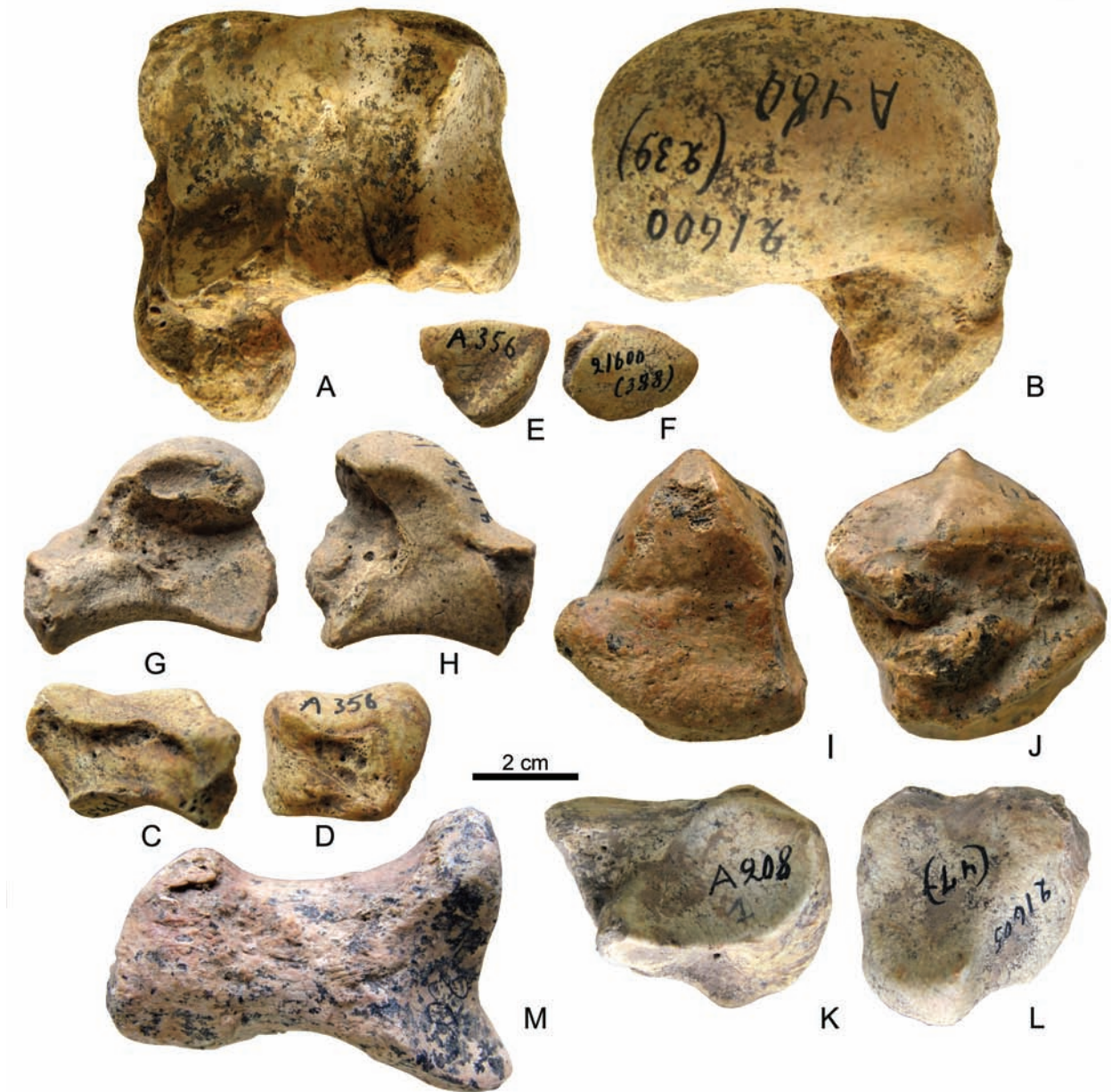


Рис. 9. Левые (А, В) и правые (С–М) запястные кости кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*); А, В – ладьевидная кисти+полулунная (scapholunatum) (ЗИН 21600-239); С, D – трапециевидная (trapezium, multangulum majus) (ЗИН 21600-395); Е, F – трапециевидная (trapezoideum, multangulum minus) (ЗИН 21600-388); G, H – головчатая (capitatum, magnum) (ЗИН 21605-44); I, J – крючковидная (unciforme, hamatum) (ЗИН 21602-266); K, L – трехгранная (cuneiforme, triquetrum) (ЗИН 21605-47); M – гороховидная (pisiforme) (ЗИН 21600-314). Дорсальная (В, Е, I, М), волярная (А, F, J), латеральная (С, H, L) и медиальная (D, G, K) стороны.

Fig. 9. Left (A, B) and right (C–M) carpals of *Ursus kudarensis*; A, B – scapholunatum (ZIN 21600-239); C, D – trapezium (multangulum majus) (ZIN 21600-395); E, F – trapezoideum (multangulum minus) (ZIN 21600-388); G, H – capitatum (magnum) (ZIN 21605-44); I, J – unciforme (hamatum) (ZIN 21602-266); K, L – cuneiforme (triquetrum) (ZIN 21605-47); M – pisiforme (ZIN 21600-314). Dorsal (B, E, I, M), volar (A, F, J), lateral (C, H, L) and medial (D, G, K) views.

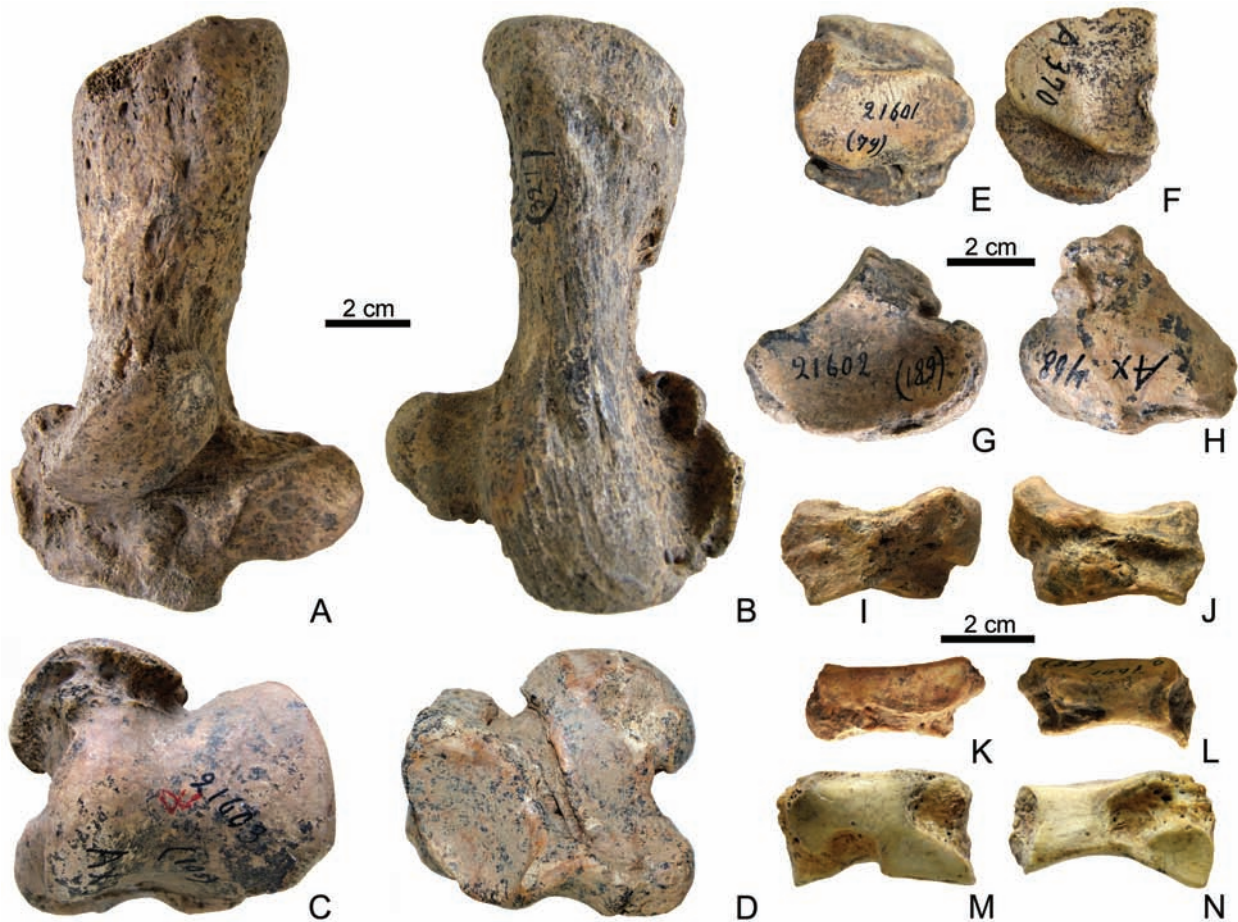


Рис. 10. Правые заплюсневые кости кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*); А, В – пяточная (calcaneus) (ЗИН 21600-327); С, D – таранная (talus) (ЗИН 21603-105); Е, F – кубовидная (cuboideum) (ЗИН 21601-79); G, H – ладьевидная стопы (naviculare) (ЗИН 21602-189); I, J – клиновидная I (cuneiforme I) (ЗИН 21601-89a [=Ax-310]); K, L – клиновидная II (cuneiforme II) (ЗИН 21601-88); M, N – клиновидная III (cuneiforme III) (ЗИН 21601-87). Дорсальная (А, С, Е, G), плантарная (В, D, F, H), латеральная (J, L, N) и медиальная (I, K, M) стороны.

Рис. 10. Right tarsals of *Ursus kudarensis*; А, В – calcaneus (ZIN 21600-327); С, D – talus (ZIN 21603-105); Е, F – cuboideum (ZIN 21601-79); G, H – naviculare (ZIN 21602-189); I, J – cuneiforme I (ZIN 21601-89a [=Ax-310]); K, L – cuneiforme II (ZIN 21601-88); M, N – cuneiforme III (ZIN 21601-87). Dorsal (A, C, E, G), plantar (B, D, F, H), lateral (J, L, N) and medial (I, K, M) views.

только в пещерах Ахштырской и Кударо 1 присутствуют экземпляры длиннее 95 мм.

Пястные кости *U. kudarensis* и *U. spelaeus* хорошо различаются по пропорциям. Индекс массивности, который определяется как соотношение между шириной диафиза посередине и наибольшей длиной кости ($SD/GL \times 100\%$), у второй метакарпальной кости (Mc 2) в материале из Ахштырской пещеры составляет в среднем 21.3% ($n = 32$). Этот показатель занимает промежуточное положение между средними значениями индекса у *U. kudarensis praekudarensis* из пещеры

Кударо 1 (20.0%, $n = 23$) и *U. spelaeus* из пещеры Тайн на Урале (23.1%, $n = 15$). Метакарпальные кости из Ахштырской пещеры, следовательно, тоньше, стройнее, чем у *U. spelaeus*.

Примечательны пропорции второй пястной кости Mc 2 (ЗИН 21602-284), найденной в нижнем мустьерском уровне (Рис. 14Д). Ее промеры следующие, мм: $GL = 79.1$, $Bp = 15.8$, $Dp = 24.5$, $Sd = 11.6$, $Bd = 21.1$, $Dd = 18.4$. Кость имеет слабую выемку на дистальном гребне, как у спелеарктосов, и в то же время она значительно тоньше. Индекс массивности составляет всего 14.7%, что

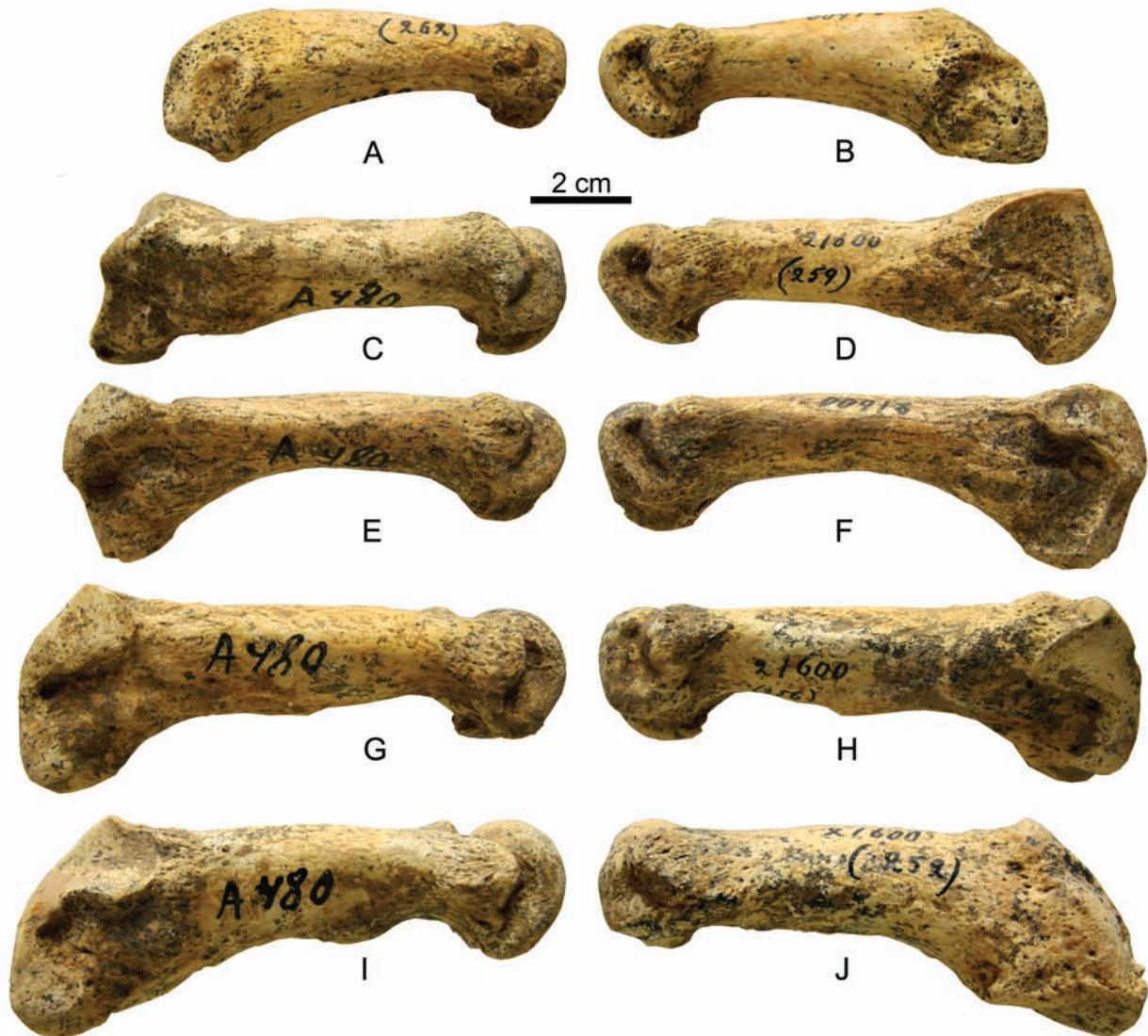


Рис. 11. Левые пястные кости кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) из мустьерского слоя, принадлежащие к одной особи. А, В – Мс 1 (ЗИН 21600-262); С, D – Мс 2 (ЗИН 21600-259); Е, F – Мс 3 (ЗИН 21600-251); G, H – Мс 4 (ЗИН 21600-256); I, J – Мс 5 (ЗИН 21600-252). Медиальная (А, С, Е, G, I) и латеральная (В, D, F, H, J) стороны.

