



Обзор ископаемых остатков млекопитающих из верхнепалеолитической стоянки Костёнки 17 (Европейская Россия)

Е.А. Петрова^{1*} и А.А. Бессуднов²

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

² Институт истории материальной культуры Российской академии наук, Дворцовая наб. 18, 191186 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: bessudnov_a22@mail.ru

Представлена 20 февраля 2025; после доработки 4 апреля 2025; принята 14 апреля 2025.

РЕЗЮМЕ

В работе освещаются результаты ревизии коллекций из раскопок 1950-х гг. и изучения новых палеонтологических материалов многослойной верхнепалеолитической стоянки Костёнки 17 (Спицынская). Фауна включает 15 видов млекопитающих, среди которых присутствуют широко распространённые виды, имеющие голарктический ареал, представители широколиственных и смешанных лесов и мигранты из аридных территорий – степей, полупустынь.

Ключевые слова: биоразнообразие, многослойная стоянка Костёнки 17, позднеплейстоценовая териофауна, Русская равнина

An overview of fossil mammalian remains from the Upper Palaeolithic site Kostenki 17 (European Russia)

E.A. Petrova^{1*} and A.A. Bessudnov²

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

² Institute for the History of Material Culture of the Russian Academy of Sciences, Dvortsovaya Emb. 18, 191186 Saint Petersburg, Russia; e-mail: bessudnov_a22@mail.ru

Submitted February 20, 2025; revised April 4, 2025; accepted April 14, 2025.

ABSTRACT

For the first time, the results of the study of collections from the 1950s excavations and new palaeontological material from the multilayered Early Palaeolithic site of Kostenki 17 are presented. The fauna includes 15 species of mammals, including widespread species with a Holarctic range, representatives of deciduous and mixed forests, and migrants from arid areas – steppes, semi-deserts.

Key words: biodiversity, multilayered Upper Paleolithic site Kostenki 17, Late Pleistocene mammal fauna, Russian Plain

* Автор-корреспондент / Corresponding author

ВВЕДЕНИЕ

На Русской равнине известно большое количество палеолитических стоянок, на которых накапливались и сохранялись ископаемые остатки позвоночных животных (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977). Особенно ценную информацию дают многослойные палеолитические памятники, отложения на которых аккумуляровались в течение позднего плейстоцена. Они позволяют судить о былом разнообразии древних фаун и являются важным источником для реконструкций палеоэкологических условий времени существования стоянок и образа жизни их обитателей.

Особый интерес представляет Костёнково-Борщёвский археологический комплекс, который находится в районе сёл Костёнки и Борщёво в Хохольском районе Воронежской области. В этом месте открыто 26 палеолитических стоянок, половина из которых является многослойными, и их отложения сохранили многотысячные скопления костных остатков млекопитающих, птиц и других позвоночных животных (Рогачёв [Rogachev] 1957; Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977; Праслов и Рогачёв [Praslov and Rogachev] 1982; Аникович и др. [Anikovitch et al.] 2008; Hoffecker et al. 2010; Sinitsyn 2015; Hoffecker et al. 2018; Priepskaya et al. 2020; Petrova et al. 2023 и др.).

Одним из таких памятников является многослойная стоянка Костёнки 17, расположенная на второй террасе Дона рядом с устьем Покровского лога. Памятник открыл и впервые исследовал П.И. Борисковский в течение двух полевых сезонов 1953 и 1955 гг. (Борисковский [Boriskovsky] 1963). Позже, в 1963 г., А.Н. Рогачёвым, а в 1980–1982 гг. Н.Д. Прасловым проводились небольшие по площади раскопочные работы (Борисковский и др. [Boriskovsky et al.] 1982). С 2017 г. начался новый этап исследования стоянки под руководством А.А. Бессуднова, который продолжается по настоящее время (Бессуднов и др. [Bessudnov et al.] 2021, 2023).

На Костёнках 17 установлена классическая для костёнковских стоянок стратиграфия геологических отложений: две гумусированные толщи, разделенные отложениями с вулканическим пеплом, перекрытые сверху пачкой покровных суглинков (Рис. 1). В ходе первых ра-

бот П.И. Борисковским было выявлено два культурных слоя. I культурный слой залегает в верхней части верхней гумусовой толщи (далее – ВГТ), его возраст ~27–29 тыс. ¹⁴С л.н. (30–34 ka cal BP); II культурный слой приурочен к отложениям нижней гумусовой толщи (далее – НГТ), его возраст определен в пределах ~34–36 тыс. ¹⁴С л.н. (41–42 ka cal BP) (Бессуднов и др. [Bessudnov et al.] 2021, 2023).

Результатом работ последних лет (2008, 2017–2022 гг.) стало обнаружение как минимум пяти новых горизонтов находок, общее количество которых, вместе с известными ранее двумя культурными слоями, достигло семи (Бессуднов и др. [Bessudnov et al.] 2021, 2023; Рис. 1). В выявленных горизонтах обнаружены единичные каменные и фаунистические находки, которые в некоторых случаях были смещены вниз по склону в результате размыва. Подробное описание и характеристика новых горизонтов представлены в работе Бессуднов и др. ([Bessudnov et al.] 2021). По результатам полевых работ 2024 г. количество горизонтов находок, включая культурные слои, достигло десяти. Новые палеонтологические материалы, полученные в ходе этих работ, в данной работе не рассматриваются, т.к. находятся в процессе обработки.

Фаунистические материалы из археологических раскопок П.И. Борисковского были определены и опубликованы Н.К. Верещагиным и И.Е. Кузьминой ([Vereshchagin and Kuzmina] 1977) в виде списка видов (Табл. 1). Об остеологических материалах из раскопок А.Н. Рогачёва и Н.Д. Праслова информация отсутствует. Эти данные не были опубликованы, а место хранения коллекций неизвестно, за исключением 188 неопределимых костных фрагментов из II культурного слоя раскопок Н.Д. Праслова, хранящихся в Институте истории материальной культуры РАН (ИИМК) в Санкт-Петербурге.

Н.К. Верещагин и И.Е. Кузьмина ([Vereshchagin and Kuzmina] 1977) для слоя I указали 3 плейстоценовых и 3 современных вида млекопитающих, а для слоя II – 6 плейстоценовых видов (Табл. 1). Однако в более ранней работе П.И. Борисковский ([Boriskovsky] 1963) на основании определений Н.К. Верещагина для I слоя перечислил 4 плейстоценовых и 3 современных вида, для II слоя – 9 видов (Табл. 2). На сегодняшний день фаунистические материалы из

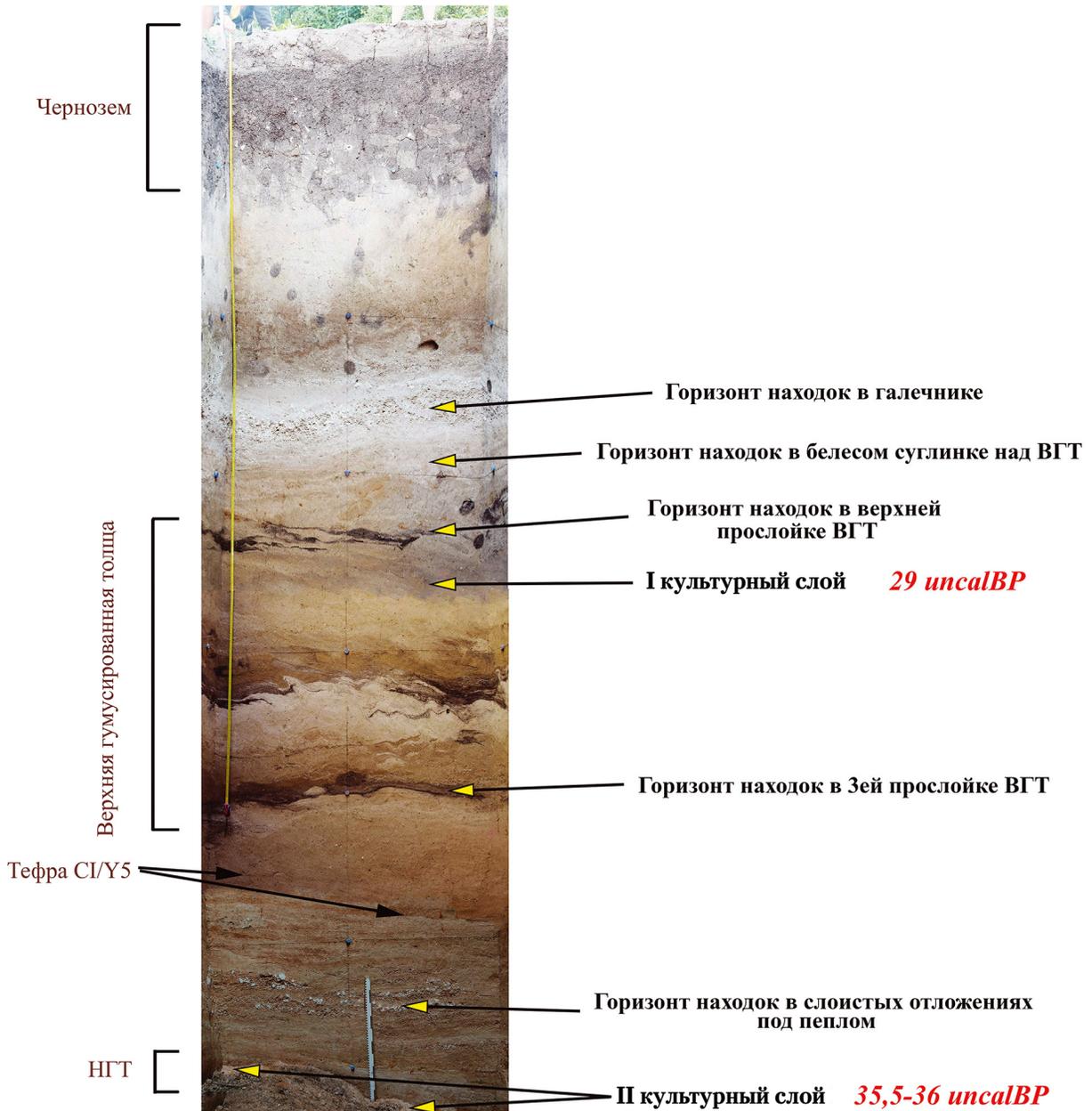


Рис. 1. Костёнки 17. Хроностратиграфия стоянки и положение культурных слоев и горизонтов находок. Фото восточной стенки раскопа 2017–2018 гг.

Fig. 1. Kostenki 17. Chronostratigraphy of the site and the position of cultural layers and horizons of finds. Photo of the eastern wall of excavation 2017–2018.

Костёнок 17 детально не исследованы: необходимо как пересмотр старых коллекций с учетом современных методических требований, так и введение в научный оборот новых материалов. В задачи настоящей работы входило описание

палеонтологических коллекций из раскопок 1950-х гг., а также определение материалов из раскопок последних лет (2008, 2017–2022 гг.). Тафономический и зооархеологический анализ костных остатков из I и II культурных слоев

Таблица 1. Видовой состав и число остатков млекопитающих из верхнепалеолитической стоянки Костёнки 17 (из: Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977).

Table 1. Species composition and number of remains of mammals from Upper Paleolithic site of Kostenki 17 (from: Vereshchagin and Kuzmina 1977).

Вид / Species	I культурный слой Cultural layer I	II культурный слой Cultural layer II
Плейстоценовые / Pleistocene		
Заяц / Hare	3/1	
Волк / Wolf		126/2
Росомаха Wolverine		1/1
Мамонт / Woolly mammoth		9/1
Лошадь / Horse	16/2	21/2
Благородный олень / Red deer	3/1	
Северный олень Reindeer		11/1
Бизон / Bison		12/1
Современные / Recent		
Суслик / Gopher	45/3	
Слепыш Mole rat	23/1	
Хомяк / Hamster	3/1	
Всего / Total	93	180

Примечание. Число костных остатков / минимальное число особей.

Note. The number of identifiable specimens / minimum number of individuals.

Костёнок 17, которые позволяют понять природу образования костных ассамблей и реконструировать образ жизни ее обитателей, приводится в статье Петровой и др. ([Petrova et al.] 2025).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В общей сложности изученная остеологическая коллекция из культурных слоев и горизонтов находок Костёнок 17 содержит 4419 костей млекопитающих, из них не менее 2625 происходят из II культурного слоя (Табл. 3). Вся палеонтологическая коллекция хранится в Зоологическом институте РАН в Санкт-Петербурге (ЗИН). Кроме этого, изучены артефакты, которые были изготовлены и/или использованы древним человеком из бивня мамонта, рогов, зубов и костей различных животных, хранящиеся в ИИМК РАН.

Таблица 2. Видовой состав млекопитающих из верхнепалеолитической стоянки Костёнки 17 (из: Борисковский [Boriskovsky] 1963).

Table 2. Species composition of mammals from Upper Paleolithic site of Kostenki 17 (from: Boriskovsky 1963).

Вид / Species	I культурный слой Cultural layer I	II культурный слой Cultural layer II
Плейстоценовые / Pleistocene		
Заяц / Hare		+
Волк / Wolf		+
Песец / Arctic fox	+	+
Росомаха Wolverine		+
Мамонт Woolly mammoth	+	+
Лошадь / Horse	+	+
Благородный олень / Red deer	+	
Северный олень Reindeer		+
Зубр / Bison		+
Сайгак / Saiga		+
Современные / Recent		
Суслик / Gopher	+	
Слепыш Mole rat	+	
Хомяк / Hamster	+	

В ходе нашей работы были обнаружены рабочие описи Н.К. Верещагина и И.Е. Кузьминой, в которых даны определения остеологического материала из раскопок 1953, 1955 гг. Эти описи практически соответствуют тем видовым спискам, который привел в своей работе П.И. Борисковский ([Boriskovsky] 1963). Описи мы использовали при работе со старой коллекцией.

Определение костного материала проводилось с использованием сравнительной остеологической коллекции ЗИН. Промеры костей и их обозначения приведены по схеме измерений фон ден Дриш (Von den Driesch 1976). Для сравнения использовались литературные данные и оригинальные измерения остеологического материала из коллекции ЗИН.

Радиоуглеродные даты были откалиброваны в программе OxCal версии 4.4 с использованием кривой IntCal20 (Bronk Ramsey 2009; Reimer et al. 2020).

Таблица 3. Видовой состав и число костных остатков млекопитающих из верхнепалеолитической стоянки Костёнки 17, основанный на подсчете костей из новых и старых коллекций.

Table 3. Species composition and number of remains of mammals from Upper Paleolithic site Kostenki 17 based on counts of bones from new and old collections.

Вид / Species	Горизонт находок в галечнике Horizon of finds in the gravel	Горизонт находок в белесом мергелистом суглинке над ВГТ Horizon of finds in the marl loam above the UHB	I культурный слой Cultural layer I	Горизонт находок в первой (верхней) гумусированной прослойке ВГТ Horizon of finds in the 1st UHB layer	Горизонт находок в третьей прослойке ВГТ Horizon of finds in the 3rd UHB layer	Горизонт находок в слоистых отложениях под пеллом Horizon of finds in the streaky deposits below tephra	II культурный слой Cultural layer II
<i>Lepus tanaiticus</i>		3/1		1/1	15/2		87/2
<i>Spermophilus aff. major</i>							2/1
<i>Allactaga sp.</i>							77/3
<i>Lasiopodomys gregalis</i>							5/2
<i>Canis lupus</i>		1/1					61/4
<i>Vulpes vulpes</i>					11/1		10/4
<i>Vulpes lagopus</i>			13 / 1		15/1		72/14
<i>Mammuthus primigenius</i>	7/1	15/1	134/1		4/1	3/1	230/4
<i>Equus ferus</i>		12/1	157/2		33/1		73/4
<i>Coelodonta antiquitatis</i>			5/1			1/1	
<i>Alces alces</i>				1/1	1/1		
<i>Cervus elaphus</i>			2/1		1/1		8/1
<i>Rangifer tarandus</i>					1/1		15/2
<i>Bison priscus</i>					1/1		8/1
<i>Saiga tatarica</i>					1/1		
Мелкое животное Small mammal			25		9		
Среднего размера животное / Medium size mammal							43
Крупное животное Large mammal	3	7	226	1	341	1	1665
Неопределимые Indeterminables			733		11		268
Всего / Total	10	38	1295	3	444	5	2624

Примечание. Число костных остатков / минимальное число особей.

Note. The number of identifiable specimens / minimum number of individuals.

Обозначение зубов. I1, I2, I3 – верхние резцы, i1, i2, i3 – нижние резцы. C – верхний клык, c – нижний клык. P1, P2, P3, P4, – верхние предкоренные зубы или премоляры, M1, M2, M3 – верхние коренные или моляры. p1, p2, p3, p4 – нижние предкоренные или премоляры, m1, m2, m3 – нижние коренные или моляры. Id1, Id2, Id3 – верхние молочные резцы,

id1, id2, id3 – нижние молочные резцы, Pd2, Pd3, Pd4 – верхние молочные предкоренные зубы, pd2, pd3, pd4 – нижние молочные предкоренные зубы.

Designations of the teeth. I1, I2, I3 – upper incisors, i1, i2, i3 – lower incisors. C – upper canine, c – lower canine. P1, P2, P3, P4 – upper premolars, M1, M2, M3 – upper molars. p1, p2, p3, p4 – lower

premolars, m1, m2, m3 – lower molars. Id1, Id2, Id3 – upper deciduous incisors, id1, id2, id3 – lower deciduous, Pd2, Pd3, Pd4 – upper deciduous premolars, pd2, pd3, pd4 – lower deciduous premolars.

Обозначение костей конечностей. Mc2–Mc5 – пястные кости, Mc3+4 – пястная кость оленя и бизона, Mt2–Mt5 – плюсневые кости, Mt3+4 – плюсневая кость оленя и бизона.

Designation of the limb bones. Mc2–Mc5 – metacarpal bones, Mc3+4 – metacarpal bone of deer and bison, Mt2–Mt5 – metatarsal bones, Mt3+4 – metatarsal bone of deer and bison.

Обозначения промеров черепа: 1 – общая длина; 2 – кондиллобазальная длина; 3 – основная длина; 4 – скуловая ширина; 5 – длина носовых костей; 6 – ширина в клыках; 7 – межглазничная ширина; 8 – заглазничная ширина; 9 – ширина мозговой коробки; 10 – длина C1–M2 коронарная; 11 – длина C1–M2 альвеолярная; 12 – длина P1–P4 коронарная; 13 – длина P1–P4 альвеолярная; 14 – длина P1–M2 коронарная; 15 – длина P1–M2 альвеолярная; 16 – наибольшая высота затылка; 17 – длина слухового барабана; 18 – ширина слухового барабана.

Designations of measurements of the skull: 1 – total length; 2 – condilobasal length; 3 – basal length; 4 – zygomatic breadth; 5 – greatest length of the nasals; 6 – breadth at the canine alveoli; 7 – least breadth between the orbits; 8 – least breadth of skull; 9 – neurocranium breadth; 10 – length of the C1–M2 crowns; 11 – length of the C1–M2 alveolus; 12 – length of the P1–P4 crowns; 13 – length of the P1–P4 alveolus; 14 – length of the P1–M2 crowns; 15 – length of the P1–M2 alveolus; 16 – occipital height; 17 – endotympanic length; 18 – endotympanic breadth.

Обозначения промеров зубов: L – наибольшая длина, W – наибольшая ширина, Ltrig – длина тригониды, Ltal – длина талониды, L post, % – относительная длина постфлексиды.

Designations of tooth measurements: L – greatest length, W – greatest width, Ltrig – length of the trigonid, Ltal – of the talonid length, L post, % – relative length of the postflex.

Обозначения промеров костей передней и задней конечностей: GL – наибольшая длина, Bp – ширина проксимального отдела, Dp – поперечник проксимального отдела, SD – ширина диафиза, Bd – ширина дистального отдела, Dd – поперечник дистального отдела,

GB – наибольшая ширина, SDO – наименьший диаметр олекранона, TDAH – поперечный диаметр суставной головки бедренной кости, GH – наибольшая высота, Gd – наибольший поперечник, LA – длина вертлужной впадины, GLP – наибольшая длина в клювовидном отростке, BG – ширина суставной ямки, LG – длина суставной ямки, SLC – наименьшая длина шейки, BT – ширина блока плечевой кости, GLI – наибольшая длина латеральная, BPC – ширина локтевой через короноидный отросток, DPA – диаметр через processus anconaeus, LO – длина олекранона, BFp – ширина проксимальной суставной поверхности, BFd – ширина дистальной суставной поверхности, FD OC3 – диаметр фасетки для головчатой кости, FD OC4 – диаметр фасетки для крючковидной кости, Dd1 – поперечник саггитального гребня, Dd2 – наименьший поперечник медиального мыщелка, LmT – медиальная длина блока таранной кости, LF – длина суставной поверхности, HP – высота в extensor process, Ld – длина дорсальной поверхности, BF – ширина суставной поверхности.

Designations of measurements of the forelimb and hind limbs: GL – greatest length, Bp – width of the proximal end, Dp – depth of the proximal end, SD – width of the diaphysis, Bd – width of the distal end, Dd – depth of the distal end, GB – greatest width, SDO – smallest depth of the olecranon, TDAH – transverse diameter of the head, GH – greatest height, Gd – greatest depth, LA – length of the acetabulum, GLP – greatest length of the processus articularis, BG – width of the glenoid cavity, LG – длина суставной ямки length of the glenoid cavity, SLC – smallest length of the colulum scapulae, BT – greatest width of the trochlea, GLI – greatest length of lateral part, BPC – greatest breadth across the coronoid process, DPA – depth across the processus anconaeus, LO – length of the olecranon, BFp – greatest width of the facies articularis proximalis, BFd – greatest width of the facies articularis distalis, FD OC3 – facet diameter for capitatum, FD OC4 – facet diameter for hamatum, Dd1 – depth of the sagittal crest, Dd2 – smallest depth of the medial condyle, LmT – length of the medial part of the trochlea tali, LF – length of the facies articularis, HP – height in the region of the extensor process, Ld – length of the dorsal surface, BF – width of the facies articularis.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Отряд Lagomorpha Brandt, 1855 –
Зайцеобразные*Lepus tanaiticus* Gureev, 1964 – донской заяц

Описание. Ископаемые остатки донского зайца немногочисленны и определены из одного культурного слоя и трёх горизонтов находок Костёнок 17 (Табл. 3). Н.К. Верещагин и И.Е. Кузьмина ([Vereshchagin and Kuzmina] 1977) для I культурного слоя указывали находки зайца-беяка. В ходе исследования старых и новых коллекций костные остатки зайца из I культурного слоя не обнаружены.