Fig. 11. Left metacarpals of *Ursus kudarensis* from Mousterian layer, belonging to a single individual. А, В – Мс 1 (ZIN 21600-262); С, D – Мс 2 (ZIN 21600-259); Е, F – Мс 3 (ZIN 21600-251); G, H – Мс 4 (ZIN 21600-256); I, J – Мс 5 (ZIN 21600-252). Medial (А, С, Е, G, I) and lateral (В, D, F, H, J) views.

значительно уступает минимальному значению его у *U. kudarensis* из Ахштырской пещеры и соответствует таковому бурого медведя (*U. arctos*). Возможно, кость принадлежит небольшой самке кударского пещерного медведя.

Кроме метаподиальных костей взрослых медведей, в изученном материале присутствует несколько костей от молодых особей, у которых

проксимальные эпифизы ещё не приросли (Рис. 14А–Г). В квадрате 110Г (раскопки 2005 г.) в слое 3/1–2 найдены 3 плюсневые кости от одной особи медвежонка (ЗИН 36327). Судя по их размерам, детеныш погиб в годовалом возрасте. Более крупная вторая пястная кость (ЗИН 21604-118) из верхнепалеолитического слоя могла принадлежать зверю, погибшему в возрасте около двух лет.

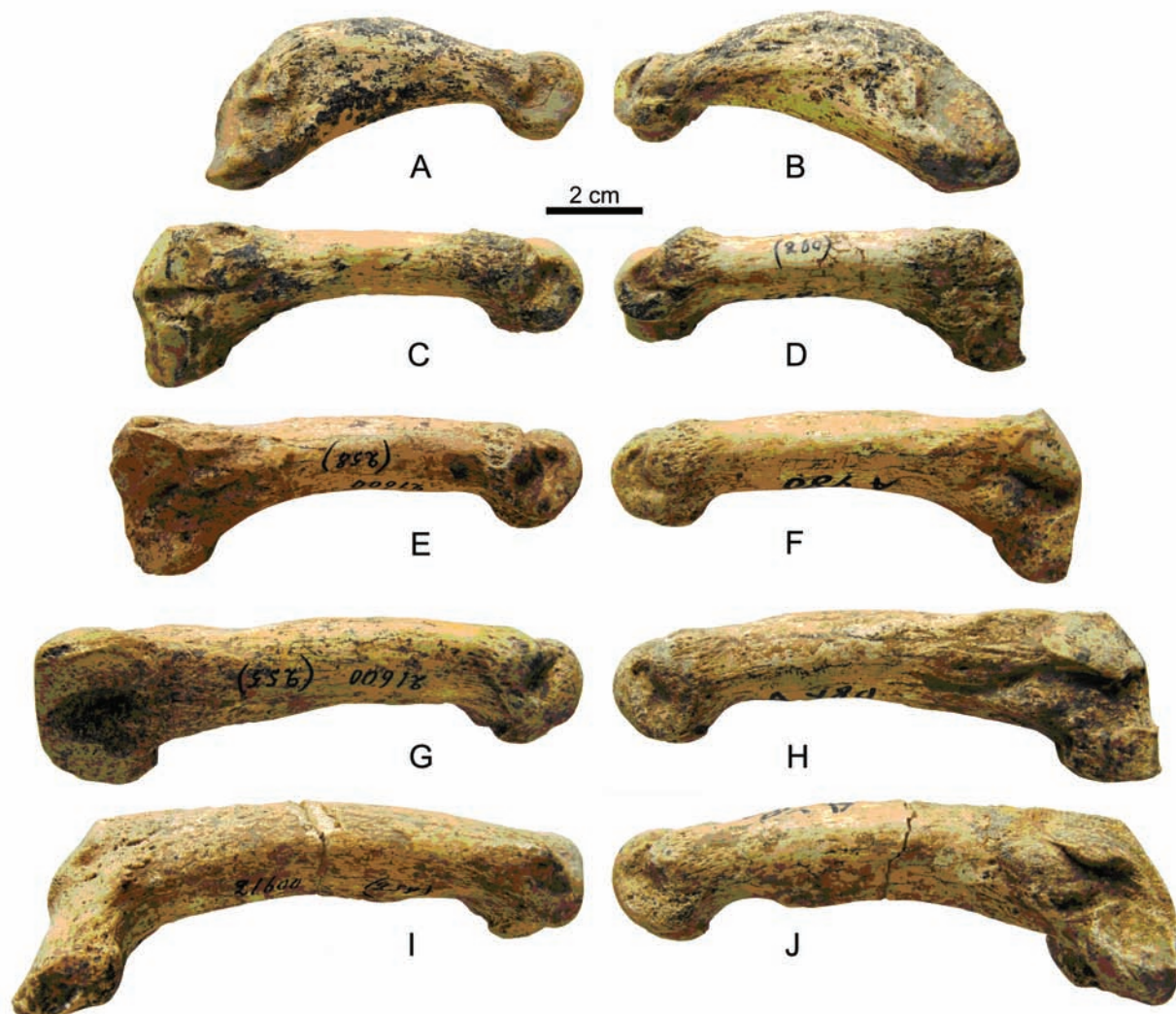


Рис. 12. Правые плюсневые кости кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) из мустьерского слоя от одной особи (кроме Mt 1). А, В – Mt 1 (ЗИН 21605-96); С, D – Mt 2 (ЗИН 21600-260); Е, F – Mt 3 (ЗИН 21600-258); G, H – Mt 4 (ЗИН 21600-255); I, J – Mt 5 (ЗИН 21600-254). Латеральная (А, С, Е, G, I) и медиальная (В, D, F, H, J) стороны.

Рис. 12. Right metatarsals of *Ursus kudarensis* from Mousterian layer, belonging to a single individual (except Mt 1). А, В – Mt 1 (ZIN 21605-96); С, D – Mt 2 (ZIN 21600-260); Е, F – Mt 3 (ZIN 21600-258); G, H – Mt 4 (ZIN 21600-255); I, J – Mt 5 (ZIN 21600-254). Lateral (А, С, Е, G, I) and medial (В, D, F, H, J) views.

Бакулум. Найдено несколько почти целых половых косточек (бакулумов) пещерного медведя (Рис. 15). Длина наиболее хорошо сохранившегося экземпляра достигает 200 мм. Он имеет обычное для медведей рода *Ursus* строение, с дистальным концом, более отогнутым в вентральном направлении, чем у *U. arctos*.

Замечания. Проведенное исследование подтвердило принадлежность пещерного медведя из Ахштырской пещеры к кударскому пещерному медведю (*Ursus kudarensis*). Его архаичная зубная морфология и результаты молекулярно-генетического анализа позволяют предполагать, что таксон рано обособился от общего ствола спелеарктосов

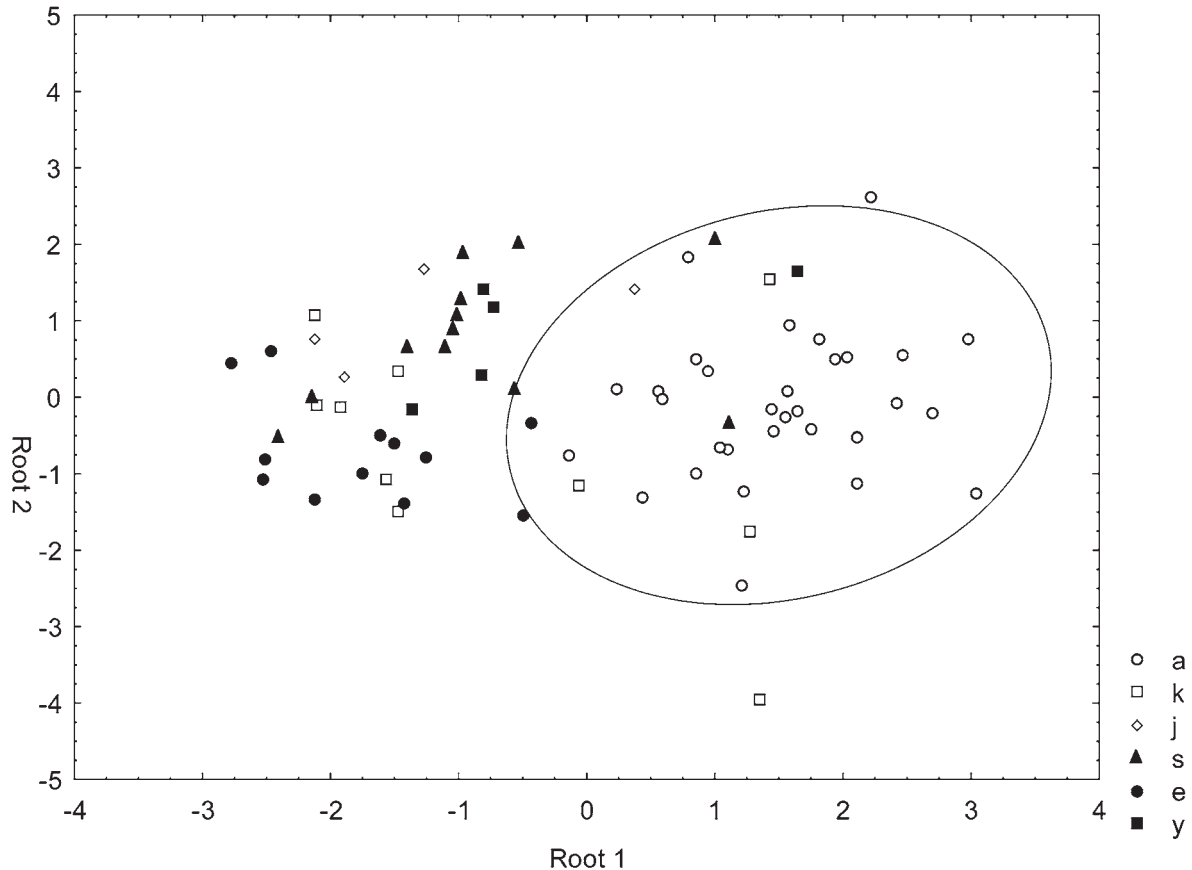


Рис. 13. Анализ главных компонент по промерам третьей пястной кости (Mc 3) пещерного медведя: *Ursus kudarensis*, Кавказ: a – Ахштырская пещера, k – Кударо 1; *U. deningeri deningeri*: j – Mosbach/Jagsthausen; *U. d. hercynicus*: e – Einhorn; *U. spelaea spelaea*: y – Sibyllen; *U. s. kanivetz*: s – пещера Тайн (Secrets Cave).

Fig. 13. Plot of factor scores of Factor 1 and Factor 2 from principal components analysis for Mc3 of cave bears. *Ursus kudarensis*: a – Akhstyrskaya Cave, k – Kudaro 1; *U. deningeri deningeri*: j – Mosbach/Jagsthausen; *U. d. hercynicus*: e – Einhorn; *U. spelaea spelaea*: y – Sibyllen; *U. s. kanivetz*: s – Secrets Cave.

и его сходство с *U. deningeri* определяется сходным уровнем преобразования зубной системы. Лесные области Южного Кавказа были тем рефугиумом, в котором вид смог существовать на протяжении большей части позднего плейстоцена.

Судя по имеющимся данным, Южный Кавказ не входил в область постоянного обитания большого пещерного медведя (*Ursus spelaeus*, включая *U. ingressus*), распространение которого было ограничено Европой, Уралом и югом Западной Сибири (Барышников 2007). На юг этот вид проникал до Северного Кавказа, как показывает находка его зубной кости в мустерских слоях стоянки Ильская 1 около Краснодара (Hoffecker et al. 1991).

Кударский пещерный медведь был, главным образом, обитателем лесных и луговых биотопов. Он встречался на Кавказе от уровня моря до альпийской зоны. Судя по небольшим размерам щечных зубов и их стертости, в диету медведей входили преимущественно разнообразные растительные корма (орехи, фрукты, ягоды, луковицы, сочные травы и т. д.). Диету могли пополнять мелкие позвоночные, насекомые, мед и, вероятно, падаль. Крупные размеры зверей объясняются кормовым богатством и природным разнообразием этой части Кавказа, а также близостью морского побережья, где можно было поживиться рыбой, трупами дельфинов и другими выбросами моря.



Рис. 14. Пястные и плюсневые кости кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) сбоку: А–С – левые плюсневые 3–5 медвежонка (ЗИН 3627-1-3); D – левая пястная 2 медвежонка (ЗИН 6/н [=Ax-6]); E – левая пястная 2 взрослой самки (?) (ЗИН 21602-284).

Fig. 14. Metacarpal and metatarsal bones of *Ursus kudarensis* in lateral view: A–C – left Mt3-5 of bear-cub (ZIN 3627-1-3); D – left Mc2 of bear-junior (ZIN n/n [=Ax-6]); E – left Mc2 of adult female (?) (ZIN 21602-284).

Вопрос о времени исчезновения пещерных медведей на Кавказе остается открытым. Предполагалось, что они сохранялись здесь вплоть до голоцена (Верещагин 1959; Бурчак-Абрамович и Церетели 1977; Бурчак-Абрамович 1980), но эта гипотеза не была подтверждена радиоуглеродными датами.

Серия абсолютных датировок из разных мест ареала *Ursus spelaeus*, показала отсутствие в Европе и на Урале их ископаемых остатков моложе 24 тысяч лет (Pacher and Stuart 2009). Для *U. kudarensis* из Ахштырской пещеры по пятой пястной кости (ЗИН 36297) была получена радиоуглеродная AMS-дата >50100 (Vera-4989) (M. Pacher, устное сообщение, 2009). Кость происходит из самых верхних частей плейстоценовых отложений (слой 2, гор. 1, раскопки Е.А. Векиловой, 1963 г.), и при взятии образца на датировку ясно ощущался запах коллагена. Дата не подтверждает молодой возраст находки, которая, очевидно,



Рис. 15. Половая кость, бакулум (os penis) кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) из Ахштырской пещеры сбоку: А – ЗИН 36321; В – ЗИН 36322.

Fig. 15. Baculum (os penis) of *Ursus kudarensis* from Akhstyrskaya Cave in dorsal view: A – ЗИН 36321; В – ЗИН 36322.

была переотложена в слой 2 из более древнего уровня пещеры. Вымирание пещерных медведей в Европе и на Кавказе происходило, вероятно, в сроки, совпадающие с широким распространением человека современного анатомического облика (*Homo sapiens* L.) (см. Stiller et al. 2010).

Бурый медведь (*Ursus arctos* L., 1758)

Остатки небольшого бурого медведя встречаются в верхнепалеолитическом слое 2. Нижний клык с1 имеет длину 18.6 мм и ширину 15.4 мм. У пятой плюсневой кости (Mt 5) (ЗИН 21655-2), найденной на границе отложений неолита и верхнего палеолита, наибольшая длина составляет 76.3 мм, проксимальная ширина – 23.2 мм.

Находки бурого медведя в плейстоцене Кавказа редки. Фрагмент верхнечелюстной кости и несколько костей конечностей известны из местонахождения Бинагады в Закавказье (Верещагин 1959). Зубная кость была обнаружена в пещере Кударо 3 (Верещагин и Барышников 1980). Возможно, что редкость ископаемых остатков вида объясняется конкуренцией за пещерные убежища с более крупным кударским пещерным медведем. Обычными остатки *Ursus arctos* становятся на Кавказе в памятниках голоцена.

Каменная куница (*Martes foina* (Erxleben, 1777))

На Кавказе встречаются два вида куниц – каменная (*Martes foina*) и лесная (*M. martes* (L., 1758)). Оба вида найдены в плейстоцене Кавказа (Barushnikov 2010), и могут быть представлены в фауне Ахштырской пещеры.

В слое 3/1 найден фрагмент левой нижнечелюстной кости с альвеолами передних премоляров (р1–р4). По массивности и высоте позади р4 (9.8 мм) ископаемая кость близка к таковой *Martes foina*. Подбородочные отверстия сближены, как у этого вида; расстояние между их задними краями примерно равно длине р3 (у *M. martes* оно превышает длину р3).

В других слоях сохранились лишь фрагменты костей конечностей, что затрудняет их видовое определение; они обозначены как *Martes* sp. Полная бедренная кость (ЗИН 21640) имеет наибольшую длину 72.4 мм, ширину дистального отдела 13.8 мм.

Таблица 12. Размеры (мм) шейных позвонков *Ursus kudarensis*.Table 12. Measurements (mm) of cervical vertebrae in *Ursus kudarensis*.

Позвонок (Vertebra)	Промеры (Measurements)	Самцы (Males)				Самки (Females)
		n	lim	\bar{x}	σ	n=1
Первый (First)	GL	1	69.3			
	BFcr	1	81.4, 90.0			
	BFcd	1	84.4			
	GLF	1	81.8			
	LAd	4	36.0–44.6	39.55	4.15	35.2
	H	2	64.1, 68.0			49.0
Второй (Second)	LCDe	3	87.8–95.0	92.37	–	–
	LAPa	2	97.8, 113.8	–	–	–
	BFcr	6	70.6–87.4	80.80	6.26	–
	SBV	6	57.7–66.1	60.63	3.25	–
	BFcd	3	46.4–72.0	57.60	–	–
	H	2	107.7, 120.0	–	–	–
Третий (Third)	GLPa					61.6
	BPacr					79.1
	Bpacd					73.4
	BFcr					48.0
	BFcd					56.3
	HFcr					32.6
	HFcd					27.9
Четвертый (Fourth)	PL					36.4
	GLPa					56.3
	BPacr					61.8
	Bpacd					70.2
	BFcr					38.0
	BFcd					44.1
	HFcr					25.2
	HFcd					24.1
Пятый (Fifth)	PL					33.9
	GLPa					55.5
	BPacr					79.1
	Bpacd					73.9
	BFcr					41.5
	BFcd					45.5
	HFcr					26.6
	HFcd					24.7

Таблица 13. Размеры (мм) костей передней конечности *Ursus kudarensis*.Table 13. Measurements (mm) of fore limb bones in *Ursus kudarensis*.

Кость (Bone)	Промеры (Measurements)	Самцы (Males)				Самки (Females)			
		n	lim	\bar{x}	σ	n	lim	\bar{x}	σ
Scapula	GLP	1	66.5	–	–				
Humerus	Bp	1	99.4	–	–				
	Dp	2	110.0, 112.7	–	–				
	SD	2	39.3, 42.8	–	–				
	Bd	5	118.5–132.4	126.22	6.03				
Radius	GL	1	363.1	–	–				
	Bp	23	49.8–63.5	56.39	3.27	2	44.0, 47.8	–	–
	SD	2	34.4, 35.0	–	–				
	Bd	15	69.1–85.7	79.20	5.18	1	80.1	–	–
Ulna	GL	2	395.0, 410.0	–	–				
	LO	2	82.7, 88.3	–	–				
	DPA	4	74.3–84.2	80.42	4.69				
	BPC	3	64.7–69.5	66.73	–				
Scapho lunatum	GB	41	59.5–75.0	63.04	3.29	9	54.0–59.3	57.7	1.62
	GD	39	56.8–73.6	61.71	3.28	8	54.9–61.1	57.78	1.86
Piseforme	GL	40	51.9–61.0	56.12	2.58	7	47.2–51.5	50.01	1.40
	DD	40	30.2–37.6	34.26	2.05	8	30.3–35.5	32.82	1.73

Росомаха (*Gulo gulo* (L., 1758))

К росомахе отнесены первый нижний пре-моляр и первая фаланга из уровня верхнего мустье (слой 3/1, гор. 1 и 1/2). Нижний премоляр р1 (длина 5.3 мм, ширина 3.7 мм) имеет тонкий корень, смещенный к заднему краю коронки, что характерно для *G. gulo*. Первая фаланга заметно короче, чем таковая у лисицы (*Vulpes vulpes*), и крупнее и значительно массивнее, чем фаланга барсука (*Meles meles* (L., 1758)); по величине и пропорциям она соответствует фаланге росомахи.

Росомаха очень редка в плейстоценовой фауне Кавказа. Впервые она была установлена по правой нижнечелюстной кости из пещеры Гварджилас-Клде в Имеретии (Смирнов 1918). Затем она была определена из пещер Холодный Грот и Апианча в Абхазии (Бурчак-Абрамович и Бендукидзе 1971).

Росомаха в настоящее время широко распространена в бореальной зоне Евразии. В период

последнего оледенения она была характерным представителем мамонтовой фауны и расселялась далеко на юг, достигая северных областей Испании, Италии, Крыма и Кавказа (Kahlke 1994). В фауне Ахштырской пещеры и других пещерных памятников Кавказа вид был северным вселенцем. Нет оснований принимать точку зрения Н.К. Верещагина (1959: 267), который полагал, что «по происхождению росомаха следует считать автохтоном горных окраин Средиземноморья».

Степной хорь (*Mustela cf. eversmanni* Lesson, 1827)

Одна кость хоря, скорее всего, степного найдена в 2001 г. в верхнем слое 2/1. В слое нет костей лесных видов, так что его можно датировать холодной фазой конца плейстоцена. В это время по безлесным участкам степной хорь и другие степ-

Таблица 14. Размеры (мм) пястных костей (Мс) у *Ursus kudarensis*.Table 14. Measurements (mm) of metacarpals (Mc) in *Ursus kudarensis*.

Кость (Bone)	Промеры (Measurements)	Самцы (Males)				Самки (Females)			
		n	lim	\bar{x}	σ	n	lim	\bar{x}	σ
Мс 1	GL	32	67.1–78.2	70.83	2.46	5	64.7–66.5	65.42	0.82
	Вр	34	24.2–33.7	29.42	2.05	5	25.6–28.6	27.22	1.11
	Bd	33	23.2–33.0	26.96	2.65	5	21.9–28.7	25.80	2.93
	SD	33	12.6–17.3	14.80	1.05	5	13.1–14.8	14.10	0.77
	Bd	32	19.2–26.4	22.12	1.48	5	20.3–23.7	21.44	1.36
	Dd	27	18.0–21.1	19.11	0.72	5	17.2–19.6	18.68	1.03
Мс 2	GL	28	82.6–91.9	86.40	3.10	4	78.5–82.1	80.25	1.61
	Вр	28	20.7–26.9	23.23	1.56	5	20.6–22.1	21.34	0.57
	Bd	29	29.4–37.8	32.31	2.17	4	28.8–31.8	30.07	1.25
	SD	29	16.5–21.6	18.29	1.21	5	16.2–18.3	17.52	0.88
	Bd	26	24.4–32.1	27.57	1.79	5	25.2–28.0	26.46	1.34
	Dd	27	20.8–25.7	22.34	1.09	5	20.6–22.4	21.42	0.70
Мс 3	GL	34	86.4–99.6	90.83	2.89	6	80.8–85.0	83.40	1.58
	Вр	32	19.9–25.4	22.11	1.44	6	17.0–21.9	19.82	1.70
	Bd	32	29.8–38.2	33.62	2.26	5	27.7–33.4	31.12	2.09
	SD	34	16.5–21.1	18.88	1.15	6	11.9–18.7	16.90	2.49
	Bd	32	25.0–30.5	27.97	1.46	6	20.1–27.9	25.6	2.81
	Dd	32	20.6–25.8	23.24	1.15	6	18.8–22.4	21.23	1.30
Мс 4	GL	20	88.7–108.2	94.04	4.87	6	84.5–87.5	86.77	1.12
	Вр	21	22.1–30.9	25.16	1.99	7	21.4–25.1	23.79	1.27
	Bd	20	30.1–44.2	35.94	2.92	7	32.7–36.0	34.21	1.28
	SD	21	17.7–22.5	19.57	1.45	7	17.3–19.4	18.44	0.69
	Bd	21	26.7–35.3	29.90	2.28	6	27.0–30.3	27.98	1.20
	Dd	17	22.7–27.9	24.34	1.29	6	21.9–23.7	22.70	0.71
Мс 5	GL	30	87.5–98.2	91.91	3.06	4	83.6–87.2	86.65	1.71
	Вр	31	30.0–38.2	33.06	1.67	5	27.1–34.8	31.14	3.01
	Bd	31	34.4–44.2	38.50	2.40	7	30.6–39.0	34.29	3.12
	SD	33	17.7–24.0	20.60	1.41	6	17.4–20.6	18.93	1.18
	Bd	31	28.4–34.5	32.02	1.43	4	23.6–30.3	27.02	2.74
	Dd	28	22.0–25.3	23.61	1.01	3	19.8–22.8	21.57	1.57

Таблица 15. Размеры (мм) костей задней конечности *Ursus kudarensis*.**Table 15.** Measurements (mm) of hind limb bones in *Ursus kudarensis*.

Кость (Bone)	Промеры (Measurements)	Самцы (Males)				Самки (Females)			
		n	lim	\bar{x}	σ	n	lim	\bar{x}	σ
Pelvis	LAR	2	67.4, 76.5	–	–				
	SH	1	63.5						
	SB	1	34.7						
Femur	GL	1	500.5	–	–				
	Bp	4	126.5–132.2	129.57	2.38				
	DC	2	61.2, 62.5	–	–	1	49.1	–	–
	SD	2	47.3, 50.6	–	–	1	38.4	–	–
	Bd	14	97.5–115.9	103.87	5.35				
Patella	GL	30	69.6–83.6	73.83	3.48	6	67.0–68.4	67.73	0.53
	GB	29	48.3–63.7	53.45	3.27	9	47.7–52.7	51.21	1.48
Tibia	GL	2	344.0, 345.3	–	–				
	Bp	2	107.7, 110.5	–	–				
	Bd	7	81.9–87.7	84.86	2.21	2	75.0, 77.5	–	–
Fibula	GL	1	300.2					–	–
	Bd	16	33.1–39.2	35.29	1.86	1	32.2	–	–
Calcaneus	GL	21	98.8–116.4	105.09	5.08	3	96.8–98.3	97.77	–
	GB	17	59.5–78.6	65.96	4.93	5	59.7–68.2	64.38	3.28
Talus	GL	49	56.5–71.0	60.29	2.88	9	54.3–56.7	55.41	0.84
	GB	54	61.3–79.6	68.22	3.41	8	62.2–67.1	64.84	1.79

ные обитатели Северного Кавказа расселялись к югу вдоль Черноморского побережья.

Ласка (*Mustela nivalis* L., 1766)

Кости ласки найдены в слое 2 раскопок Векиловой (1978 г.) и слое 3 раскопок Паничкиной и Векиловой (1961 г.). На Кавказе вид известен из многих стоянок позднего плейстоцена, например, из пещер Кударо 1 и Кударо 3 (Baryshnikov 2009b). В настоящее время ласка широко распространена по всему Кавказу.

Пещерный лев (*Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810))

Один обломок пястной кости происходит из верхнепалеолитического слоя 2. На Кавказе пещерный лев определен из ряда местонахождений плейстоцена, но, за исключением Кударских пещер, число его костных остатков незначительно. Одна находка происходит из Сочи (левый берег Бочарова ручья), где обнаружен фрагмент левой зубной кости с m1 (Рябинин 1937).

Таблица 16. Размеры (мм) плюсневых костей (Mt) у *Ursus kudarensis*.Table 16. Measurements (mm) of metatarsals in *Ursus kudarensis*.

Кость (Bone)	Промеры (Measurements)	Самцы (Males)				Самки (Females)			
		n	lim	\bar{x}	σ	n	lim	\bar{x}	σ
Mt 1	GL	41	59.6–69.6	62.98	2.56	10	55.9–59.5	58.19	1.32
	Bp	38	23.6–29.7	27.40	1.40	12	24.0–29.5	26.29	1.49
	Bd	43	26.9–35.5	30.60	1.87	13	27.4–32.6	29.41	1.41
	SD	42	12.0–15.1	13.54	0.75	11	11.8–15.0	12.94	0.90
	Bd	42	17.9–23.4	19.90	1.11	10	17.6–21.4	19.52	1.09
	Dd	38	14.7–19.5	16.06	0.96	10	15.0–15.9	15.45	0.36
Mt 2	GL	32	71.5–81.9	75.47	2.34	6	67.0–71.0	69.93	1.50
	Bp	31	15.9–22.6	18.20	1.51	9	15.5–18.9	17.57	1.26
	Bd	28	25.9–33.3	28.52	1.94	9	24.5–32.5	26.49	2.56
	SD	33	13.0–18.6	15.86	1.27	10	14.3–17.2	15.22	0.97
	Bd	32	18.3–27.4	23.80	1.85	7	20.8–24.1	22.56	0.97
	Dd	24	16.4–28.4	18.39	2.34	4	16.0–17.0	16.67	0.46
Mt 3	GL	28	80.5–92.9	84.59	3.30	5	78.3–80.2	78.96	0.73
	Bp	28	17.5–24.0	19.66	1.29	5	17.5–21.8	18.92	1.67
	Bd	27	28.9–36.4	31.10	1.77	4	28.9–32.6	30.58	1.35
	SD	28	14.6–21.6	16.56	1.42	5	15.8–17.0	16.36	0.44
	Bd	28	21.1–28.7	23.86	1.83	5	22.0–23.6	22.68	0.60
	Dd	24	17.4–21.5	18.67	0.86	4	16.5–18.6	17.40	0.90
Mt 4	GL	27	91.9–108.2	96.73	4.21	5	87.0–90.7	88.82	1.73
	Bp	30	19.6–28.8	23.09	2.22	9	20.1–24.4	21.63	1.37
	Bd	28	29.1–40.7	33.65	2.74	9	29.4–32.0	30.79	0.75
	SD	30	16.9–22.1	18.76	1.31	8	16.7–19.5	17.77	0.95
	Bd	25	24.9–30.7	27.73	1.61	5	24.4–28.0	26.40	1.33
	Dd	22	18.6–22.8	20.53	1.13	5	18.2–19.9	19.22	0.69
Mt 5	GL	17	93.0–101.4	96.01	2.47	7	88.3–91.7	90.71	1.10
	Bp	22	32.0–38.7	35.43	1.79	9	30.1–33.6	32.72	1.20
	Bd	24	27.4–41.6	35.49	3.10	9	28.4–35.8	32.01	2.67
	SD	25	15.4–18.8	16.83	0.90	9	15.3–16.8	16.13	0.45
	Bd	16	24.3–28.7	27.06	1.28	7	24.5–27.9	25.54	1.15
	Dd	16	18.3–21.7	20.23	1.05	6	18.8–20.1	19.25	0.52

Леопард (*Panthera pardus* (L., 1758))

Обломок метаподиальной кости найден в верхах слоя 2/3 (кв. 114-г). Леопард еще в историческом прошлом встречался по всему Большому Кавказу, но к настоящему времени полностью здесь исчез. Эта крупная кошка часто устраивает логово в пещерах, куда затаскивает свою добычу. В плейстоцене Южного Кавказа леопард был обычным видом, и он зарегистрирован на многих стоянках.