Верхние зубы зайца из Костёнок 17 по строению не выходят за пределы изменчивости, характерной для таковых из верхнепалеолитических костёнковских стоянок (Аверьянов и Кузьмина [Averianov and Kuzmina] 1993). Нижний резец ЗИН 38733/10 зайца имеет индекс толщины 0.96. Альвеолярная длина верхнего зубного ряда ЗИН 38733/9 составляет 18 мм. Промеры зубов и костей посткраниального скелета зайца из Костёнок 17 показали морфометрическое сходство с аналогичными костями ископаемого *L. tanaiticus* из верхнепалеолитических стоянок с. Костёнки, а также из позднеплейстоценовых местонахождений Урала и Сибири (Табл. 4, 5; Аверьянов и Кузьмина [Averianov and Kuzmina] 1993; Аверьянов [Averianov] 1995; Averianov et al. 2003). Однако зайцы из Костёнок 17 заметно отличаются крупными размерами от современных *L. timidus* L., 1758 (*L. t. bigitschevi* Koljuschew, 1936, *L. t. tschuktschorum* Nordquist, 1883) и *L. arcticus* Ross, 1819 (Аверьянов и Кузьмина [Averianov and Kuzmina] 1993; Аверьянов [Averianov] 1995).

Обсуждение. По материалам из лёссовых отложений верхнепалеолитических костёнковских стоянок был описан позднеплейстоценовый вид *L. tanaiticus* на основании того, что его размеры на 10% больше, чем таковые наиболее крупных экземпляров современного *L. timidus*. Кроме этого, у него отсутствует или слабо развита гофрировка на задней стенке гипострии верхних зубов P3–M2 (Гуреев [Gureev] 1964). Дальнейшие исследования костных остатков зайцев из костёнковских стоянок позволили уточнить диагноз *L. tanaiticus tanaiticus* из лёссовых отложений, и на основании сравнения размеров с но-

Таблица 4. Размеры (мм) верхних и нижних зубов *Lepus tanaiticus* из горизонта находок в третьей прослойке ВГТ, Костёнки 17.

Table 4. Measurements (mm) of upper and lower teeth of *Lepus tanaiticus* from horizon of finds in the 3rd UHB layer of Kostenki 17.

Промеры Measurements	ZIN 38733/9	ZIN 38733/10
P2–M3	18	
P2 L	2.2	
W	4.2	
P3 L	2.9	
W	6.0	
P4 L	2.9	
W	6.3	
M1 L	2.6	
W	6.0	
M2 L	2.7	
W	4.5	
M3 L	1.4	
W	2.0	
i1 L		2.9
W		3.0

минативным подвидом был описан *L. tanaiticus gmelini* Averianov et Kuzmina, 1993 из гумусовых отложений Костёнок (Аверьянов и Кузьмина [Averianov and Kuzmina] 1993). Было показано, что размеры костей зайцев из ВГТ в среднем меньше по сравнению с подобными из НГТ, с последующим увеличением в лёссовых отложениях. Изменения размеров тела зайца могут быть обусловлены, согласно правилу Бергмана, крупномасштабными колебаниями среднегодовой температуры. Зайцы, остатки которых происходят из лёссовых отложений Костёнок, жили в период максимума последнего оледенения, а зайцы из гумусовых отложений – в более тёплое раннее время (Аверьянов и Кузьмина [Averianov and Kuzmina] 1993).

Остатки донского зайца были определены из позднеплейстоценовых местонахождений Украины, Европейской части России, Урала и Сибири (Гуреев [Gureev] 1964; Рековец [Rekovets] 1985; Рековец и Топачевский [Rekovets and Topachevsky] 1988; Аверьянов [Averianov] 1995,

Таблица 5. Размеры (мм) костей конечностей *Lepus tanaiticus*, Костёнки 17.**Table 5.** Measurements (mm) of limb bone of the *Lepus tanaiticus* from Kostenki 17.

Кость Bone	Номер/сторона Specimen number/side	Слой Layer	GL	GB	Вр	Др	SD	Bd	Dd	LA
Плечевая Humerus	ZIN 38739/1, левая / left	Гор. над ВГТ						12.4	9.5	
Лучевая / Radius	ZIN 38725/21, левая / left	II					8.10			
Лучевая / Radius	ZIN 38725/22, правая / right	II						10.0	15.1	
Mc 2	ZIN 38726/3, левая / left	II	33.4		4.7	6.0	3.2	5.0	4.4	
Mc 3	ZIN 38726/4, левая / left	II			4.4	6.1	3.0			
Mc 5	ZIN 38726/5	II	19.6		5.0	6.2	4.3	4.9	6.6	
Тазовая / Pelvis	ZIN 38739/1, левая / left	Гор. над ВГТ								12.7
Большая берцовая / Tibia	ZIN 38733/3, левая / left	3 пр. ВГТ						16.0	11.0	
Таранная Astragalus	ZIN 38734, левая / left	1 пр. ВГТ	16.7	8.3						
Таранная Astragalus	ZIN 38733/6, левая / left	3 пр. ВГТ	17.8	9.0						
Пяточная Calcaneus	ZIN 38733/4, левая / left	3 пр. ВГТ	36.0							
Mt 3	ZIN 38726/7, левая / left	II			6.0	9.0				
Mt 3	ZIN 38733/1, правая / right	3 пр. ВГТ	62.0		5.8	9.8	4.0	6.6	5.6	
Mt 3	ZIN 38733/12, правая / right	3 пр. ВГТ			6.7	8.8	3.8			
Mt 4	ZIN 38733/2, правая / right	3 пр. ВГТ	58.6		4.0	8.6	3.9	6.2	5.5	
Mt 5	ZIN 38733/11, правая right	3 пр. ВГТ			7.4	5.8	3.6			
Mt 5	ZIN 38726/6, левая / left	II			10.0	6.4	5.5	6.2	7.5	
1 фаланга 1 phalanx	ZIN 38726/2	II	28.4		6.4	5.0	3.7	4.8	3.6	

Примечание. Гор. над ВГТ – горизонт находок в белесом мергелистом суглинке над ВГТ, 1 пр. ВГТ – горизонт находок в первой прослойке ВГТ, 3 пр. ВГТ – горизонт находок в третьей прослойке ВГТ.

Note. Гор. над ВГТ – horizon of finds in the marl loam above UHB, 1 пр. ВГТ – horizon of finds in the 1st UHB layer, 3 пр. ВГТ – horizon of finds in the 3rd UHB layer.

1998; Averianov 2001; Kosintsev 2007; Zheltova et al. 2021; Rabiniak et al. 2023; Sharko et al. 2023).

Недавние исследования на основе анализа древней митохондриальной ДНК *L. tanaiticus* из местонахождений Полярного Урала и современных видов *L. arcticus*, *L. othus* Merriam, 1900, *L. timidus* показали, что *L. tanaiticus* попадает в диапазон гаплотипической изменчивости, характеризующей современного *L. timidus* (Prost et al. 2010). Было высказано предположение, что два таксона представляют разные морфотипы одного вида, и вымирание *L. tanaiticus* представляет собой исчезновение локального

морфотипа, а не вымирание вида (Prost et al. 2010; Smith et al. 2017). Шарко с соавторами (Sharko et al. 2023) проанализировали митохондриальную ДНК донского зайца из Якутии и обнаружили, что экземпляры *L. tanaiticus* возрастом 28 тыс. ¹⁴С л.н. филогенетически близки к *L. timidus*, тогда как более древние экземпляры (39–50 тыс. ¹⁴С л.н.) образуют отдельную митохондриальную кладу. Авторы предположили, что генетическая близость «молодых» *L. tanaiticus* и *L. timidus* является результатом гибридизации, произошедшей в конце позднего плейстоцена. Рабиньяк с соавторами (Rabiniak

et al. 2023) провели сравнительный анализ последовательностей митохондриальной ДНК современных *L. arcticus*, *L. othus*, *L. timidus* и *L. tanaiticus* из позднеплейстоценовых отложений Украины. Их исследование также не поддерживает видовую самостоятельность *L. timidus* и *L. tanaiticus*, т.к. экземпляры *L. tanaiticus* из Украины на филогенетическом дереве и в сети гаплотипов включаются в группы *L. timidus*.

В настоящее время считается, что полный анализ митохондриального и ядерного геномов обеспечивает более надежные выводы для понимания филогении млекопитающих (Moska et al. 2016; Westerman et al. 2016; Urantowka et al. 2017). Полные последовательности митохондриальной ДНК были получены для ряда палеарктических представителей (Ding et al. 2016; Giannoulis et al. 2018; Sharko et al. 2023), тогда как ряд исследований полногеномных последовательностей зайцев, особенно *L. timidus*, ограничены (Marques et al. 2020; Michell et al. 2022). Мы с осторожностью относимся к выводам об эволюционной истории видов, базирующимся на основе ограниченного числа генетических маркеров. Поэтому на данном этапе исследований остатки зайца из Костёнок 17 мы относим к *L. tanaiticus* на основе морфологических особенностей и размеров изученных зубов и костей. Кроме этого, в нашем случае основная часть находок донского зайца происходит из II культурного слоя (НГТ), возраст которого составляет 41–42 тыс. кал. л.н., что сближает их по геологическому возрасту с более «древними» находками из Якутии (Sharko et al. 2023) не конспецифичными *L. timidus*.

Отряд Rodentia Bowdich, 1821 – Грызуны

Единичные зубы и кости грызунов были найдены в результате промывки отложений II культурного слоя, проводившейся с 2017 по 2022 гг. (Табл. 3).

Spermophilus aff. major – большой суслик

Описание. Ископаемые остатки суслика представлены дистальными фрагментами верхнего I1 ЗИН 108330/106-1 и нижнего i1 ЗИН 108330/106-2 резца. Сопоставление размеров этих фрагментов, формы и размеров фасетки стирания позволяют предполагать, что они могли принадлежать форме чуть крупнее большо-

го суслика – *Spermophilus major* (Pallas, 1778). В связи с отсутствием более информативных остатков этой формы мы определили ее в открытой номенклатуре как *Spermophilus aff. major*.