Рысь (*Lynx lynx* (L., 1758))

Единственная кость рыси определена в материале из шурфа 1961 г. Кости рыси лишь изредка встречаются в пещерных стоянках Кавказа (например, в Верхней пещере около Кутаиси).

Лесной кот (*Felis silvestris* Schreber, 1777)

Одна кость лесного кота происходит из слоя 3. Остатки мелких кошек, близких по размеру к *F. silvestris*, нередко попадают в пещерных местонахождениях Кавказа.

Дикая лошадь (*Equus* sp.)

Неожиданной стала находка небольшого фрагмента дистального отдела лучевой кости лошади из раскопок С.Н. Замятнина (полевой номер 506). Кость не имеет стратиграфической привязки, но, судя по степени ее фоссилизации, относится к плейстоцену. В мустьерских памятниках в окрестностях Сочи дикая лошадь ранее не отмечалась, но известна южнее, из пещерных стоянок Колхиды (Векуа 1978). На Северном Кавказе, например, на стоянке Ильская 1 встречены 2 вида лошадей: *Equus ferus* Boddaert, год и *E. hydruntinus* Regalia, год (Hoffecker et al. 1991). Оба вида могли достигать района Ахштырской пещеры.

Кабан (*Sus scrofa* L., 1758)

Остатки кабана приурочены преимущественно к верхнепалеолитическому слою 2 и лишь изредка попадают в слое 3. Представлены кости конечностей от взрослых животных и одного поросенка

(ЗИН 21623). Кости кабана в мустьерских слоях стоянок Кавказа малочисленны, особенно стоянок, расположенных в среднегорье (например, Кударские пещеры).

Промеры (мм): первая фаланга, передняя – GL = 29.3, Bp = 20.9, Dp = 19.4, Sd = 17.6, Bd = 19.6, Dd = 17.2.

Косуля (*Capreolus capreolus* (L., 1758))

Кости косули присутствуют во всех верхних культурных слоях, более обычны они в верхнепалеолитическом слое 2). Размеры их крупные, как у современной сибирской косули (*C. pygargus* (Pallas, 1771)), однако строение рогов из Кударских пещер показало, что в плейстоцене на Южном Кавказе обитала европейская косуля *C. capreolus*. Ее остатки встречаются во многих палеолитических слоях кавказских стоянок.

Промеры (мм): пясть (Mc 3+4) – Bp = 24.6, Dp = 18.0, SD = 15.7; плюсна (Mt 3+4) – Bd = 26.0, 27.1, Dd = 16.4, 18.4; первая фаланга, передняя – GL = 36.4, Bp = 12.0, Dp = 15.5, Sd = 8.0, Bd = 10.3, Dd = 8.5.

Лось (*Alces alces* (L., 1758))

Громова (1948) отнесла к лосю большую запястную кость (os carpalе 2+3) (ЗИН 21614-1, полевой номер А-90) из раскопок Замятнина, 1937 г.). Верещагин (1959) перечисляет 3 кости лося, добавляя лодыжечную кость (os malleolare) (ЗИН 21614-2) и сесамовидную (ЗИН 21614-3). Все находки происходят из верхнепалеолитического уровня. Позднее была обнаружена третья (копытная) фаланга взрослого животного в верхнепалеолитическом слое 2–2 (ЗИН 36328; раскопки Векиловой, 1963 г.).

По величине костей кавказский лось близок к современному *A. alces*, но индексы относительной ширины (35.2%) и высоты (55.9%) копытной фаланги напоминают таковые у *A. aff. latifrons*, 1874 из раннего плейстоцена Восточной Сибири (Барышников 1990).

Кроме района Сочи (пещеры Малая Воронцовская и Ахштырская) плейстоценовый лось на Кавказе обнаружен в пещерных местонахождениях Колхиды (Мачагуа, Хупынышшахва, Окуми 1, Девис-Хврели) и Имеретии (пещеры Бизоновая

и Сакажиа) (Громова 1948; Верещагин 1959; Барышников 1990). Вид приводится также для мустьерской фауны Армении (Ереванская пещера; Любин 1989).

Присутствие лося, типичного представителя таежной фауны Евразии, в фауне Ахштырской стоянки указывает на далекое расселение вида в позднем плейстоцене на юг и на существование в причерноморских областях Кавказа больших лесных массивов.

Промеры (мм): os carpalе 2+3 – GB=34.0; os malleolare – GD=35; третья фаланга, задняя – DLS=89.5, Ld=87.0, MBS=31.5, HP=50.0.

Гигантский олень (*Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1803))

К гигантскому оленю отнесены фрагмент пястной кости (ЗИН 21606) и копытная фаланга (ЗИН 21607-1) взрослой особи. Обе находки происходят из нижнего мустьерского уровня.

В позднем плейстоцене *M. giganteus* был обычен на Северном Кавказе, где его кости обнаружены в Ильской мустьерской стоянке в бассейне Кубани (Hoffecker et al. 1991). На Южном Кавказе за пределами района Сочи гигантский олень не известен, за исключением одной кости, найденной в битумах у с. Бинагады в Азербайджане (Верещагин 1959).

Промеры (мм): третья (копытная) фаланга, задняя – DLS=79,9, Ld=68,8, MBS=30,2.

Благородный олень (*Cervus elaphus* L., 1758)

Этот вид был обычен в палеолитической фауне Кавказа. В Ахштырской пещере по числу костных остатков он преобладает среди копытных в мустьерских слоях, но в верхнепалеолитическом слое уступает первенство козлам и баранам (*Capra/Ovis*). Промеры пригодных для измерения костей располагаются у верхнего предела их значений в материале из Кударских пещерных стоянок (Барышников и Николаев 1982). В мустьерском слое найдены фрагменты позвонков и костей конечностей, преимущественно их дистальных отделов. Присутствуют самцы и самки. В отложениях уровня нижнего мустье встречен поясничный позвонок полувзрослой особи. Голоценовые олени оставались крупными.

Промеры (мм): плечевая (мустьерский слой) – Bd=57.5, 68.5; вторая фаланга, передняя (нижний мустьерский слой) – GL=46.6, Vp=24.4, Dp=31.6, SD=17.7, Bd=22.9, Dd=29.0; вторая фаланга, задняя (эпоха железа) – GL=47.1, Vp=22.8, Dp=30.5, SD=17.1, Bd=19.3, Dd=25.1.

Бизон (*Bison* sp.)

Кости бизона редки и приурочены исключительно к мустьерским уровням в устьевой части Ахштырской пещеры. Фрагментарность не позволяет дать их морфометрическую характеристику и уточнить видовую принадлежность.

Малочисленность костей бизона в преимущественно лесной плейстоценовой фауне позволяет предположить, что находки в Ахштырской пещере принадлежат к предку современного кавказского зубра (*Bison bonasus caucasicus* Satunin, 1904). Возможно также, что они связаны с проникновением на юг в аридные фазы плейстоцена степного бизона (*B. priscus* Vojanus, 1827), который был обычен в мустьерской фауне Северного Кавказа (Ильская стоянка; Hoffecker et al. 1991).

Кавказский козел (*Capra caucasica* Güldenstaedt et Pallas, 1783)

В отличие от костей оленя и бизона, ископаемые остатки кавказского козла более обычны в верхнепалеолитическом слое 2, чем в ниже лежащих мустьерских слоях. Они представлены главным образом фрагментами костей дистальных отделов конечностей. Цельная пясть (ЗИН 21630) принадлежала, скорее всего, самке.

Кавказский козел в историческое время был широко распространен в горах Западного Кавказа, преимущественно в альпийской зоне; в настоящее время ареал его сократился.

Промеры (мм): пясть (Mc 3+4) – GL=136.6, Vp=33.3, Dp=23.0, Sd=23.7, Bd=37.3, Dd=21.6.

Азиатский муфлон (*Ovis orientalis* Gmelin, 1774)

Кости небольшого барана, близкие по размеру к костям азиатского муфлона, найдены в верхнепалеолитическом слое. Одна кость (вторая фаланга, ЗИН 21627-1) происходит из мустьерского слоя. Различия между козлами и баранами в

имеющемся материале не всегда удается выявить, так что большинство костей мелких полорогих определено как *Capra/Ovis*.

Современное распространение азиатского муфлона на Кавказе ограничено пустынными областями Армении. Вид отсутствует в фауне позднего плейстоцена Кударских пещер, но он был обычен в это время на Северном Кавказе (Мезмайская пещера, Монашеская пещера) наряду с другими видами открытых пространств (Baryshnikov et al. 1996). В холодные эпохи, особенно в стадию максимального похолодания позднего плейстоцена, когда площадь лесных массивов сильно сократилась, муфлоны могли широко расселяться по пологим склонам Северного Кавказа и достигать на юге района Ахштырской пещеры.

Промеры (мм): плюсна (Mt 3+4) – Bd=28.9, Dd=17.9.

ПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ ФАУНА АХШТЫРСКОЙ ПЕЩЕРЫ

Определение нового костного материала значительно расширили видовой состав крупных млекопитающих, известный для Ахштырской пещеры. Если Громова (1948) насчитывала 14 видов, то сейчас список хищных и копытных увеличился до 21 вида.

Всего плейстоценовая фауна Ахштырской палеолитической стоянки включает 48 видов позвоночных, в том числе 9 видов птиц и 35 видов млекопитающих (без рукокрылых, не определенных до вида). Их перечень приведен в Табл. 20 (значком † помечены вымершие виды).

В авифауне преобладают представители отряда воробьинообразных (Passeriformes). Ее состав типичен для позднего плейстоцена Южного Кавказа. Сходный набор видов птиц обнаружен, например, в палеолитических стоянках в пещерах Кударо 1 и Кударо 3 в Южной Осетии (Барышников и Черепанов, 1985). Все виды встречаются в современной фауне Кавказа.

Большинство млекопитающих (23 вида) из плейстоценовой фауны Ахштырской пещеры сохранились на Западном Кавказе до настоящего времени (Верещагин, 1959): *Sorex satunini*, *S. volnuchini*, *S. raddei*, *Lepus europaeus*, *Sylvaemus* sp., *Prometheomys schaposchnikovi*, *Arvicola terrestris* (включая *A. chosaricus*), *Chionomys roberti*, *Terricola majori*, *Microtus arvalis*, *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*,

Ursus arctos, *Martes foina*, *Mustela nivalis*, *Panthera pardus*, *Lynx lynx*, *Felis silvestris*, *Sus scropha*, *Capreolus capreolus*, *Cervus elaphus*, *Bison* sp., *Capra caucasica*.

Пещерный лев (*Panthera spelaea*) был в позднем плейстоцене широко распространен по всему Кавказскому региону. Ареал кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) почти не выходил за пределы Южного Кавказа, но результаты изучения древней митохондриальной ДНК показали присутствие пещерных медведей сходного гаплотипа на севере Сибири (Knapp et al., 2009).

Три вида (*Spalax micropthalmus*, *Cricetus cricetus*, *Mustela eversmannii*) характерны для современной фауны Северного Кавказа. Муфлон (*Ovis orientalis*) встречается сейчас в Армении, но в позднем плейстоцене он жил на Северном Кавказе. Еще два вымерших вида копытных (*Equus* sp., *Megaloceros giganteus*) были обычны в позднем плейстоцене Северного Кавказа.

Наконец, вымершая водяная полевка (*Arvicola kalmankensis*) и еще два вида, доживших до современности (*Gulo gulo*, *Alces alces*), связаны с бореальными областями Евразии, и их следует рассматривать как северных вселенцев на Кавказский перешеек.

Таким образом, плейстоценовую группировку млекопитающих в Ахштырской пещерной стоянке слагают аборигены Южного Кавказа (24 вида), мигранты с Северного Кавказа (семь видов, предположительно включая бизона) и северные вселенцы (три вида).

Зоогеографическая неоднородность плейстоценовой териофауны Ахштырской пещеры определяется ее географическим положением. Пещера расположена на пути взаимного проникновения фаун Северного и Южного Кавказа, проходившего вдоль берега Черного моря или других бассейнов разной солености, располагавшихся на его месте в плейстоцене (Янина 2009).

Здесь звери с Северного Кавказа проникают на юг в обход горных хребтов Большого Кавказа. В современной фауне это обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) и европейская норка (*Mustela lutreola*), южная часть ареала которых имеет вид узкой полосы, протянувшейся по черноморскому побережью. В позднем плейстоцене северных мигрантов было на Западном Кавказе значительно больше. Они представлены преимущественно степными видами, и их распространение на юг

происходило в те климатические фазы, когда имела место деградация лесных массивов и расширение открытых пространств. К видам этой группы можно добавить мамонта (*Mammuthus primigenius* (Blümenbach, 1799)), находка костей которого «сделана в суглинках Карангатской террасы близ Сочи» (Громов 1948: с. 453).

Из видов, перемещавшихся в противоположном направлении, можно назвать кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*). Этот характерный для Южного Кавказа медведь зарегистрирован в фауне пещерной стоянки Матузка в бассейне р. Кубань (Барышников и Голованова 1989). Примечательно, что узкое ущелье, в котором расположена пещера Матузка, заросло самшитом с примесью тиса. Такая ассоциация растений характерна для южного склона Большого Кавказа, но не для его северного склона.

Скудность костного материала (за исключением пещерного медведя) в Ахштырской пещере не позволяет проследить изменения в количестве костей крупных млекопитающих разной биотопической приуроченности от слоя к слою в течение времени формирования пещерных отложений. Во всех слоях доминируют остатки лесных видов (кударский пещерный медведь, кабан, косуля, благородный олень), что свидетельствует о преимущественно лесной обстановке в этой части Кавказа в течение плейстоцена. Вместе с тем, в мустьерских слоях более обычны остатки благородного оленя, а в верхнепалеолитическом слое – козла и муфлона, что может быть показателем похолодания климата и понижения границ высотных поясов.