Allactaga sp. – тушканчик

Описание. Остатки тушканчика представлены относительно многочисленными фрагментами краниального и посткраниального скелета как минимум от трех особей (Рис. 2А–Е). Материал также включает изолированные зубы полной сохранности, принадлежащие, видимо, одной особи – правый ЗИН 108331/102-7 и левый ЗИН 108331/102-6 i1; правый ЗИН 108331/102-2 и левый ЗИН 108331/102-3 m1; и правый m2 ЗИН 108331/102-1. Промеры зубов: m1 ЗИН 108331/102-2 – длина 3.7 мм, ширина 2.4 мм; m1 ЗИН 108331/102-3 – длина 3.7 мм, ширина 2.4 мм; m2 ЗИН 108331/102-1 – длина 4.1 мм, ширина 2.5 мм. Размер зубов попадает в область варьирования таковых большого тушканчика *Allactaga major* (Kerr, 1792). Однако рисунок жевательной поверхности отличается (Рис. 2В–Д). Кроме того, используя сравнительную коллекцию посткраниальных костей Dipodidae, составленную Б.С. Виноградовым ([Vinogradov] 1937), мы определили принадлежность таранной и пяточной костей (Рис. 2Е), как принадлежащие представителю рода *Allactaga* F. Cuvier, 1836. Промеры пяточной кости ЗИН 108331/102-9: длина 15.4 мм, ширина 7.4 мм. Описываемые образцы значительно крупнее костей *A. severtzovi* Vinogradov, 1925 или *A. major*, чем имеются в сравнительной коллекции лаборатории териологии. На этом основании предварительно мы определили остатки тушканчика в открытой номенклатуре как *Allactaga sp.* с последующим уточнением.

Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis (Pallas, 1779) – узкочерепная полевка

Описание. К ископаемым остаткам узкочерепной полевки отнесены изолированные фрагменты зубов и практически целый левый m1 ЗИН 108332/106-3 (Рис. 2F). По размеру m1 (L = 2.9 мм) *L. gregalis* укладывается в область варьирования голоценовых выборок, которые имели тенденцию к укрупнению относительно позднеплейстоценовых, а также в область варьирования позднеплейстоценовых выборок

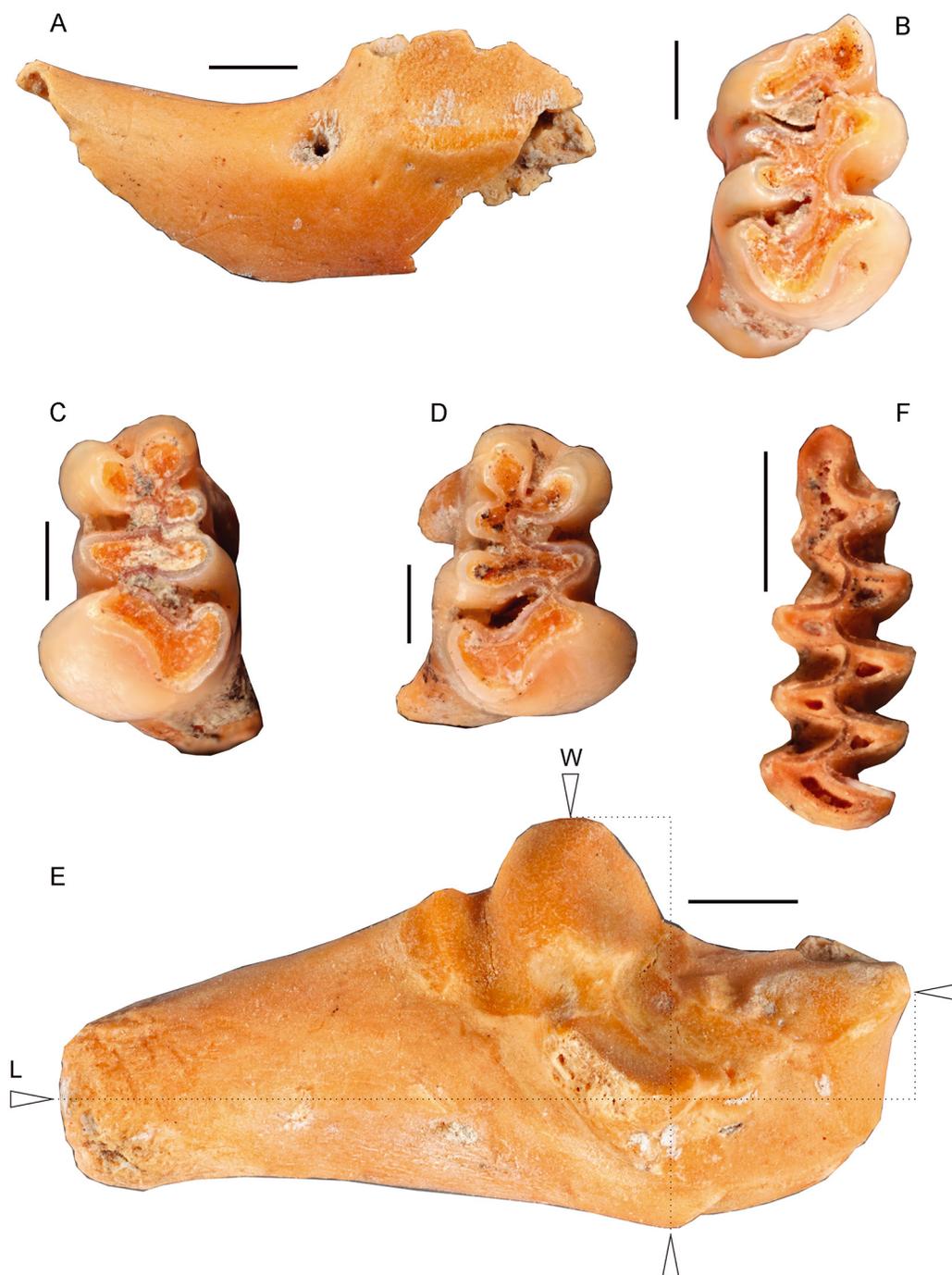


Рис. 2. Зубы и кости *Allactaga* sp. (A–E) и *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (F). А – фрагмент зубной кости ЗИН 108331/102-5, вид сбоку; В – m2, ЗИН 108331/102-1, жевательная поверхность; С – m1, ЗИН 108331/102-3, жевательная поверхность; D – m1, ЗИН 108331/102-2, жевательная поверхность; E – пяточная кость ЗИН 108331/102-8, вид сбоку; F – m1, ЗИН 108331/106-3, жевательная поверхность. L – длина; W – ширина. Масштабная линейка: 2 мм (A, E) и 1 мм (B–D, F).

Fig. 2. Teeth and bones of *Allactaga* sp. (A–E) and *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (F). A – fragment of the dental bone ZIN 108331/102-5, lateral view; B – m2, ZIN 108331/102-1, occlusal surface view; C – m1, ZIN 108331/102-3, occlusal surface view; D – m1, ZIN 108331/102-2, occlusal surface view; E – calcaneus ZIN 108331/102-8, lateral view; F – m1, ZIN 108331/106-3, occlusal surface view. L – length; W – width. Scale bar: 2 mm (A, E) and 1 mm (B–D, F).

с относительно крупными зубами, таких как Курьядор (поздний плейстоцен; см. Ропомарев and Puzachenko 2017).

Отряд Carnivora Bowdich, 1821 – Хищные

Canis lupus L., 1758 – волк

Описание. Остатки волка *C. lupus* определены из II культурного слоя и лишь несколько костей были найдены в горизонте находок в белесом мергелистом суглинке над ВГТ в ходе раскопок последних лет (Табл. 3). Необходимо сделать уточнение, что череп волка ЗИН 36233 происходит из шурфа 2008 г. в западной части стоянки, где последовательность отложений не вполне соответствует стратиграфии основного раскопа. Тем не менее, по ряду признаков этот череп ассоциирован нами с отложениями НГТ, т.е. относится ко II культурному слою.

Для современного *C. lupus* характерен половой диморфизм, который проявляется в размерах верхних и нижних зубов (Gittleman and Van Valkenburgh 1997). Аналогичное проявление полового диморфизма установлено также для ископаемых выборок *C. lupus* (Flower 2014). В нашем случае мы пренебрегли определением пола, т.к. исследуемая выборка мала. Для сравнения мы использовали размеры самцов и самок современного тундрового волка, а размеры ископаемого *C. lupus* из разных местонахождений не разделялись по полу.

В коллекции присутствуют черепа и нижние челюсти от четырех особей. Череп ЗИН 36233 практически полной сохранности, с частично разрушенным твердым небом и предчелюстными костями (Рис. 3). Остальные черепа ЗИН 28468/30, /31, /32 сильно фрагментированы. Нижние челюсти ЗИН 28468/29, ЗИН 36233 практически полной сохранности, остальные ЗИН 28468/9, /30 разрушены в разной степени. Два черепа и две пары челюстей ЗИН 36233, ЗИН 28468/30 были найдены совместно и составляют анатомические группы, следовательно, принадлежали двум особям.

Череп ЗИН 36233 по ряду параметров (ширина в клыках, межглазничная ширина, заглазничная ширина, длина зубных рядов P1–P4, P1–M2, длина и ширина слухового барабана) близок к значениям аналогичных черепных показателей *C. lupus* из позднеплейстоценовых

Таблица 6. Размеры (мм) черепа *Canis lupus*.

Table 6. Measurements (mm) of skull of the *Canis lupus*.

Промеры Measurements	Костёнки 17, II слой Kostenki 17, layer II ZIN 36233	Костёнки 1, I слой Kostenki 1, layer I ZIN 34327 голотип / holotype <i>C. l. brevis</i>
1	ca262.7	
2	248.7	
3	233.6	
4	148.1	
5	98.0	
6	alv.49.0	55.7
7	48.0	
8	45.2	
9	78.5	
10	111.0	113.1
11	113.0	
12	70.6	72.0
13	72.0	75.9
14	89.0	92.6
15	91.0	
16	66.5	
17	29.0	
18	20.0	

местонахождений в Якутии, а по общей длине, кондиллобазальной длине, основной длине, скуловой ширине превосходит значения последних (Табл. 6; Боескоров и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013). Общая длина, основная длина, скуловая ширина, межглазничная ширина, заглазничная ширина, длина зубного ряда P1–P4 *C. lupus* из Костёнок 17 располагаются внутри спектра варьирования соответствующих промеров самок и самцов современного волка Якутии, но превышают их средние значения (Боескоров и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013). Следует отметить, что по кондиллобазальной длине и длине зубного ряда P1–M2 ЗИН 36233 соответствует средним показателям самцов современного волка Якутии. В то же время описываемый череп ЗИН 36233 более широкий, т.к. ширина мозговой капсулы превышает максимальные значения этих промеров у самцов современного волка Якутии (Табл. 6; Боескоров и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013).

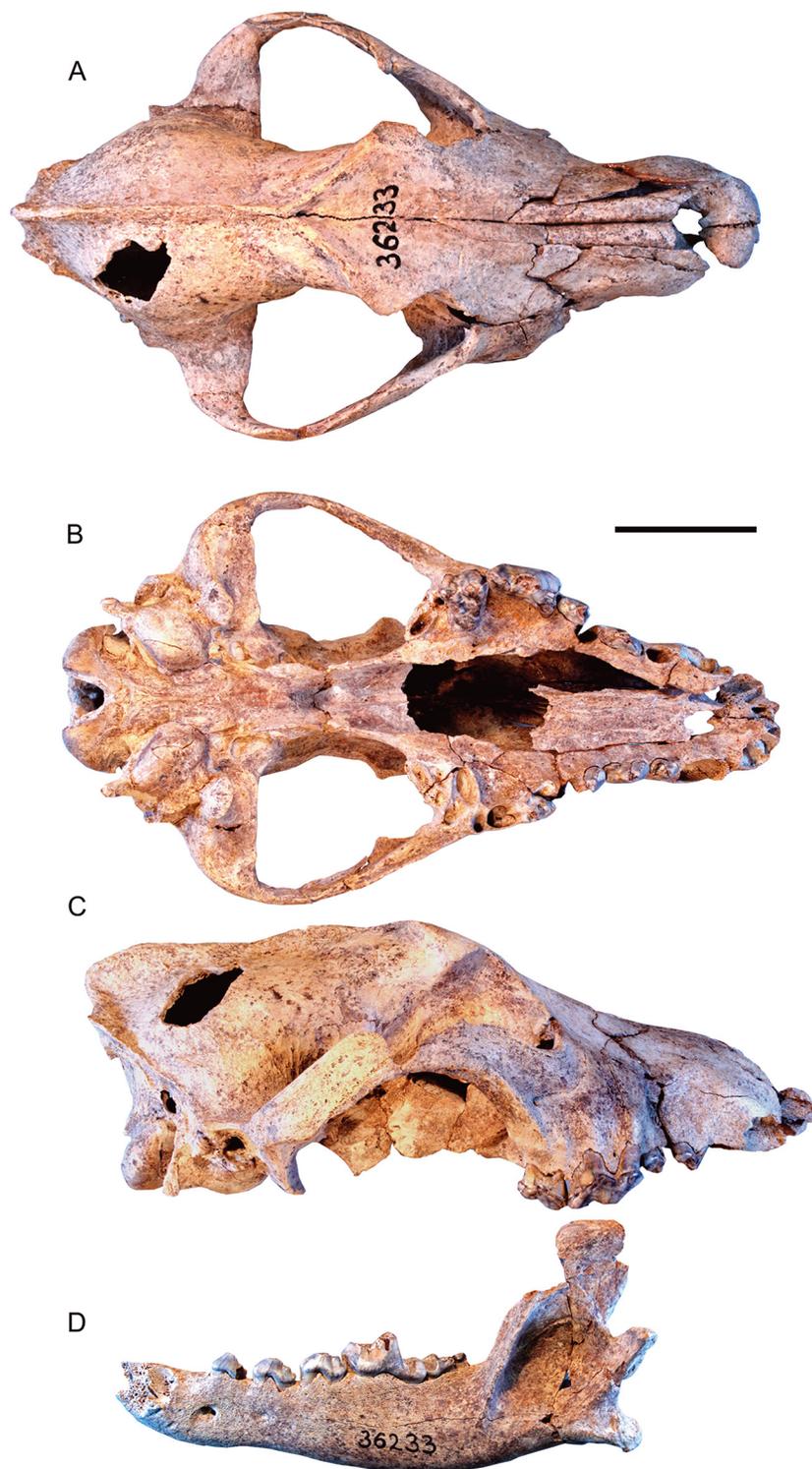


Рис. 3. *Canis lupus*, ЗИН 36233, череп (A–C) и нижняя челюсть (D): A – вид сверху, B – снизу, C и D – сбоку. Масштабная линейка 5 см.

Fig. 3. *Canis lupus*, ZIN 36233, cranium (A–C) and mandible (D): dorsal (A), ventral (B) and lateral (C, D) view. Scale bar 5 cm.

Таблица 7. Размеры (мм) нижней челюсти *Canis lupus* из II слоя, Костёнки 17.**Table 7.** Measurements (mm) of mandible of the *Canis lupus* from cultural layer II of Kostenki 17.

Промеры Measurements	ZIN 28468/9, правый / right	ZIN 28468/29, правый / right	ZIN 28468/30, левый / left	ZIN 36233, левый / left	ZIN 36233, правый / right
p1-m3		100.5			
p2-m3		93.2		93.3	93.7
m1-m3		48.0		46.1	47.2
p1-p4		55.0			
p2-p4		47.5		47.9	46.5
Высота за m1 Height behind m1	28.0	30.5	34.5	33.9	34.1
Высота челюсти за p2 Height behind p2		27.8		26.2	26.4
c-m3		121.0		ca 117.4	ca 115.8
p2-m2		87.9		87.2	86.8
m2-m3	17.8	17.7		17.6	17.0

Нижние челюсти ЗИН 28468/9, /29, ЗИН 36233 по высоте зубной кости за m1 составляют 28.0–34.5 мм (в среднем 32.2 мм, n=5), а за p2 высота варьирует от 26.2 до 27.8 мм (в среднем 26.8 мм, n=3) (Табл. 7). По этим размерам нижнечелюстные кости *C. lupus* из Костёнок 17 не отличаются от подобных костей из позднего плейстоцена Цоолитена (Zoolithen) в Германии, из пещеры Србско Хлум-Комин (Srbsko Chlum-Komín Cave) в Чехии и современного тундрового волка *C. l. albus*, но несколько уступают таковым из местонахождений на рр. Берелех, Алазея, Колыма в Якутии и из пещеры Географического общества на Дальнем Востоке (Боескоров и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013). Нижнечелюстные кости *C. lupus* из Костёнок 17 по длине зубного ряда c1–m3, p2–m2, m1–m3 укладываются в пределы варьирования промеров *C. lupus* из позднего плейстоцена Цоолитена в Германии, из пещеры Србско Хлум-Комин в Чехии, из местонахождений на рр. Берелех, Алазея, Колыма в Якутии и из пещеры Географического общества на Дальнем Востоке и современного таежного *C. l. lupus* и тундрового *C. l. albus* волков (Табл. 7; Кузьмина и Саблин [Kuzmina and Sablin] 1994; Боескоров и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013; Baryshnikov 2015).

Зубная морфология сходна с таковой современных зверей. Следует отметить, что у экземпляров ЗИН 28468/9, 31, 32 вершины зубов незначительно стертые, а у ЗИН 28468/30–32,

ЗИН 36233 вершины сильно стертые. Размеры верхнего хищнического зуба P4 схожи по средним значениям с *C. lupus* из позднего плейстоцена Цоолитена в Германии, однако уступают *C. lupus* из пещеры Географического общества на Дальнем Востоке (Табл. 8; Baryshnikov 2015). Примечательно, что P4 *C. lupus* из Костёнок 17 по длине соответствуют средним значениям таковых позднеплейстоценового *C. lupus* из пещеры Србско Хлум-Комин в Чехии и из местонахождений в Якутии, при этом среднее значение ширины коронки P4 из пещеры Србско Хлум-Комин в Чехии больше, а из местонахождений в Якутии – меньше (Табл. 8; Боескоров и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013; Baryshnikov 2015; Барышников [Baryshnikov] 2020). Сопоставление изучаемых хищнических зубов P4 с подобными современного тундрового волка *C. l. albus* показывает, что средние значения длины коронки самцов и самок *C. l. albus* больше, тогда как средние значения ширины их коронки – меньше (Табл. 8; Боескоров и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013).

Средние значения длины и ширины четвертого нижнего премоляра p4 *C. lupus* в костёнской выборке несколько выше, чем у *C. lupus* из среднего – позднего плейстоцена Англии, из позднего плейстоцена Цоолитена в Германии, из пещеры Србско Хлум-Комин в Чехии, из местонахождений на рр. Берелех, Алазея в Якутии, из пещеры Географического общества на

Таблица 8. Размеры (мм) верхних зубов *Canis lupus*.**Table 8.** Measurements (mm) of upper teeth of the *Canis lupus*.

Промеры Measurements	Костёнки 17, II слой Kostenki 17, layer II							Костёнки 1, I слой Kostenki 1, layer I	
	ZIN 28468/30, правый right	ZIN 28468/30, левый left	ZIN 28468/31, левый left	ZIN 28468/32, правый right	ZIN 28468/32, левый left	ZIN 36233, правый right	ZIN 36233, левый left	ZIN 34327, левый / left голотип holotype <i>C. l. brevis</i>	ZIN 34327, правый / right голотип holotype <i>C. l. brevis</i>
I1 L	7.5	7.9		8.1		7.7		7.7	7.5
W	6.6	5.7		7.9		5.0		5.0	4.7
I2 L	7.9			8.5		9.1		8.5	9.6
W	7.1			8.6		7.0		6.3	6.6
I3 L				10.2		10.5		10.3	10.0
W				8.1		10.1		6.3	5.6
C L	16.4	16.5				14.0		17.5	17.6
W	11.0	10.8				9.3			
P1 L						alv. 8.8	9.2	8.3	8.7
W						alv. 6.2	6.3	6.1	6.2
P2 L		15.7					15.4	15.6	17.1
W		7.0					6.5	6.2	7.0
P3 L	16.2	17.2	16.2					18.1	17.8
W	7.0	8.4	7.5				7.3	7.4	8.4
P4 L	27.4	26.7	23.6		24.0	27.2		27.4	27.4
W	14.8	14.5	13.8		14.7	14.2		15.0	15.0
M1 L	16.9	16.8	16.0	16.3	16.1	16.9		17.4	16.8
W	23.2	23.5	21.2	20.6	20.7	21.0		23.5	24.3
M2 L		8.6		9.3				9.0	8.9
W		12.2		13.1				14.3	14.9

Дальнем Востоке и современного *C. lupus* из Швеции и Якутии (Табл. 9; Боесков и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013; Flower and Schreve 2014; Baryshnikov 2015).

Нижний хищнический зуб m1 *C. lupus* из Костёнок 17 по длине и ширине превышает таковые у *C. lupus* из позднего плейстоцена Торньютона (Tornnewton) и Кентской пещеры (Kents Cavern) в Англии, Цоолитена и Бернбурга (Bernburg) в Германии, из пещеры Србско Хлум-Комин в Чехии, Вержховска Гурна (Wierzchowska Górna) в Польше, Выхватинцы в Молдове, из пещеры Кударо 3 на Южном Кавказе, из местонахождений на рр. Берелех, Алазея, Колыма в Якутии и из пещеры Географического общества на Дальнем Востоке (Табл. 9; Боесков и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013; Baryshnikov 2015; Барышников [Baryshnikov] 2020). Сравнение m1 *C. lupus* из Костёнок 17

с подобными современного тундрового волка *C. l. albus* показывает, что их размеры несколько больше, чем средние показатели самцов последнего (Табл. 9; Боесков и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013). Длина тригоноида m1 варьирует от 19.8 до 23.1 мм, в среднем составляет 21.8 мм (n = 5) (Табл. 9). Этот параметр m1 превышает таковые *C. lupus* из среднего — позднего плейстоцена Англии и современного *C. lupus* из Швеции (Flower and Schreve 2014).