Ряд данных, полученных в ходе настоящего исследования, свидетельствует о сложной динамике природного процесса на Западном Кавказе. Так, кости лошади, бизона, гигантского оленя, муфлона, слепыша накапливались в пещерных слоях в периоды, сопровождавшиеся сокращением лесных площадей и формированием в окрестностях Ахштырской пещеры участков, пригодных для жизни степных видов.

Появление таких видов на разных стратиграфических уровнях может маркировать фазы сухого и преимущественно холодного климата. С самой ранней из них связаны находки *Spalax microphthalmus* и *Arvicola* cf. *kalmankensis* в базальной части слоя 6/1. Другую фазу по фаунистическим данным можно предполагать для одного из уровней слоя 3, из которого происходит находка

альпийской галки (*Graculus graculus*). Он может соответствовать слою 3/2 (раскопки С.А. Кулакова), на который по палинологическим данным Г.М. Левковской приходится холодная ксерофитная фаза (Кулаков 2000, 2005).

Наконец, очень холодная климатическая фаза, вероятно, максимального плейстоценового похолодания, приурочена к слою 2/2. Она диагностируется по присутствию здесь остатков обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) и прометеевой полевки (*Prometheomys schaposchnikovi*). С этим же холодным периодом можно связать находку в осыпи локтевой кости сурка, скорее всего, *Marmota paleocaucasica*. Прометеева полевка и кавказский сурок – типичные виды альпийских лугов, и их присутствие в Ахштырской пещере, расположенной почти на уровне моря, свидетельствует о депрессии горных поясов более чем на 1000 м.

В плейстоценовой фауне млекопитающих Кавказа выделено несколько локальных фаунистических комплексов, последовательно сменявших друг друга во времени (Baryshnikov 2002).

Самые древние находки в Ахштырской пещере (слой 6) принадлежат к интервалу, отвечающему квайсинскому и бинагадинскому фаунистическим комплексам, и включают *Spalax microphthalmus*, *Arvicola* cf. *kalmankensis*, *Vulpes vulpes*. Имеющийся материал по пещерному медведю из этого уровня не позволяет дать его детальную морфологическую характеристику.

Сочетание видов из слоев 3–4 характерно для часовальского фаунистического комплекса: *Arvicola* cf. *chosaricus*, *Ursus kudarensis kudarensis*, *Martes foina*, *Gulo gulo*, *Megaloceros giganteus*, *Cervus elaphus*, *Bison* sp. Сходная ассоциация видов на Южном Кавказе известна из Кударских пещерных стоянок в Южной Осетии, за исключением росوماхи и гигантского оленя, которых нет в фауне Кударо.

Виды из самого верхнего уровня Ахштырской пещеры составляют ахштырский локальный фаунистический териокомплекс (стратотип – слой 2), который характеризует самый поздний этап плейстоценовой истории млекопитающих Южного Кавказа. Здесь встречено почти 20 видов: *Sorex satunini*, *S. volnuchini*, *Sorex* cf. *raddei*, *Lepus europaeus*, *Marmota paleocaucasica*, *Sylvaemus* sp., *Cricetus cricetus*, *Prometheomys schaposchnikovi*, *Chionomys roberti*, *Terricola majori*, *Microtus arvalis*, *Panthera spelaea*, *Panthera pardus*, *Sus scrofa*,

Capreolus capreolus, *Alces alces*, *Capra caucasica*, *Ovis orientalis*. В комплекс, вероятно, не входит *Ursus kudarensis*, кости которого хотя и встречены в слое 2, но его столь позднее существование на Кавказе пока не доказано. Для ахштырского териокомплекса характерно присутствие лесных млекопитающих, в том числе бореальных видов (лось, *Alces alces*), а также видов, связанных с высокогорными лугами (кавказский сурок, прометеева полевка, кавказский козел). Время существования комплекса оценивается примерно периодом от 30 до 10 тыс. лет назад, то есть совпадает с наиболее холодной эпохой плейстоцена на Кавказе.

ОСОБЕННОСТИ КОСТНОГО СКОПЛЕНИЯ

Среди видов хищных и копытных млекопитающих, определенных для костного скопления в Ахштырской пещере, больше половины (12 видов) относятся к отряду Carnivora. Такая высокая доля хищников не свойственна стоянкам древних гоминид, но она характерна для комплексов, которые были аккумулярованы хищными зверями (Stiner 1994).

Пещерный медведь. Подавляющая часть (более 95%) костного скопления принадлежит кударскому пещерному медведю. Обилие его ископаемых остатков во всех слоях предполагает их длительное накопление в пещере.

Выветривание и фрагментация. Костные фрагменты, собранные в верхних слоях пещеры, не имеют признаков значительного геохимического воздействия, однако степень коррозии костей возрастает по разрезу пещерных отложений сверху вниз, так что в слоях 5–6 многие из них разрушены до состояния костной крошки. Показательна доля определимых костей от общего числа найденных в пещере обломков: в верхних слоях она составляет 33%, в нижних слоях уменьшается до 20%.

Трубчатые и плоские кости, черепа, нижние челюсти, кости позвоночника и ребра сильно фрагментированы. Целые трубчатые кости единичны: локтевая и лучевая на уровне верхнего палеолита, локтевая, лучевая, бедренная и большеберцовая на уровне верхнего мустье, большеберцовая на уровне нижнего мустье. Лучше сохранились более прочные короткие кости конечностей (запястные и заплюсневые, фаланги, сесамовидные); только они годятся для определения в нижних слоях пещеры.

После погребения кости могли разрушаться в результате механического повреждения в осадочных слоях, а также от воздействия органических кислот и других форм почвенной абразии. Важным фактором разрушения костей до их захоронения было вытаптывание (Behrensmeier et al. 1986). Пещерные медведи, отправлявшиеся к месту зимней спячки, не только сдвигали в сторону остатки своих погибших в пещере собратьев, но и наступали на них, так что черепа и крупные кости, лежавшие в центральной зоне пещерного коридора, были мало помалу растоптаны, раздроблены (Kurtén 1976; Tillet 2002). Косвенным свидетельством такого процесса в Ахштырской пещере служит присутствие в углублении слоя 6/1 («яме») более крупных костных фрагментов по сравнению с обнаруженными на других участках. Костные фрагменты были замыты в западину пещерного дна, о чем свидетельствует их окатанность, и поэтому они меньше подверглись механическому разрушению в результате вытаптывания. Другим подтверждением этого процесса служит меньшая раздробленность костей на участках, расположенных вблизи пещерных стен, менее использовавшихся для передвижения по пещерному коридору. Кроме того, целая бедренная кость и несколько больших фрагментов ребер были обнаружены в самой дальней, редко посещавшейся части пещеры.

Возраст и сезон гибели. Собранные остатки принадлежат преимущественно взрослым медведям. Остатков детенышей немного, и среди них нет костей новорожденных.

Для основной части исследованных зубов характерна значительная изношенность зубной коронки; на них приходится, например, более половины изученных резцов (66 экз.). Среди щечных зубов сильно стертую коронку имеют 72% (126 экз.), в то время как слабая стертость коронки встречается только у 11%. Особенно характерна сильная изношенность для первого нижнего моляра m1, который первым прорезывается в нижнем зубном ряду. У некоторых образцов m1 зубная коронка стерта настолько, что открывается пульпарная полость.

Полученный профиль смертности медведей выявил, таким образом, преобладание в скоплении Ахштырской пещеры старых особей. Во всех слоях присутствуют также полувзрослые и молодые медведи, доля которых могла быть выше, так как

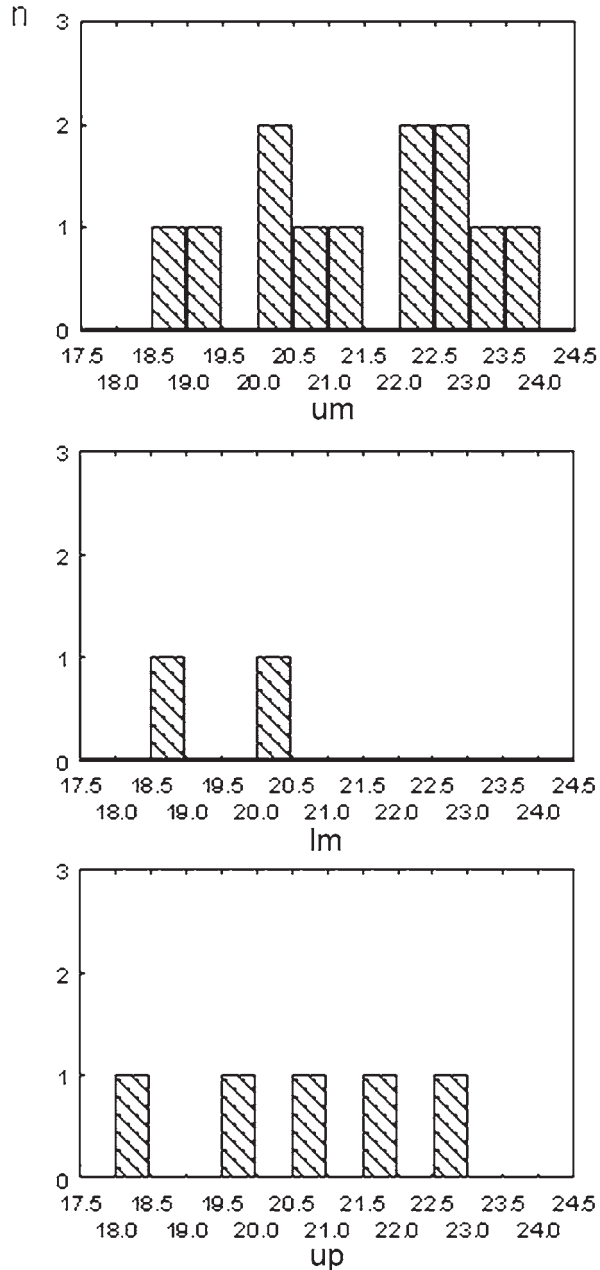


Рис. 16. Частота распределения ширины верхнего клыка (мм) кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) на разных стратиграфических уровнях Ахштырской пещеры: lm – нижний мустьерский уровень; um – верхний мустьерский уровень; up – верхнепалеолитический уровень.

Fig. 16. Frequency distribution of upper canine width (in mm) of *Ursus kudarensis* from different stratigraphic levels of Akhstyrskaya Cave: lm – lower Mousterian level; um – upper Mousterian level; up – Upper Paleolithic level.

кости детенышей менее прочные и чаще разрушаются. Такой профиль смертности показывает, что в пещере накапливались преимущественно остатки тех возрастных групп, которые хуже переносят неблагоприятные условия. Медведи использовали пещеру как берлогу и здесь погибли те из них, которые не сумели накопить необходимого для зимнего сна жирового запаса. Смерть матери вела к гибели детенышей, зимовавших вместе с ней.

О сезоне пребывания зверей в пещере судить сложно. В слое 3/1 (квадрат 110Г) найдены 3 метаподиальные кости медвежонка (Табл. 17). У детеныша бурого медведя (ЗИН 26557), который умер в зоопарке в середине лета, длина пятой плюсневой без дистального эпифиза (GL = 28.6 мм) значительно меньше, чем у ископаемого экземпляра. Следовательно, детеныш пещерного медведя из Ахштырской пещеры мог погибнуть в течение первой зимовки.

Из верхнепалеолитического уровня пещеры происходит вторая пястная кость (ЗИН 21604-118) более крупного медвежонка (Табл. 17). Размер кости совпадает с таковым детеныша бурого медведя (ЗИН 15728), который был добыт в берлоге вместе с матерью 29 ноября. Это позволяет предполагать гибель детеныша пещерного медведя во время его второй зимовки.

Половой состав. Самцы пещерного медведя были значительно крупнее самок, и этот половой диморфизм особенно проявляется в размере клыков (Kurtén 1955). Однако клыки из Ахштырской пещеры не демонстрируют четких половых различий. Поэтому высказанные мнения о половом составе выборки колебались от отнесения более половины клыков к самцам (Baryshnikov 2000) до вывода о преобладании в костном пещерном скоплении самок (Baryshnikov 2009a). При использовании размерных критериев, применявшихся для разделения полов у *Ursus spelaeus* (Kurtén 1955; Debeljak 2004; Miracle 2011), большая часть верхних и нижних клыков из Ахштырской пещеры попадает в группу самцов.

Распределение верхних клыков по стратиграфическим уровням показывает, что в нижнем мустьерском уровне 1 экземпляр принадлежит самцу и 1 – самке (Рис. 16). На уровне верхнего мустье клыки самцов подавляюще доминируют (11:1). В верхнепалеолитическом слое клыков самцов (4) также существенно больше, чем клыков самок (1). Во всей коллекции верхних клыков

Таблица 17. Размеры (мм) пястных и плюсневых костей молодых особей *Ursus kudarensis*.**Table 17.** Measurements (mm) of metacarpal and metatarsal bones from juniors of *Ursus kudarensis*.

Кость (Bone)	Возраст (Age)	Gl*	Bp	Bd	SD	Dp
1 год (1 year)						
Mc5		39.4	14.1	15.5	7.5	12.9
Mt 3		36.9	10.0	15.9	8.4	12.2
Mt 4		-	11.5	16.2	8.4	-
2 года (2 years)						
Mc 2		49.6	13.6	21.5	10.7	16.6

* Без дистального эпифиза.

* Without the distal epiphysis.

из Ахштырской пещеры соотношение самцов и самок составляет 16:3, т. е. доля самцов в 5 раз превосходит таковую самок.

Промеры нижнего клыка также дают большой перекоп в сторону самцов (Рис. 17). Соотношение клыков, отнесенных к самцам и самкам соответственно, составляет в нижнем мустьерском слое 10:3, в верхнем мустьерском слое 12:3, на уровне верхнего палеолита 3:1. Суммарная выборка нижних клыков из Ахштырской пещеры (включая образцы из осыпи) насчитывает 28 экземпляров самцов и 7 экземпляров самок, т. е. самцов в 4 раза больше, чем самок.

Самцы преобладают на всех стратиграфических уровнях пещеры. В нижних мустьерских слоях и в слое верхнего палеолита самцов приблизительно в 3 раза больше, чем самок, в то время как в верхних мустьерских слоях их доля заметно возрастает: здесь самцов в 6 раз больше, чем самок.

Промеры пястных и плюсневых костей также пригодны для разделения медведей по полу (Toškan 2006). Была проанализирована частота распределения значений наибольшей длины у третьей пястной кости (Mc 3). К самцам условно отнесены экземпляры, наибольшая длина которых превышает 86 мм.

В нижнем мустьерском уровне обнаружены 8 костей самцов и 3 кости самок (Рис. 18). Для уровня верхнего мустья получено соотношение между полами 17:2; в верхнепалеолитическом слое доминирование самцов сохраняется (7:1). Всего в выборке третьей пястной кости из Ахштырской пещеры самцам принадлежат 32 экземпляра, самкам только 5. Полученные данные приблизи-

тельно соответствуют данным, полученным при измерении нижнего клыка.