Кости посткраниального скелета не демонстрируют метрических отличий от костей *C. lupus* из верхнепалеолитических костёнковских стоянок, из позднеплейстоценовых местонахождений Цоолитен в Германии, Србско Хлум-Комин в Чехии, пещеры Географического общества на Дальнем Востоке и современного волка (Табл. 10; Кузьмина и Саблин [Kuzmina and Sablin] 1994; Baryshnikov 2015).

Таблица 9. Размеры (мм) нижних зубов *Canis lupus* из II слоя, Костёнки 17.**Table 9.** Measurements (mm) of lower teeth of the *Canis lupus* from layer II of Kostenki 17.

Промеры Measurements	ZIN 28468/9, правый / right	ZIN 28468/29, правый / right	ZIN 28468/30, левый / left	ZIN 36233, левый / left	ZIN 36233, правый / right	ZIN 28468, правый / right
i2 L			7.6		7.3	
W			6.3		5.5	
i3 L		8.3	7.8		8.4	
W		8.2	8.1		7.0	
c L		17.0	16.6			
W		11.7	10.5			
p1 L		6.9	6.6			
W		6.4	5.2			
p2 L		14.1		13.3	13.1	
W		7.0		6.6	6.7	
p3 L		15.3	15.5	15.2	14.8	
W		7.9	7.7	7.4	7.6	
p4 L	17.0	17.5	17.4	17.0	17.0	
W	9.1	9.3	8.6	8.8	8.7	
m1 L	30.0	32.3	32.0	31.6	30.8	
Ltrig	19.8	22.5	23.1	21.2	22.3	
Ltal	6.5	6.1	6.5	6.7	7.0	
W	14.0	13.4	13.2	12.1	12.0	
m2 L	11.2	11.3	11.0	11.5	12.0	10.6
W	8.0	8.5	8.6	8.5	9.0	8.4
m3 L				5.4	6.0	alv. 5.2
W				5.2	6.1	alv. 4.0

Обсуждение. Костные остатки волка довольно часто встречаются на костёнковских стоянках, но как правило, они относительно немногочисленны (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977). И.Е. Кузьмина и М.В. Саблин (Кузьмина и Саблин [Kuzmina and Sablin] 1994) описали подвид *C. l. brevis* Kuzmina and Sablin, 1994 по материалам из верхнепалеолитической стоянки Костёнки 1 (I слой). Они указали, что по размерам зубных рядов этот волк был крупнее современных подвидов таежного *C. l. lupus* (средняя полоса России) и тундрового *C. l. albus* (Таймыр) волков и имел более короткие кости конечностей.

Исследование нового краниального материала из стоянки Костёнки 17 показало, что по ряду черепных показателей волк проявляет сходство с позднплейстоценовым и современным тундровым волком Якутии, при этом

некоторые параметры могут превышать максимальные значения самцов последнего. По размерам нижней челюсти он проявляет сходство с позднплейстоценовыми волками из Западной и Восточной Европы, но несколько отличается от позднплейстоценовых волков Якутии и Дальнего Востока. Выявленные различия могут объясняться иными пропорциями черепа и нижней челюсти, что может быть связано с пищевым поведением костёнковского волка. Установлено, что изменения размеров и морфологии краниального отдела *C. lupus* указывают на временные и географические различия в рационе плейстоценовых волков, которые, в свою очередь, могут быть связаны с изменениями в разнообразии добычи, конкуренции, окружающей среде и климате (Van Valkenburgh 1988a, b; Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh and Koepfli 1993; Flower and Schreve 2014). Таким образом,

Таблица 10. Размеры (мм) костей конечностей *Canis lupus*, Костёнки 17.**Table 10.** Measurements (mm) of limb bone of the *Canis lupus* from Kostenki 17.

Кость Bone	Номер/сторона Specimen number/side	Слой Layer	GL	GB	Bp	Dp	SD	Bd	Dd	GLP	LG	DPA
Лопатка Scapula	ZIN 28468/7, правая / right	II								42.3	35.3	
Плечевая Humerus	ZIN 28468/3, левая / left	II	222.0		42.8	58.8	19.0	47.0	37.2			
Локтевая Ulna	ZIN 28468/6, левая / left	II										ca 28.4
Лучевая Radius	ZIN 28468/1, левая / left	II	204.3		ca 22.7	16.4	19.6	34.3	20.0			
Лучевая Radius	ZIN 39050/1, левая / left	Гор. над ВГТ					16.5	33	17.5			
Mc 4	ZIN 28468/14, левая / left	II	87.7		10.0	14.8	9.0	11.5	13.5			
Mc 5	ZIN 28468/13, левая / left	II	76.0		13.6	13.4	9.2	11.3	10.0			
Бедренная Femur	ZIN 28468/23, правая / right	II						48.0				
Большая берцовая / Tibia	ZIN 28468/26, правая / right	II					19.9	28.5	21.9			
Большая берцовая / Tibia	ZIN 28468/2, правая / right	II	233.0		51.2	51.5	18.0	32.4	24.0			
Большая берцовая / Tibia	ZIN 28468/22, правая / right	II			44.8							
Пяточная Calcaneus	ZIN 39044/1, правая / right	II	60.8	24.2								
Пяточная Calcaneus	ZIN 28468/24, правая / right	II	60.5	25.5								
Пяточная Calcaneus	ZIN 28468/25, правая / right	II	55.9	23.4								
Mt 3	ZIN 28468/11, правая / right	II	96.0		13.3	18.4	10.4	12.0	13.7			
Mt 3	ZIN 28468/12, левая / left	II			11.4	14.6	8.0					
Mt 4	ZIN 28468/10, правая / right	II	97.9		10.0	17.7	11.0	11.4	13.3			
Mt 5	ZIN 28468/9, правая / right	II	87.0		12.7	11.6	8.0	12.0	12.7			
1 фаланга 1 phalanx	ZIN 28468/16	II	30.6		11.6	10.0	7.8	9.50	7.3			
1 фаланга 1 phalanx	ZIN 28468/17	II	30.5		11.0	9.8	7.7	10.3	7.0			
1 фаланга 1 phalanx	ZIN 28468/18	II	31.0		11.5	10.8	8.6	10.0	7.7			
2 фаланга 2 phalanx	ZIN 28468/19	II	24.9		10.3	8.6	7.5	9.0	6.5			
2 фаланга 2 phalanx	ZIN 28468/20	II	24.4		9.0	7.0	7.0	8.6	5.3			
2 фаланга 2 phalanx	ZIN 28468/21	II	ca 22.0		9.0	8.0	8.0	9.8	6.4			

большие размеры черепа косвенно могут указывать на то, что в рацион костёнковских волков могли входить особо крупные копытные животные. Это предположение подкрепляется тем фактом, что найденные на костёнковских стоянках широкопалая лошадь и благородный олень имели значительно более крупные размеры, чем современные и некоторые позднплейстоценовые представители (Кузьмина [Kuzmina] 1997). Изотопные реконструкции диеты позднплейстоценовых волков из разных частей Евразии показывают, что хищники ели мясо разнообразных животных: мамонта, лошадей, северного оленя, овцебыка, бизона (Leonard et al. 2007; Fox-Dobbs et al. 2008; Bocherens 2015; Baumann et al. 2020a; Flower et al. 2021). Вероятно, они не только самостоятельно добывали зверей, но также кормились тушами погибших животных. Кроме этого, костёнковский волк отличался большими размерами четвертого нижнего премоляра р4 и хищнического зуба m1. У псовых увеличение поедания костей отражается в изменении длины и ширины четвертого нижнего премоляра р4 (Van Valkenburgh 1991; Flower and Schewer 2014). Хищнический зуб m1 выполняет режущую («лезвие» тригонида) и дробящую («пятка» талонида) функции (Van Valkenburgh 2007). Удлинение зубов р4 и m1 приводит в целом к удлинению режущего лезвия, что способствует эффективной нарезке плоти и дроблению костей.

В нашей выборке (MNI=4) две особи имеют нижние челюсти с сильно стертymi зубами. С одной стороны, сильно стертые зубы могут указывать на старый возраст животных, т.к. стертость зубов используется для оценки индивидуального возраста (Van Ballenberghe et al. 1975; Fritts and Mech 1981; Landon et al. 1998). С другой стороны, на стертость и поломку зубов может влиять пища, а именно содержание жестких продуктов в рационе (Binder et al. 2002). Ван Валкенбург (Van Valkenburgh 1988b) при сравнении стертости зубов у современных крупных хищников обнаружил, что стертость зубов у *C. lupus* происходит быстрее при включении в их рацион относительно большего количества костей, чем у *Lycan pictus* (Temminck, 1820). Также было обнаружено, что сильная стертость зубов у *Canis dirus* Leidy, 1858 из позднплейстоценового местонахождения Ранчо Ла Бреа (Ка-

лифорния, США) отражает различия в пищевом поведении, а не просто различия в возрастной структуре популяций (Binder и Van Valkenburgh 2010). Плейстоценовый волк *C. lupus* из Восточной Беренгии имел экстремальную стертость зубов (Leonard et al. 2007). По данным морфологии и результатам изотопного анализа было установлено, что этот волк являлся своеобразной экоморфой охотника и падальщика, которая вымерла, как и другие представители мегафауны Северной Америки (Leonard et al. 2007). Он был большим остеофагом, чем современные волки. Такой же спектр питания отмечен для плейстоценового волка Таймыра и Якутии (Baryshnikov et al. 2009; Боекорков и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013). Все эти сведения позволяют предполагать, что в позднем плейстоцене на Русской равнине, так же как и в восточной части Евразии, могла существовать локальная экоморфа, которая охотилась на более крупную добычу и употребляла в пищу больше костей, чем современные волки.

Сравнение размеров костей конечностей костёнковского волка показало, что они входят в диапазон изменчивости подобных позднплейстоценовых волков из Западной и Восточной Европы, Дальнего Востока и современного волка (Табл. 10). Имеющаяся выборка из костёнковских стоянок не позволяет выявить качественных метрических отличий, и тем самым, судить о тенденции изменения длины конечностей описываемого волка.

***Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) – обыкновенная лисица**

Описание. К ископаемым остаткам обыкновенной лисицы отнесены анатомическая последовательность костей задней конечности (большая берцовая ЗИН 39053/2, таранная ЗИН 39053/1, Мt2–Мt5 ЗИН 39053/3–6, первая и вторые фаланги ЗИН 39053/7–11), найденная в горизонте находок в 3-ей прослойке ВГТ, а также две нижние челюсти ЗИН 39045/1, /2, изолированные зубы р2 ЗИН 39045/3, /12 и m1 ЗИН 39045/3, /12, Мс 3 ЗИН 39045/5, большая берцовая ЗИН 39045/7–9, пяточная ЗИН 39045/10 и Мt2 ЗИН 39045/6 из II культурного слоя Костёнок 17 (Рис. 4А–D).

Ископаемые нижнечелюстные кости ЗИН 39045/1, /2 не показывают отличий по строению

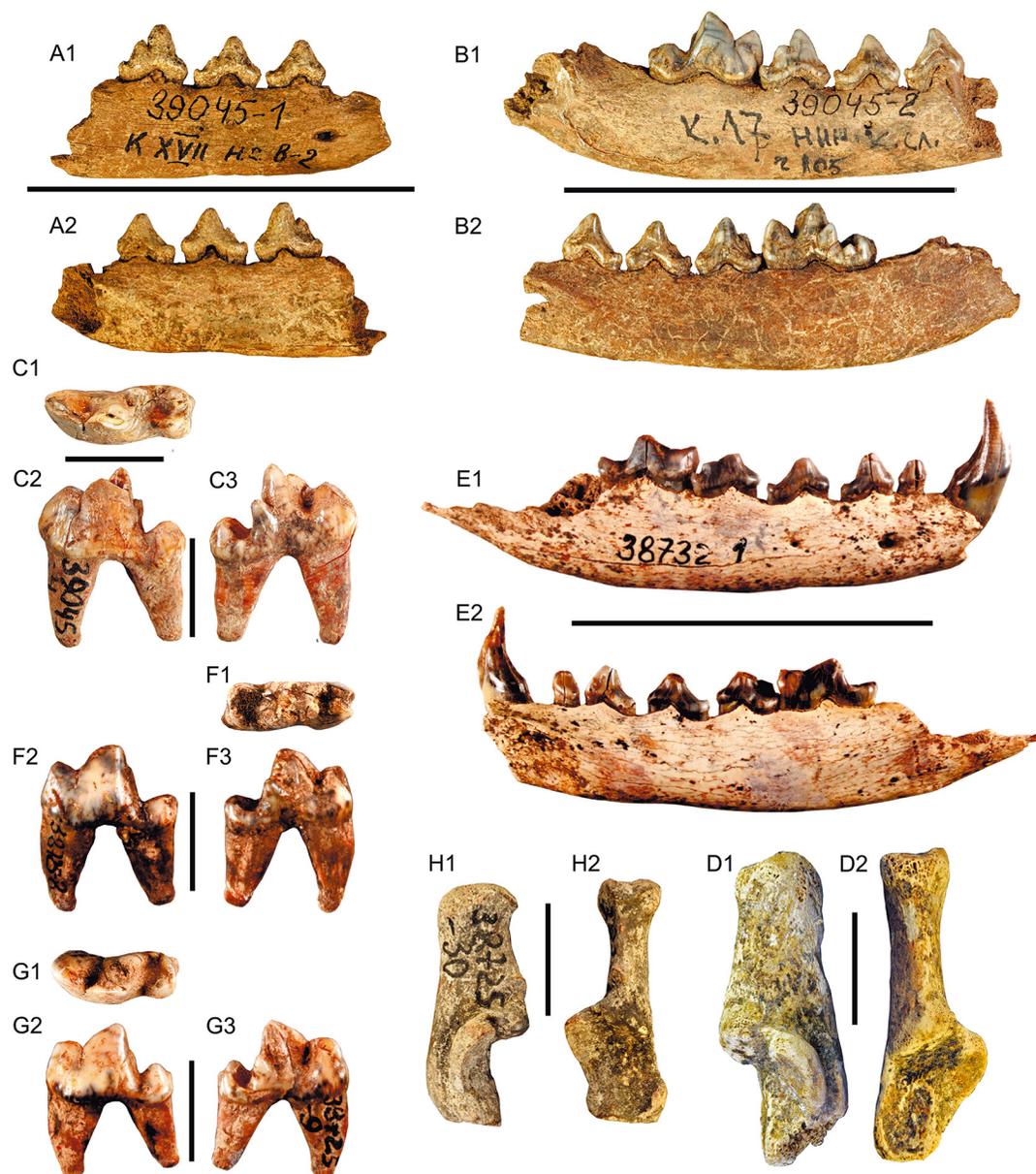


Рис. 4. *Vulpes vulpes* (A–D) и *Vulpes lagopus* (E–H), нижние челюсти, зубы и пяточные кости; II культурный слой (A–D, F–H), горизонт находок в третьей прослойке ВГТ (E). А – нижняя челюсть, ЗИН 39045/1: вид сбоку (A1) и с лингвальной стороны (A2); В – нижняя челюсть, ЗИН 39045/2: сбоку (B1) и с лингвальной стороны (B2); С – m1, ЗИН 39045/4: жевательная поверхность (C1), вид сбоку (C2) и с лингвальной стороны (C3); D – пяточная, ЗИН 39045/10: сбоку (D1) и спереди (D2); E – нижняя челюсть, ЗИН 38732/1: сбоку (E1) и с лингвальной стороны (E2); F – m1, ЗИН 38725/8: жевательная поверхность (F1), вид сбоку (F2) и с лингвальной стороны (F3); G – m1, ЗИН 38725/9: жевательная поверхность (G1), вид сбоку (G2) и с лингвальной стороны (G3); H – пяточная, ЗИН 38725/30: сбоку (H1) и спереди (H2). Масштабная линейка: 5 см (A–B, E) и 1 см (C–D, F–H).

Fig. 4. *Vulpes vulpes* (A–D) and *Vulpes lagopus* (E–H), mandibles, teeth and calcanei; cultural layer II (A–D, F–H), horizon of finds in the 3rd UHB layer (E). A – mandible, ZIN 39045/1: lateral (A1) and lingual (A2) view; B – mandible, ZIN 39045/2: lateral (B1) and lingual (B2) view; C – m1, ZIN 39045/4: occlusal surface view (C1), lateral (C2) and lingual (C3) view; D – calcaneus, ZIN 39045/10: lateral (D1) and dorsal (D2) view; E – mandible, ZIN 38732/1: lateral (E1) and lingual (E2) view; F – m1, ZIN 38725/8: occlusal surface view (F1), lateral (F2) and lingual (F3) view; G – m1, ZIN 38725/9: occlusal surface view (G1), lateral (G2) and lingual (G3) view; H – calcaneus, ZIN 38725/30: lateral (H1) and dorsal (H2) view. Scale bar: 5 cm (A–B, E) and 1 cm (C–D, F–H).

Таблица 11. Размеры (мм) нижнечелюстной кости и зубов *Vulpes vulpes*.**Table 11.** Measurements (mm) of mandible and cheek teeth of the *Vulpes vulpes*.

Промеры Measurements	<i>V. vulpes</i> , Костёнки 17, II слой <i>V. vulpes</i> from Kostenki 17, layer II					Современный <i>V. vulpes</i> из Европейской части России Recent <i>V. vulpes</i> from European Russia			
	ZIN 39045/2	ZIN 39045/1	ZIN 39045/3	ZIN 39045/12	ZIN 39045/4	N	lim	Mean	SD
p2-p4	30.3	29.6				10	28.8–31.5	29.8	0.3
p2-m1	46.6					9	43.7–47.0	45.5	0.4
Высота впереди р3 Height in front of р3	13.5	13.3				10	11.0–14.7	12.9	0.3
Высота за m1 Height behind m1	15.7					10	14.0–17.3	15.3	0.3
p2 L	9.2	8.7	9.3	9.0		10	7.4–9.0	8.5	0.2
W	3.4	3.4	3.5	3.9		10	3.2–4.0	3.4	0.1
p3 L	10.0	10.0				10	8.3–9.5	9.0	0.1
W	3.5	3.7				10	3.1–3.7	3.4	0.1
p4 L	10.7	10.5				10	9.0–11.2	9.7	0.2
W	4.8	4.4				10	3.7–4.8	4.2	0.1
m1 L	17.2				15.4	19	14.2–17.6	15.7	0.2
W	6.5				6.2	19	5.4–6.9	6.2	0.1

и по высоте зубной кости перед р3 и за m1, по длине зубного ряда p2–m1 от нижних челюстей современной лисицы *V. vulpes* из Европейской части России (Табл. 11; Рис. 4А–В). По размерам нижней челюсти и нижних зубов экземпляры из Костёнок 17 отличаются более крупными размерами от *V. vulpes* из средне- и позднеплейстоценовых отложений пещер Кударо 1, Кударо 3, Ахштырской и стоянки открытого типа Ильской, но проявляют сходство с позднеплейстоценовым *V. vulpes* из пещеры Близнец, уступают позднеплейстоценовой *V. vulpes* ЗИН 37286/1 из пещеры Географического общества на Дальнем Востоке (Табл. 11; Барышников [Baryshnikov] 2012; Baryshnikov 2015; Алексеева и Барышников [Alekseeva and Baryshnikov] 2020; Барышников [Baryshnikov] 2022).

На талониде m1 ЗИН 39045/4, /11 (Рис. 4С) развит гипоконид, массивный энтоконид и энтоконулид (морфотип С3 по Гимранову и др. [Gimranov et al.] 2015). У m1 ЗИН 39045/2 на талониде наблюдаются гипоконид, массивный энтоконид, энтоконулид и гипоконулид (морфотип С6, там же). Вышеперечисленные

варианты окклюзиальной поверхности талонида m1 являются наиболее часто встречаемыми морфотипами (С3, С6) у обыкновенной лисицы, в отличие от песца *Vulpes lagopus* (Linnaeus, 1758) и корсака *Vulpes corsac* (Linnaeus, 1758) (Гимранов и др. [Gimranov et al.] 2015). По длине моляр m1 *V. vulpes* из Костёнок 17 похож на хищнический зуб позднеплейстоценовой *V. vulpes* из Бельгии, современной *V. vulpes* из Финляндии, северной части Швеции и Европейской части России (Табл. 11; Kurtén 1965; Germonpre and Sablin 2004; Englund 2006). При этом костёнковские экземпляры *V. vulpes* несколько превосходят наибольшее значение длины m1 в выборках современной лисицы из Дании и Бельгии (Germonpre and Sablin 2004).

Размеры костей конечностей костёнковских образцов *V. vulpes* попадают в диапазон изменчивости средне- и позднеплейстоценовых *V. vulpes* из пещер Кударо 1 и Кударо 3, а также позднеплейстоценовых *V. vulpes* из Бельгии и современной лисицы из Европейской части России (Табл. 12; Germonpre and Sablin 2004; Барышников [Baryshnikov] 2020). По ширине

Таблица 12. Размеры (мм) костей конечностей *Vulpes vulpes*.**Table 12.** Measurements (mm) of limb bone of the *Vulpes vulpes*.