При сравнении с промерами третьей пястной кости пещерных медведей из других плейстоценовых местонахождений Европы выборка из Ахштырской пещеры попадает в область наибольших значений длины Mc 3, что можно рассматривать как преобладание в Ахштырской пещере остатков самцов (Рис. 19).

Присутствие остатков самцов подтверждают также находки половых костей (os penis), которые обнаружены на уровне верхнего мустья (ЗИН 21600-191) и на уровне нижнего мустья (слои 4/1 и 5/1) (Рис. 15).

Таким образом, анализ полового состава пещерных медведей из Ахштырской пещеры выявил значительное преобладание самцов. Расчеты, выполненные по промерам клыков и пястных костей, совпадают, сходные результаты также дают измерения трубчатых костей. Поэтому нельзя считать обнаруженный перекоп в сторону самцов следствием выборочности материала в процессе его сбора или из-за условий хранения.

Соотношение между полами может варьировать в разных местонахождениях. Варьирование объясняют тем, что самки, особенно беременные или с детенышами, избегали взрослых самцов во время спячки. Последние представляли для них серьезную угрозу, и самки выбирали для берлоги более маленькие и укромные убежища (Kurtén, 1958). В Восточных Альпах отмечалось также преобладание самок в более высоко расположенных пещерах, поскольку они предпочитали экологически экстремальные регионы, чтобы прятать

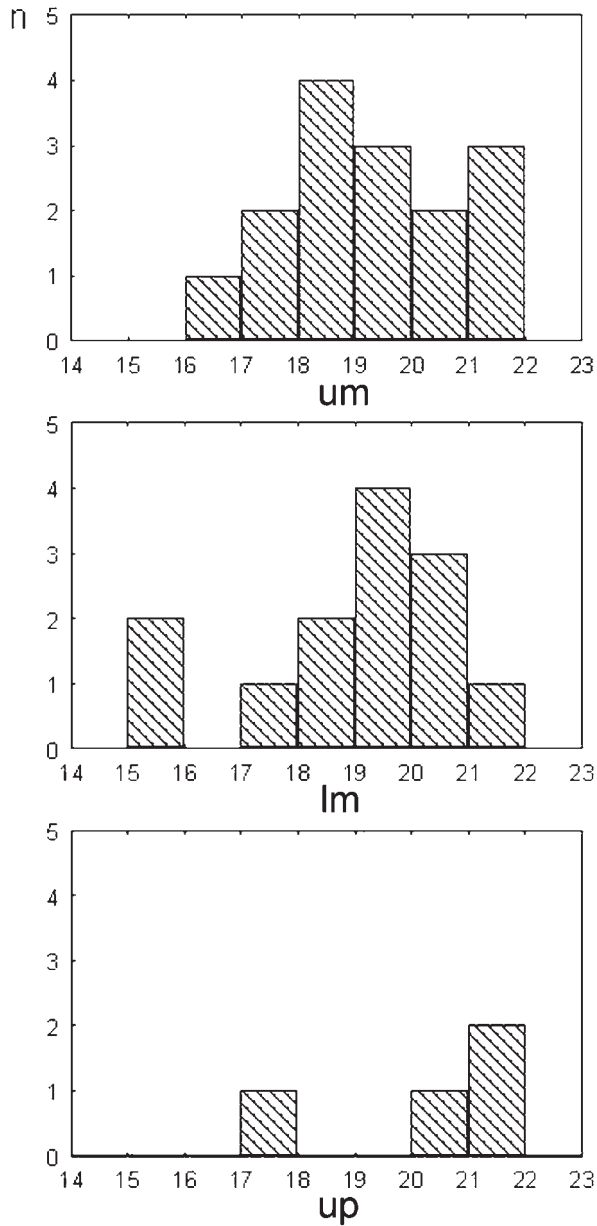


Рис. 17. Частота распределения ширины нижнего клыка (мм) кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) на разных стратиграфических уровнях Ахштырской пещеры. Обозначения как на Рис. 16.

Fig. 17. Frequency distribution of lower canine width (in mm) of *Ursus kudarensis* from different stratigraphic levels of Akhstyrskaya Cave. Designations as in Fig. 16.

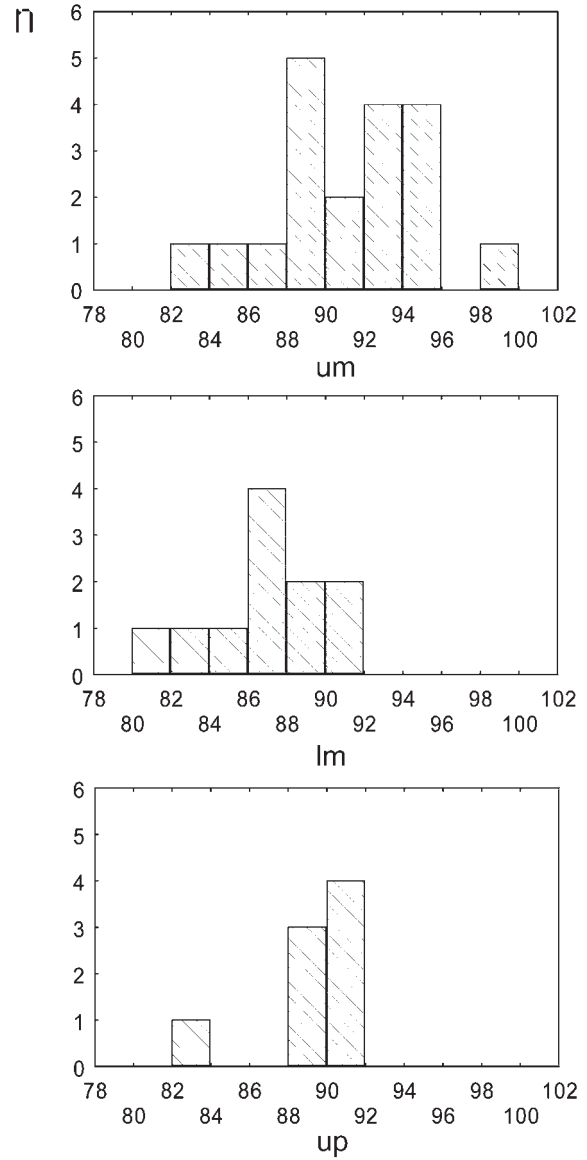


Рис. 18. Частота распределения наибольшей длины третьей пястной кости (мм) кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) на разных стратиграфических уровнях Ахштырской пещеры. Обозначения как на рис. 16.

Fig. 18. Frequency distribution of Mc3 greatest length (in mm) of *Ursus kudarensis* from different stratigraphic levels of Akhstyrskaya Cave. Designations as in Fig. 16.

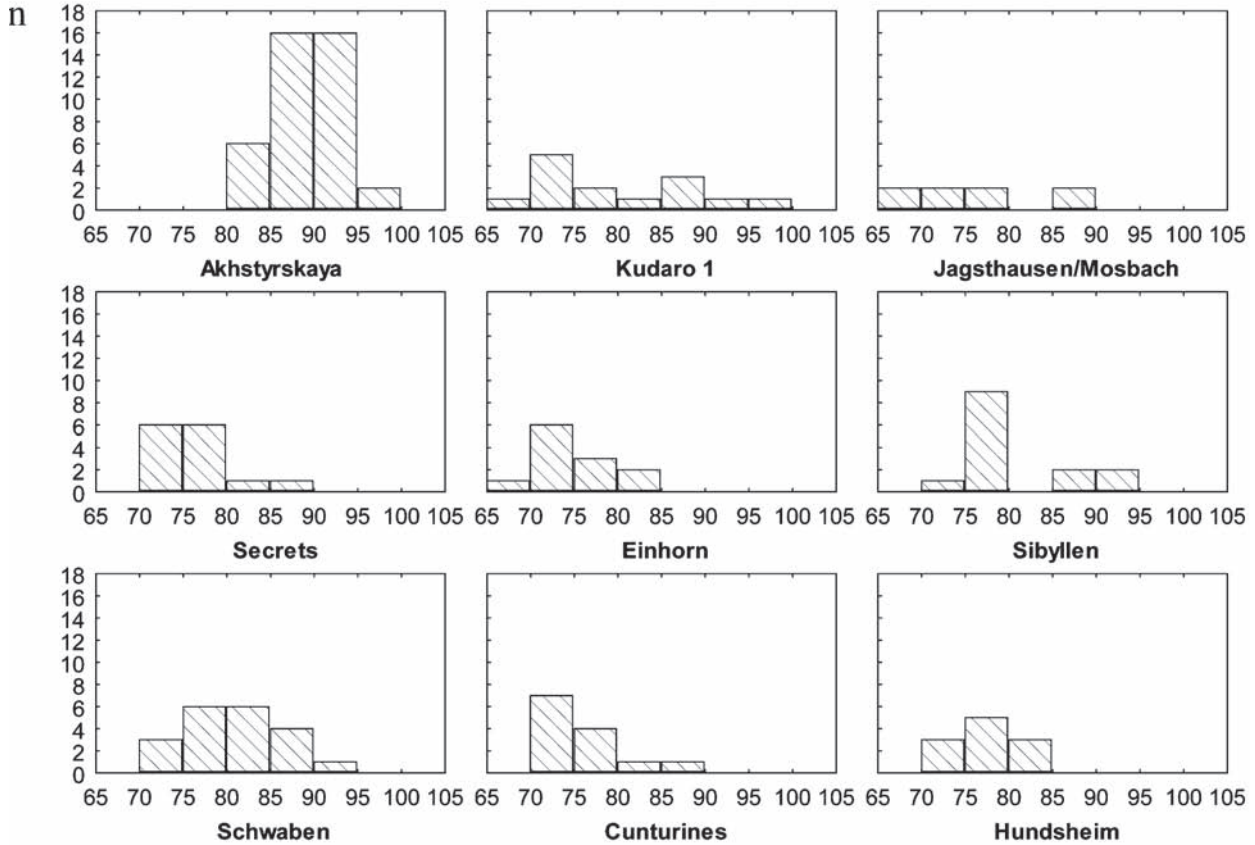


Рис. 19. Частота распределения наибольшей длины третьей пястной кости (мм) у пещерных медведей из разных местонахождений. *Ursus deningeri deningeri* (Jagsthausen/Mosbach, Hundsheim), *U. d. hercynicus* (Einhorn), *U. kudarensis* (Akhstyrskaya, Kudaro 1), *U. spelaeus spelaeus* (Sibyllen), *U. s. eremus* (Schwaben), *U. s. ladanicus* (Cunturines), *U. s. kanivetz* (Secrets).

Fig. 19. Frequency distribution of Mc3 greatest length (in mm) of cave bears from different localities. *Ursus deningeri deningeri* (Jagsthausen/Mosbach, Hundsheim), *U. d. hercynicus* (Einhorn), *U. kudarensis* (Akhstyrskaya, Kudaro 1), *U. spelaeus spelaeus* (Sibyllen), *U. s. eremus* (Schwaben), *U. s. ladanicus* (Cunturines), *U. s. kanivetz* (Secrets).

детенышей от самцов (Reisinger and Hohenegger 1998). Данные по Кавказу свидетельствуют, что в лежащей в среднегорье пещере Кударо 1 (1700 м) остатки самок в ашельском слое 5в ассоциированы с многочисленными молочными клыками медвежат, которые ложились здесь зимовать вместе с матерями (Baryshnikov 1999).

Другую причину колебаний соотношения полов видят во влиянии климатических условий. В теплые фазы плейстоцена самки с детенышами ложились в берлоги раньше самцов, но в фазах более холодного климата самцы начинали поиск зимних убежищ одновременно с самками, которым приходилось из-за этого искать другие пещеры (Germonpré 2004).

Обширная Ахштырская пещера с широким входом не была безопасной для самок с детены-

шами и редко использовалась ими. В противоположность этому обилие корма в прибрежной зоне позволяло взрослым самцам осенью долго не ложиться в спячку, и расположенная поблизости от побережья Ахштырская пещера была для них подходящей берлогой.

Распределение частей скелета. В Ахштырской пещере удалось установить все скелетные элементы пещерного медведя (Табл. 18, 19), хотя большинство костей разбито на мелкие части, которые быстрее разрушаются выветриванием, чем целые кости или их крупные фрагменты.

В старой остеологической коллекции (раскопки 1937–1938 гг.) преобладают короткие кости дистальных отделов конечностей (75%), в то время как обломки осевого скелета редки. В новой коллекции из раскопок 2001, 2005–2008 гг. на-

Таблица 18. Состав скелетных элементов (количество костей/минимальное число особей) кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*). Раскопки С.Н. Замятнина, 1937–1938, 1940 гг.

Table 18. Skeletal elements composition (MNS/MNI) in *Ursus kudarensis*. Excavated by S.N. Zamyatnin in 1937–1938.

Кость (-и) или часть скелета (Bone (-s) or part of the skeleton)	Нижний мустьерский слой (Lower Mousterian layer)	Верхний мустьерский слой (Upper Mousterian layer)	Верхний палеолитический слой (Upper Paleolithic layer)	Смесь слоев (Mixed layers)	Всего (Total)
Череп (Skull)				13	13
Нижняя челюсть (Mandible)				22	22
Подъязычные (Hyoids)				27	27
Зубы верхние (Upper teeth)	11/3	48/5	18/2	6/1	83
Зубы нижние (Lower teeth)	61/13	86/10	44/5	10/3	201
Позвонки (Vertebrae)	17	44	17	311	389
Ребра (Ribs)		2	1	197	200
Грудина (Sacrum)		6	2	5	13
Лопатка (Scapula)				9	9
Плечевая (Humerus)	2	6	2	9	19
Локтевая (Ulna)	4	11	3	21	39
Лучевая (Radius)	7	7	3	9	26
Запястные (Carpals)	63	85	53	87	288
Пястные (Metacarpals)	45/9	50/12	23/6	75/12	193
Тазовые (Pelvis)				5	5
Бедренная (Femur)	10	14	3	31	58
Коленная чашечка (Patella)	7	13	5	41	66
Большеберцовая (Tibia)	2	9		3	14
Малоберцовая (Fibula)	5	6		31	42
Пяточная (Calcaneus)	10/6	8/7	3/3	27/14	48
Таранная (Talus)	15/10	15/8	5/4	33/15	68
Заплюсневые (Tarsals)	38/8	43/7	16/7	24/3	121
Плюсневые (Metatarsals)	49/9	54/9	17/4	98/17	218
Обломки метаподий (Metapodial fragments)				304	304
Фаланга первая (Phalanx 1)	101	176	52	125	454
Фаланга вторая (Phalanx 2)	41	91	29	20	181
Фаланга третья (Phalanx 3)	46	87	27	52	212
Сесамовидные (Sesamoids)				3	3
Бакулюм (Vasculum)				1	1
Итого (Total)	534/13	861/12	323/7	1599/17	3317

Таблица 19. Состав и число скелетных элементов кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*). Раскопки С.А. Кулакова, 2005–2008 гг.**Table 19.** Skeletal elements (MNS/MNI) in *Ursus kudarensis*. Excavated by S.A. Kulakov, 2005–2008.

Кость (-и) или часть скелета (Bone (-s) or part of the skeleton)	Слой (Layers)				
	2	3	4	5	6
Череп (Skull)			1	3	17
Нижняя челюсть (Mandible)			3	2	5
Подъязычные (Hyoids)		6			4
Молочные зубы (Deciduous teeth)				1	1
Постоянные зубы (Permanent teeth)	1	33	7	5	30
Обломки зубов (Tooth fragments)		6	1	10	20
Позвонки (Vertebrae)	3	99	13	72	123
Ребра (Ribs)	19	218	9	93	286
Грудина (Sacrum)					
Обломки трубчатых (Long bone fragments)	2	34	9	37	154
Лопатка (Scapula)		1			1
Плечевая (Humerus)		3	1	2	2
Локтевая (Ulna)				1	3
Лучевая (Radius)		4		2	3
Запястные (Carpals)		8	1	3	11
Пястные (Metacarpals)		4	1		5
Тазовые (Pelvis)		4		1	8
Бедренная (Femur)	1				1
Коленная чашечка (Patella)				2	3
Большеберцовая (Tibia)					4
Малоберцовая (Fibula)					4
Пяточная (Calcaneus)		2		1	2
Таранная (Talus)		2		2	7
Заплюсневые (Tarsus)			1	3	16
Плюсневые (Metatarsus)		10		3	4
Обломки метаподий (Metapodial fragments)		2	1	10	40
Фаланга первая (Phalanx 1)	6	11	4	5	31
Фаланга вторая (Phalanx 2)	1	3	1	2	17
Фаланги третья (Phalanx 3)	4	8	1	6	20
Сесамовидные (Sesamoids)	3	1	1	3	20
Бакулюм (Vasculum)			1	1	2
Итого (Total)	40	459	56	253	844

блюдается другое распределение частей скелета. Здесь почти половину костного материала составляют фрагменты позвонков и ребер. Такое несоответствие в наборе скелетных элементов может быть результатом разной методики сбора костного материала: во время старых полевых работ могли собирать не все обломки осевого скелета.

Примечательно, что обе коллекции содержат мало черепных фрагментов. Части головы обычно доминируют в костных скоплениях, оставленных хищниками, например, гиенами (Stiner 1994). Их редкость в материале из Ахштырской пещеры показывает, что остатки медведей не были аккумулярованы другими хищниками (волками, львами) или гоминидами, а накапливались в результате естественной гибели медведей.

В пещере найдены подъязычные кости, хвостовые позвонки, грудина, мелкие кости кисти и стопы, половые кости медведей, то есть те части скелета, которые чаще других утрачиваются при утилизации туш хищниками и первобытными охотниками или в результате их разрушения и переноса водой. Набор скелетных элементов позволяет судить о том, что медведи гибли внутри пещерной полости, а не были принесены извне. Их трупы разлагались постепенно, без активного и систематического участия падальщиков. Такая ситуация могла возникать при гибели медведей в пещере во время зимовки.

Поверхностные повреждения костей. Поверхность костей пещерного медведя в верхних слоях гладкая, иногда с царапинами и мелкими трещинами или же шероховатая. В нижних слоях она более неровная, чешуйчатая, часто сильно эродированная. Такие типы поверхностных повреждений могут быть следствием механических процессов почвенной абразии, при транспортировке водой или активного воздействия химических агентов. Некоторые кости сильно окатаны (в слоях 5/2 и 6/1).

На многих костных обломках видны короткие царапины, штрихи, вмятины, края обломков потертые или фестончатые. Эти повреждения могли образоваться в результате вытаптывания, когда в пещеру заходили разные посетители (медведи, гоминиды) (Behrensmeier et al. 1986; Fiorillo 1989; Blasco et al. 2008).

Следы повреждений от деятельности хищников редки (Рис. 20). Встречен крупный фрагмент дистальной части плечевой кости из слоя 3/1



Рис. 20. Трубочатые кости кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*), погрызенные крупным хищником (слой 3/1–3/4, вверху, и 6/1, гор. 2–2, внизу).

Fig. 20. Bone fragments of *Ursus kudarensis* with cut-marks from teeth of a large carnivore (layer 3/1–3/4, up, and layer 6/1, horizon 2–2, down).

(квадрат 113Г), погрызенный крупным хищником (Рис. 21). Эти следы могут быть следствием нападения другого медведя или поедания им падали. Наблюдения в пещерах Испании также предполагают, что пещерные медведи могли время от времени падальничать (Rabal-Garcés et al. 2012).

В нижней части слоя 6 найден обломок кости, поврежденный крупным грызуном (Рис. 22). Возможно, что погрызы принадлежат дикобразу, хотя остатков самого дикобраза в Ахштырской пещере не найдено. На Кавказе кости, погрызенные дикобразом, часто встречаются в палеолитических слоях Кударских пещер (Барышников и Баранова, 1982).

Нет костей с явными следами от каменных орудий или признаками других форм человеческой активности.

Обсуждение. Проведенное исследование выявило, что кости пещерного медведя накапливались в Ахштырской пещере постепенно, в результате гибели зверей в течение зимней спячки. Они погибали от истощения или болезней, хотя мог иметь место и каннибализм. Присутствие на медвежьих костях следов вытаптывания и погрызов

показывают, что некоторые из них находились длительное время на пещерном полу перед захоронением.

В костном скоплении преобладают остатки взрослых самцов; самки редко использовали пещеру как родильную берлогу. Зимовали самки вместе с детенышами последнего и предпоследнего помета. Южное положение Ахштырской пещеры допускает, что зимний сон у кударских пещерных медведей был непродолжительным, а в богатые кормами годы взрослые самцы могли вообще не уходить в берлогу, что делало их в это время особенно опасными для зимующих самок и молодых животных.

Остатки медведей обильны по всему разрезу четвертичных отложений Ахштырской пещеры, хотя их число значительно уменьшается в верхних слоях. В других пещерных стоянках кости медведей почти перестают встречаться после прихода в пещеру древних гоминид; такова, например, ситуация в Денисовой пещере на Алтае (Деревянко и др. 2003). Причиной этого может быть возрастание фактора беспокойства: медведи покидали пещеру, которую они уже не воспринимали как безопасное убежище для зимовки и выведения потомства. Феномен Ахштырской пещеры объясняется редкостью использования ее древними гоминидами.

Другие крупные млекопитающие. Остатки других крупных млекопитающих в Ахштырской пещере редки. Можно предположить, что их захоронение было случайным. Присутствуют кости различных хищников, в том числе волка, пещерного льва, леопарда, а также копытных, которые встречаются чаще. Они представлены главным образом фалангами и другими костями дистальных отделов конечностей и сильно раздроблены. Некоторые из них, например, фрагмент локтевой кости кавказского козла из слоя 2/1, расщеплены вдоль, другие расколоты, скорее всего, клыками крупного хищника.

Поверхность костей в верхних слоях пещеры ровная, гладкая, в нижних слоях она сильно эродированная, как и на костях пещерного медведя. На границе мустьерского и верхнепалеолитического слоев найдены кости предплечья кавказского козла (ЗИН 21629-1) со следами погрызов, оставленных небольшим грызуном (Рис. 22). Судя по размеру резцов, он был меньше дикобраза и кавказского сурка.

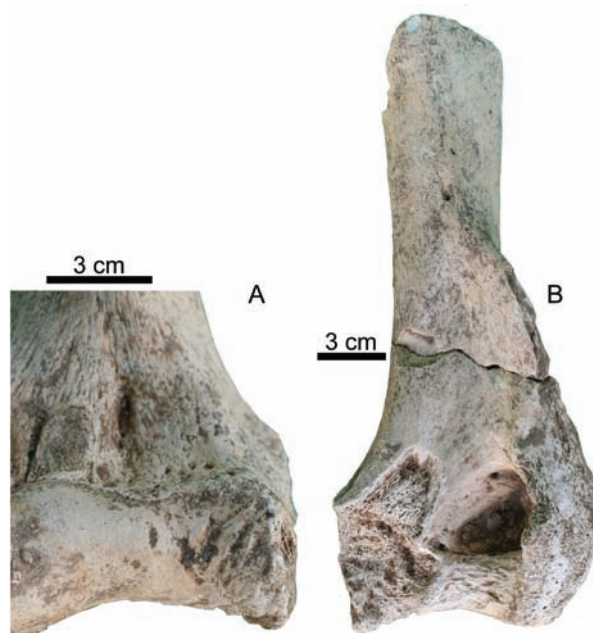


Рис. 21. Правая плечевая кость кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*) из Ахштырской пещеры (слой 3), погрызенная крупным хищником; спереди (А) и сзади (В).

Fig. 21. Right humerus of *Ursus kudarensis* from Akhstyrskaya Cave (layer 3) gnawed by a large carnivore; cranial (A) and caudal (B) views.

Часть фрагментов обгрызена хищниками, скорее всего, волком; их костная ткань смята, сжевана. Таковы обломки локтевой и лучевой кости волка и фаланга рыси из шурфа, вторая фаланга волка из слоя 2/2, пяточная кость оленя из слоя 3а (кв. 76). Зубами крупного хищника, вероятно, были оставлены продольные борозды на фрагменте головки плечевой кости бизона (ЗИН 21618-1).

Выводы. На аккумуляцию и модификацию костного скопления в Ахштырской пещере оказывали влияние разные биологические и небиологические факторы.

Основная масса костного материала принадлежит кударскому пещерному медведю, кости которого накапливались в пещере в результате естественных причин (звери гибли от голода, дряхлости, болезней или от хищничества других медведей). Окруженная густым лесом Ахштырская пещера на протяжении большей части своей плейстоценовой истории использовалась пещерными медведями в качестве зимнего убежища. Это обстоятельство повлияло на то, что пещеру редко использовали других крупные хищники.

Таблица 20. Видовой состав плейстоценовых позвоночных Ахштырской пещеры.

Table 20. Species composition of Pleistocene vertebrates of Akhstyrskaya Cave

Pisces	<i>Syloaemus</i> sp.
<i>Salmo trutta labrax</i>	<i>Prometheomys schaposchnikovi</i>
Amphibia	† <i>Arvicola</i> cf. <i>chosaricus</i>
<i>Rana</i> sp.	† <i>Arvicola</i> cf. <i>kalmankensis</i>
Reptilia	<i>Chionomys roberti</i>
<i>Lacerta</i> sp.	<i>Microtus majori</i>
Aves	<i>Microtus arvalis</i>
Falconiformes	Carnivora
<i>Accipiter gentilis</i>	<i>Canis lupus</i>
<i>Aquila chrysaetos</i>	<i>Vulpes vulpes</i>
Columbiformes	<i>Ursus arctos</i>
<i>Columba livia</i>	† <i>Ursus kudarensis</i>
Passeriformes	<i>Martes foina</i>
<i>Melanocorypha</i> sp.	<i>Gulo gulo</i>
<i>Hirundo rustica</i>	<i>Mustela</i> cf. <i>eversmannii</i>
<i>Sitta europaea</i>	<i>Mustela nivalis</i>
<i>Pica pica</i>	† <i>Panthera spelaea</i>
<i>Pyrhocorax pyrrhocorax</i>	<i>Panthera pardus</i>
<i>Pyrhocorax graculus</i>	<i>Lynx lynx</i>
Mammalia	<i>Felis silvestris</i>
Insectivora	Perissodactyla
<i>Sorex satunini</i>	<i>Equus</i> sp.
<i>Sorex volnuchini</i>	Artiodactyla
<i>Sorex</i> cf. <i>raddei</i>	<i>Sus scropha</i>
Chiroptera	<i>Capreolus capreolus</i>
Chiroptera indet.	<i>Alces alces</i>
Lagomorpha	† <i>Megaloceros giganteus</i>
<i>Lepus europaeus</i>	<i>Cervus elaphus</i>
Rodentia	<i>Bison</i> sp.
<i>Marmota</i> sp.	<i>Capra caucasica</i>
<i>Spalax microphtalmus</i>	<i>Ovis orientalis</i>
<i>Cricetus cricetus</i>	

Древние гоминиды могли неоднократно посещать Ахштырскую пещеру, но их роль в накоплении и в преобразовании костного материала была ограниченной. Пещера служила им укрытием в периоды, когда ее оставляли медведи, или же для кратких остановок во время летних миграций. В этом можно видеть объяснение поразительному факту накопления в пещере как обильных костных остатков пещерных медведей, погибших вследствие естественных причин, так и большого количества каменных палеолитических

изделий. Узкие, глубокие и покрытые густой растительностью ущелья в окрестностях пещеры, по видимому, не были местом, удобным для первобытных охот на крупных млекопитающих.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Плейстоценовая фауна позвоночных Ахштырской пещеры насчитывает почти 50 видов и является наиболее представительной для палеолитических стоянок в северо-западной части Южного



Рис. 22. Следы погрызов грызуна среднего размера на предплечье кавказского козла (*Capra caucasica*).

Fig. 22. Traces of gnaw marks made by a medium-size rodent on the forearm of *Capra caucasica*.

Кавказа. Основная часть костного скопления в Ахштырской пещере сформирована остатками кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*), который был характерен для Южного Кавказа, в то время как одновременно с ним в Европе и на Урале встречался европейский пещерный медведь *U. spelaeus*. Кударский пещерный медведь достигал крупных размеров благодаря богатой кормовой базе причерноморских областей Кавказа.

Разнообразие видового состава плейстоценовой фауны позвоночных Ахштырской пещерной стоянки определяется ее географическим положением около берега Черного моря, вдоль которого в плейстоцене осуществлялось расселение на юг степных млекопитающих Северного Кавказа в периоды аридизации климата и сокращения лесных площадей.

Установлено, что кости крупных млекопитающих в Ахштырской пещере накапливались в результате естественной гибели пещерных медведей и жизнедеятельности других хищников, устраивавших здесь свое логово (волк, леопард, пещерный лев). Роль древнего человека в этом процессе была невелика и носила эпизодический характер. Нет надежных свидетельств того, что древний человек добывал или утилизировал туши крупных млекопитающих на самой стоянке. Ахштырская пещера, по-видимому, использовалась им для других целей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я признателен Н.М. Ермоловой (Санкт-Петербург) за передачу для исследования остеологической коллекции из раскопок Е.А. Векиловой, а также Д.А. Чистякову и А.К. Каспарову за содействие в ее инвентаризации. Особую благодарность я хочу выразить С.А. Кулакову (Санкт-Петербург), пригласившего меня на полевые работы в Ахштырскую пещеру. Большую помощь в сборе фаунистического материала оказали Е.И. Кулакова, О.С. Кулакова, а также школьники пос. Адлер. Ценные замечания по статье были сделаны А.С. Тесаковым (Москва). С.В. Барышникова ассистировала при камеральной обработке остеологической коллекции. Финансовая поддержка исследования осуществлена грантами РФФИ № 07-06-00133а и, частично, № 09-04-01770-а. Эта работа была поддержана также Министерством образования и науки Российской Федерации. Получение абсолютной даты по кости пещерного медведя финансировалось Австрийской академией наук.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А.К. и Ербаева М.А. 1983. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. Наука, Москва, 190 с.
- Барышников Г.Ф. 1980. Сурок в палеолите Кавказа. *Труды Зоологического института АН СССР*, **93**: 50–59.
- Барышников Г.Ф. 1987. Пещерный медведь в палеолите Крыма. *Труды Зоологического института АН СССР*, **168**: 38–65.
- Барышников Г.Ф. 1990. Плейстоценовый лось Кавказа. Третий Международный симпозиум по лосю, 27 августа – 5 сентября 1990 г. Тезисы докладов. Сыктывкар: 24.
- Барышников Г.Ф. 2007. Семейство медвежьих (Carnivora, Ursidae). Наука, Санкт-Петербург, 542 с. (Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 5).

- Барышников Г.Ф. и Баранова Г.И. 1982.** О находке дикобраза Виноградова в палеолите Кавказа. *Труды Зоологического института АН СССР*, **115**: 46–53.
- Барышников Г.Ф. и Голованова Л.В. 1989.** Млекопитающие мустьерской стоянки Матузка на Кубанском Кавказе. *Труды Зоологического института АН СССР*, **198**: 3–55.
- Барышников Г.Ф. и Николаев А.И. 1982.** Остатки благородного оленя из палеолитических стоянок Кударо на Кавказе. *Труды Зоологического института АН СССР*, **111**: 73–89.
- Барышников Г.Ф. и Черепанов Г.О. 1985.** Птицы Большого Кавказа эпохи палеолита и мезолита. *Орнитология*, **20**: 139–160.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1980.** Фауна верхнего палеолита – мезолита карстовых пещер Черноморского побережья Кавказа и ее экологическое значение. *Пещеры Грузии, Тбилиси*, **8**: 75–87.
- Бурчак-Абрамович Н.И. и Бендукидзе О.Г. 1971.** Ископаемая россомаха в Абхазии на Кавказе. *Acta Museum Macedoniae Scientific Natural, Skopje*, **8** (12): 105–111.
- Бурчак-Абрамович Н.И. и Церетели Д.В. 1977.** Ископаемые медведи Кавказа. Геология четвертичного периода. Издательство АН Армянской ССР, Ереван: 129–138.
- Векилова Е.А., Гричук В.П., Губонина З.П., Ермолова Н.М., Зубов А.А., Муратов В.М. и Фриденберг Э.О. 1978.** Ахштырская пещера. Археология и палеогеография раннего палеолита Крыма и Кавказа. Наука, Москва: 37–48.
- Векуа А.К. 1978.** Ископаемые позвоночные Цуцхватских пещер. Давитая Ф.Ф. (Ред.) Изучение пещер Колхиды. Цуцхватская многоярусная карстовая пещерная система. Мецниереба, Тбилиси: 94–126.
- Верещагин Н.К. 1959.** Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. Издательство АН СССР, Москва – Ленинград, 704 с.
- Верещагин Н.К. и Барышников Г.Ф. 1980.** Остатки млекопитающих из пещеры Кударо З. Иванова И.К. и Черняховский А.Г. (ред.) Кударские пещерные палеолитические стоянки в Юго-Осетии (вопросы стратиграфии, экологии, хронологии). Наука, Москва: 63–78.
- Громов В.И. 1948.** Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит). *Труды Института геологических наук АН СССР*, **64** (Геологическая серия, 17): 1–520.
- Громова В. 1948.** К истории фауны млекопитающих Кавказа. *Известия Академии наук. Серия биологическая*, **5**: 517–537.
- Громова В. 1960.** Определитель млекопитающих СССР по костям скелета. Вып. 2. Определитель по крупным костям заплосны. *Труды Комиссии по изучению четвертичного периода*, **16**: 1–118.
- Деревянко А.П., Шуньков М.В., Агаджанян А.К., Барышников Г.Ф., Малаева Е.М., Ульянов В.А., Кулик Н.А., Постнов А.В. и Анойкин А.А. 2003.** Природная среда и человек в палеолите Горного Алтая. Условия обитания в окрестностях Денисовой пещеры. Издательство Института археологии и этнографии СО РАН, Новосибирск, 448 с.
- Замятнин С.Н. 1940.** Навалишинская и Ахштырская пещеры на Черноморском побережье Кавказа. *Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода*, **6–7**: 100–101.
- Зажигин В.С. 1980.** Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири. Наука, Москва, 155 с.
- Кулаков С.А. 2000.** Некоторые новые данные к изучению Ахштырской пещерной стоянки (Северо-Западный Кавказ). *Археологические вести*, **7**: 20–28.
- Кулаков С.А. 2005.** Новые данные по стратиграфии и хронологии Ахштырской пещерной стоянки (Северо-Западный Кавказ). Четвертая Кубанская археологическая конференция. Тезисы и доклады. Краснодар, 158–161.
- Любин В.П. 1989.** Палеолит Кавказа. Борисковский П.И. (Ред.) Палеолит Кавказа и Северной Азии. Наука, Ленинград: 7–142.
- Маркова А.К. 1982.** Плейстоценовые грызуны Русской равнины. Наука, Москва, 187 с.
- Рустамов А.К. 1954.** Семейство вороновые. Дементьев Г.П. и Гладков Н.А. (Ред.) Птицы Советского Союза. Т. 5. Советская наука, Москва: 13–104.
- Рябинин А.Н. 1937.** Заметка об остатках пещерного льва из окрестностей Сочи на черноморском побережье Кавказа. *Труды Ассоциации по изучению четвертичного периода*, **3**: 60–62.
- Смирнов Н.А. 1918.** О находке челюсти россомахи при пещерных раскопках в Кутаисской губернии. *Известия Кавказского музея*, 1917, **11** (3–4): 226–227.
- Чердынцев В.В., Алексеев В.А., Кинд Н.В., Форова В.С., Завельский Ф.О., Сулержицкий Л.Д. и Чурикова И.В. 1965а.** Радиоуглеродные даты лаборатории Геологического института (ГИН) АН СССР. *Геохимия*, **12**: 1410–1422.
- Чердынцев В.В., Казачевский И.В. и Кузьмина Е.А. 1965б.** Возраст плейстоценовых карбонатных формаций по изотопам урана и тория. *Геохимия*, **9**: 1085–1092.
- Янина Т.А. 2009.** Палеогеография бассейнов Понто-Каспия в плейстоцене по результатам малакофаунистического анализа. Автореферат диссертации доктора географических наук, Москва, 28 с.
- Baryshnikov G. 1998.** Cave bears from the Paleolithic of the Greater Caucasus. Saunders J.J., Styles B.W. and Baryshnikov G.F. (Eds.) *Quaternary Paleozoology in*

- the Northern Hemisphere. *Springfield (Illinois State Museum Scientific Papers, 27)*: 69–118.
- Baryshnikov G. 1999.** Bone assemblages from Acheulean and Mousterian levels in the Kudaro Caves in the Caucasus Mountains. The role of early humans in the accumulation of European Lower and Middle Palaeolithic bone assemblages. *Monographien des romisch-germanischen Zentralmuseums, Mainz, 42*: 237–253.
- Baryshnikov G. 2000.** Late Pleistocene cave bear (*Ursus deningeri kudarensis*) from the Akhstyrskaya Cave in the Caucasus (Russia). *Beiträge zur Paläontologie, Wien, 25*: 145–152.
- Baryshnikov G. 2002.** Local biochronology of Middle and Late Pleistocene mammals from the Caucasus. *Russian Journal of Theriology, 1*(1): 61–67.
- Baryshnikov G. 2006.** Morphometrical variability of cheek teeth of cave bears. *Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki. Spec. vol., 98*: 81–102.
- Baryshnikov G.F. 2009.** New data on cave bear from Akhstyrskaya Cave (north-western part of Southern Caucasus, Russia). *Stalactite, 2008, 58*(2): 9–13.
- Baryshnikov G. 2010.** Pleistocene Mustelidae (Carnivora) from Paleolithic site in Kudaro Caves in the Caucasus. *Russian Journal of Theriology, 2009, 8*(2): 75–95.
- Baryshnikov G., Hoffecker J. and Burgess R. 1996.** Palaeontology and zooarchaeology of Mezmaiskaya Cave (northwestern Caucasus, Russia). *Journal of Archaeological Sciences, 23*: 313–335.
- Behrensmeyer A.K., Gordon K.D. and Yanagi G.T. 1986.** Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. *Nature, 319*: 768–771.
- Blasco R., Rosell J., Peris J.F., Cáceres I. and Vergès J.M. 2008.** A new element of trampling: an experimental application on the Level XII faunal record of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Sciences, 35*: 1605–1618.
- Bocherens H., Fizet M. and Mariotti A. 1992.** Fossil bear diet, physiology and ecology as inferred by stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry. *Journal of Vertebrate Paleontology, 12*(3, Suppl.): 19–20.
- Bonifay M.-F. 1971.** Carnivores quaternaries du sud-est de la France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série C, 21*(2): 43–377 + XXVII pls.
- Debeljak I. 2004.** Fossil population structure of the cave bear from Potočka zijalka (Slovenia). *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, 13*: 173–182.
- Driesch von den A. 1976.** A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin, 1*: 1–136.
- Fiorillo A.R. 1989.** An experimental study of trampling: Implications for the fossil record. Bonnicksen R. and Sorg M.H. (Eds) Bone modification. Orono, Maine: 61–71.
- Germonpré M. 2004.** Influence of climate on sexual segregation and cub mortality in Pleniglacial cave bear. Lauwerier R.C.G.M. and Plug I. (Eds.) The future from the past. 9th ICAZ Conference, Durham, 2002. Oxbow Books: 51–63.
- Grandal 'Anglade A. and López-González F. 2005.** Sexual dimorphism and ontogenetic variation in the skull cave bear (*Ursus spelaeus* Rosenmüller) of the European Upper Pleistocene. *Geobios, 38*: 325–337.
- Hoffecker J., Baryshnikov G. and Potapova O. 1991.** Vertebrate remains from the Mousterian site of Ilskaya 1 (Northern Caucasus, USSR): New analysis and interpretation. *Journal of Archaeological Sciences, 18*: 113–147.
- Kahlke R.-D. 1994.** Die Entstehungs-, Entwicklungs- und Verbreitungsgeschichte des oberpleistozänen *Mammuthus-Coelodonta*-Faunenkomplexes in Eurasien (Großsäuger). *Abhandlungen der Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, 546*: 1–164.
- Knapp M., Rohland N., Weinstock J., Baryshnikov G., Sher A., Doris N., Rabeder G., Pinhasi R., Schmitt H. and Hoffreiter M. 2009.** Mitochondrial DNA sequences of Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns. *Molecular Ecology, 18*(6): 1225–1238.
- Koby F.E. 1949.** Le dimorphisme sexuel des canines d'*Ursus arctos* et d'*Ursus spelaeus*. *Revue Suisse de Zoologie, 56*: 675–687.
- Kolfschoten T. van. 1990.** The evolution of the mammal fauna in the Netherlands and the middle Rhine Area (Western Germany) during the late Middle Pleistocene. *Mededelingen van de Rijksgeologische Dienst, 43*(3): 1–69.
- Kurtén B. 1955.** Sex dimorphism and size trends in the cave bear, *Ursus spelaeus* Rosenmüller and Heinroth. *Acta Zoologica Fennica, 90*: 1–48.
- Kurtén B. 1958.** Life and death of the Pleistocene cave bear. *Acta Zoologica Fennica, 95*: 1–59.
- Kurtén B. 1969.** Die Carnivoren-Reste aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. *Paläontologische Abhandlungen, Abteilung A, Berlin, 3*(3–4): 735–751.
- Kurtén B. 1976.** The cave bear story. Life and death of a vanished animal. Columbia University Press, New York, 163 p.
- Marinelli W. 1931.** Schädel des Höhlenbären. Abel O. and Kyrle G. (Eds.) Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Wien (*Speläologische Monographien, 7–9*), 332–497.
- Markova A.K. 2006.** Likhvin Interglacial small mammal faunas of Eastern Europe. *Quaternary International, 149*: 67–79.
- Miracle P.T. 2011.** Sex and size of the Krapina cave bears. Borut T. (Ed). Fragments of ice age environments. Ljubljana (*Opera Instituti Archaeologici Sloveniae, 21*), 85–110.

- Pacher M. and Stuart A. J. 2009.** Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Boreas*, **38**: 189–206.
- Rabal-Garcés R., Cuenca-Beacós G., Canudo J.I. and de Torres T. 2012.** Was the European cave bear an occasional scavenger? *Lethaia*, **45**: 96–108.
- Rabeder G. 1983.** Neues vom Höhlenbären: Zur Morphogenetik der Backenzähne. *Die Höhle*, **34**(2): 67–85.
- Rabeder G., Pacher M. and Withalm G. 2010.** Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria). *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften*, **17**: 1–135.
- Reisinger C. and Hohenegger J. 1998.** Sexual dimorphism in limb bones of Late Pleistocene cave bear (*Ursus spelaeus*, Carnivora, Mammalia) from three caves in Eastern Alps (Austria and Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **37**(1): 99–116.
- Stiller M., Baryshnikov G., Bocherens H., Grandal d'Anglade A., Hilpert B., Munzel S.C., Pinhasi R., Rabeder G., Rosendahl W., Trinkaus E., Hofreiter M. and Knapp M. 2010.** Withering away – 25,000 years of genetic decline preceded cave bear extinction. *Molecular Biology and Evolution*, **27**(5): 975–978.
- Stiner M.C. 1994.** Honor among Thieves: a zooarchaeological study of Neandertal Ecology. Princeton University Press, Princeton, 447 p.
- Stiner M.C., Achyuthan H., Arsebuk G., Howell F.C., Josephson S.C. Juell K.E., Pigati J. and Quade J. 1998.** Reconstructing cave bear paleoecology from skeleton: a cross-disciplinary study of Middle Pleistocene bears from Yarimbuzgaz Cave, Turkey. *Paleobiology*, **24**: 74–98.
- Tillet T. 2002.** Les grottes a ours et occupations Neanderthaliennes dans les Alps. L'ours et L'homme. ERAUL, Liège: 167–184.
- Torres T. de, Cobo R. and Salazar A. 1991.** La población de oso de las cavernas (*Ursus spelaeus parvilatipedis* n. ssp.) de Troskaeta'ko-Kobeia (Ataun-Gipuzkoa) (Campañas de excavación de 1987 y 1988). *Munibe (Antropologia-Arkeologia)*, **43**: 3–85.
- Toškan B. 2006.** Cave bear metapodials from Divje Babe 1 (Western Slovenia). *Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki. Spec. vol.*, **98**: 147–158.
- Zaitsev M. and Baryshnikov G. 2002.** Pleistocene Soricidae (Lipotyphla, Insectivora, Mammalia) from Treugolnaya Cave, Northern Caucasus, Russia. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **45**(2): 283–305.

Представлена 26 марта 2012; принята 25 мая 2012.