Кость Bone	Промеры Measurements	<i>V. vulpes</i> , Костёнки 17 <i>V. vulpes</i> from Kostenki 17		Современный <i>V. vulpes</i> из Европейской части России Recent <i>V. vulpes</i> from European Russia			
				N	lim	Mean	SD
Mc 3		ZIN 39045/5					
	Вр	4.8		8	4.9–5.7	5.3	0.1
	Др	6.6		8	5.8–7.6	6.7	0.2
	SD	4.1		8	3.8–4.6	4.2	0.1
Большая берцовая Tibia		ZIN 39045/8	ZIN 39053/2				
	SD	8.1		9	6.9–9.2	8.3	0.2
	Bd		15.0	9	13.0–16.8	15.6	0.4
	Dd		11.3	9	9.8–12.5	11.2	0.3
Пяточная Calcaneus		ZIN 39045/10					
	GL	32.0		8	29.0–37.9	33.7	1.0
	GB	12.8		8	11.0–14.5	12.4	0.4
Таранная Astragalus		ZIN 39053/1					
	GL	19.8		8	17.6–22.0	20.2	0.5
	GB	12.8		8	10.9–16.1	13.2	0.6
Mt 2		ZIN 39045/6	ZIN 39053/4				
	GL		60.2	7	57.9–69.9	63.8	1.8
	Вр	7.1	6.6	7	3.7–4.4	4.1	0.1
	Др	9.7	9.0	7	8.6–10.5	9.6	0.2
	SD	5.8	4.5	7	4.3–5.1	4.7	0.1
	Bd		6.3	7	5.9–7.3	6.9	0.2
	Dd		5.9	7	5.2–6.8	6.3	0.2
Mt 3		ZIN 39053/5					
	GL	65.5		7	63.5–76.9	69.6	2.1
	Вр	6.9		7	5.8–6.6	6.1	0.1
	Др	10.1		7	9.4–10.9	10.2	0.2
	SD	4.8		7	4.5–5.2	4.9	0.1
	Bd	6.3		7	6.0–7.1	6.5	0.1
	Dd	6.4		7	5.2–6.8	6.3	0.2
Mt 4		ZIN 39053/3					
	GL	64.8		8	65.0–78.1	70.7	1.8
	Вр	4.6		8	4.2–5.0	4.6	0.1
	Др	7.6		8	7.9–9.5	8.7	0.2
	SD	4.3		8	3.8–4.5	4.2	0.1
	Bd	6.1		8	5.4–6.3	5.8	0.1
	Dd	6.5		8	5.6–6.6	6.2	0.1

дистального конца большой берцовой кости ЗИН 39053/2 *V. vulpes* из Костёнок 17 уступает находкам ЗИН 37286/11, /13 *V. vulpes* из пещеры Географического общества Дальнего Востока (Baryshnikov 2015).

Обсуждение. В ходе ревизии старой остеологической коллекции (1953, 1955 гг.) и исследования нового материала из раскопок 2000-х годов были найдены единичные ископаемые остатки *V. vulpes*. Этот вид не фигурирует ни в одной из публикаций, где приводятся сведения о млекопитающих стоянки Костёнки 17 (Борисковский [Boriskovsky] 1963; Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977). Хотя в рабочей описи Н.К. Верещагина и И.Е. Кузьминой была указана нижняя челюсть обыкновенной лисицы. По непонятным причинам этот вид не был включен в список видов Костёнок 17.

Находки *V. vulpes* крайне редки на верхнепалеолитических стоянках Восточной Европы (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977; Саблин [Sablin] 2017). Этот вид отмечен в фауне нескольких костёнковских стоянок: Костёнки 1 (слой I), Костёнки 2, Костёнки 11 (слой Ia), Костёнки 13 (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977). В Костёнках кости *V. vulpes* находят совместно с костями *V. lagopus*, при этом количество остатков первого вида значительно меньше, чем второго (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977). Современные ареалы этих видов перекрываются в зоне лесотундры, причем *V. vulpes* может проникать в тундру и в арктическую тундру (Аристов и Барышников [Aristov and Baryshnikov] 2001). Незначительная представленность костных остатков обыкновенной лисицы на Костёнках 17 скорее всего означает, что этот вид в позднем плейстоцене время от времени, в периоды потепления климата, распространялся на север. Суровые условия перегляциальной тундро-степи были, видимо, мало пригодны для обыкновенной лисицы и препятствовали ее распространению в северном направлении (Боесков и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013).

***Vulpes lagopus* (Linnaeus, 1758) – песец**

Описание. Нижние челюсти ЗИН 38725/35, ЗИН 38732/2-3-4, ЗИН 38732/1 *V. lagopus* из Костёнок 17 близки по размерам к экземпляру

V. l. fossilis ЗИН 23773 из верхнепалеолитической стоянки Елисеевичи в Брянской области (Табл. 13; Рис. 4Е). Нижние челюсти *V. lagopus* из Костёнок 17 проявляют сходство с современными животными из Северо-Запада России и Колымской низменности в Северной Якутии, позднеплейстоценовым *V. lagopus* из гротов Пролом 2 и Сюрень 1, из Реброво и пещеры Хайыргас в Якутии, из Мальты в Прибайкалье (Табл. 13; Ермолова [Ermolova] 1978; Baryshnikov 2006; Боесков и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013).

Все исследуемые верхние резцы *V. lagopus* из Костёнок 17 имеют развитый задний воротничок (постцингулюм) в основании коронок, по которому вполне надежно можно диагностировать этот вид (Аристов и Барышников [Aristov and Baryshnikov] 2001). Кроме этого, нижние резцы i1 ЗИН 38725/35 и i2 ЗИН 38725/35, 38732/2-3-4 имеют дистоконид и развитую медиальную вырезку. У резца i3 ЗИН 38725/35, 38732/2-3-4 развит массивный дистоконид. По этим признакам резцы i1 ЗИН 38725/35 и i2 ЗИН 38725/35, 38732/2-3-4 относятся к морфотипу A1, a2, а резец i3 ЗИН 38725/35, 38732/2-3-4 к морфотипу A2 (по Гимранову и др. [Gimranov et al.] 2015), которые обычны для песка, но редко встречаются у обыкновенной лисицы и корсака. Все клыки были отнесены к *V. lagopus* на основании строения и близости их размеров к экземпляру *V. l. fossilis* ЗИН 23773 из верхнепалеолитической стоянки Елисеевичи (Табл. 14). На талониде m1 ЗИН 38725/8 (Рис. 4F) развит гипоконид и энтоконид небольшого размера, что отвечает морфотипу B1 (по Гимранову и др. [Gimranov et al.] 2015). У m1 ЗИН 38725/7, /9, 20 (Рис. 4G) наблюдаются гипоконид и энтоконид небольшого размера и энтоконулид, что соответствует морфотипу B2 (там же). Морфотипы B1 и B2 наиболее характерны для песка, чем для обыкновенной лисицы и корсака (Гимранов и др. [Gimranov et al.] 2015). Хищнический зуб m1 *V. lagopus* из Костёнок 17 по длине и ширине располагается внутри спектра варьирования этих промеров у позднеплейстоценового *V. lagopus* из стоянок Гённерсдорф (Gönnersdorf), Краков Спадзиста (Kraków Spadzista), Сюрень 1, Юдиново, Елисеевичи, Костёнки, Мальта (Табл. 13, 14; Ермолова [Ermolova] 1978; Кузьмина и Саблин [Kuzmina and Sablin] 1993; Саблин [Sablin]

Таблица 13. Размеры (мм) нижнечелюстной кости *Vulpes lagopus*.**Table 13.** Measurements (mm) of mandible of the *Vulpes lagopus*.

Промеры Measurements	<i>V. lagopus</i> , Костёнки 17 <i>V. lagopus</i> from Kostenki 17			<i>V. lagopus</i> , Елисеевичи <i>V. lagopus</i> from Eliseevichi	Современный <i>V. lagopus</i> из Северо-Запада России Recent <i>V. lagopus</i> from North-West Russia			
	ZIN 38725/35	ZIN 38732/2-3-4	ZIN 38732/1	ZIN 23773	N	lim	Mean	SD
p1-p4			31.0	29.9	10	28.5–33.6	30.1	0.5
p2-p4			26.9	25.7	10	24.5–28.6	25.9	0.4
p1-m1			43.4	43.1	10	40.4–47.5	43.1	0.7
p2-m1			39.1	38.5	10	36.9–42.5	38.9	0.6
Высота впереди р3 Height in front of р3		11.5	11.9	10.0	10	10.6–13.5	11.9	0.3
Высота за м1 Height behind m1			13.9	13.4	10	11.9–15.5	13.6	0.4
i1 L	2.8; 2.9				10	2.4–3.0	2.7	0.1
W	2.0; 2.0				10	1.6–2.1	1.8	0.0
i2 L	3.6	3.6		3.2	10	2.8–3.5	3.2	0.1
W	3.5	2.3		1.7	10	2.3–2.9	2.7	0.1
i3 L	4.3	4.1		3.9	10	3.5–4.1	3.8	0.1
W	4.1			3.2	10	3.6–4.1	3.8	0.1
c L	7.2; 7.1	7.1	7.3	7.1	16	5.7–7.2	6.5	0.1
W	4.3; 4.1	4.0	4.1	4.5	16	3.5–4.6	4.0	0.1
p1 L	3.7		3.6	3.6	10	3.1–4.0	3.5	0.1
W	3.0	2.5	2.9	2.8	10	2.1–3.2	2.7	0.1
p2 L	7.7; 8.0	6.7	7.5	6.7	10	6.5–7.8	7.2	0.1
W	3.5; 3.6	3.1	3.4	2.9	10	3.0–3.8	3.2	0.1
p3 L			8.7	7.8	10	7.3–8.6	8.0	0.1
W		3.5	3.5	3.1	10	2.8–3.8	3.2	0.1
p4 L			9.2	9.2	10	7.9–9.7	8.8	0.1
W			4.1	3.9	10	3.7–4.5	4.0	0.1
m1 L		13.1	13.7	14.5	16	12.6–14.3	13.5	0.1
W		4.8	5.3	5.8	16	4.6–5.8	5.1	0.1
m2 L		6.1		6.6	10	5.5–6.4	5.8	0.1
W		4.0		4.5	10	3.9–4.6	4.1	0.1
m3 L				2.3	8	2.4–3.1	2.7	0.1
W				2.3	8	1.9–2.6	2.4	0.1

1994; Baryshnikov 2006; Боесков и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013; Sablin 2013; Lipecki and Wojtal 2015). Кроме этого, по размерам m1 *V. lagopus* из Костёнок 17 близок к современным животным из Северо-Запада России, с полуострова Ямал, из Колымской низменности в Северной Якутии (Табл. 13, 14; Baryshnikov

2006; Боесков и Барышников [Boeskorov and Baryshnikov] 2013).

Размеры костей конечностей *V. lagopus* из Костёнок 17 соответствуют позднплейстоценовому *V. lagopus* из местонахождений Гённерсдорф, Краков Спадзиста, Пролом 2, Сюрень 1, Юдиново, Елисеевичи, Костёнки (Табл. 15; Кузьмина

Таблица 14. Размеры (мм) верхних и нижних зубов *Vulpes lagopus*.**Table 14.** Measurements (mm) of upper and lower teeth of *Vulpes lagopus*.

Зубы Teeth	ZIN 23773, Елисеевичи Eliseevichi	<i>V. lagopus</i> , Костёнки 17 <i>V. lagopus</i> from Kostenki 17				Современный <i>V. lagopus</i> из Северо-Запада России Recent <i>V. lagopus</i> from North-West Russia			
		N	lim	Mean	SD	N	lim	Mean	SD
I2 L	3.9	1		4.4		10	3.5–4.3	3.8	0.1
W	3.4	1		2.7		10	2.7–3.6	3.2	0.1
I3 L	4.6	6	3.5–4.8	4.0	0.2	16	3.9–5.4	4.5	0.1
W	3.3	6	2.7–4.4	3.4	0.2	16	3.2–4.3	3.6	0.1
C L	6.0	18	5.6–6.8	6.0	0.1	16	5.8–7.1	6.3	0.1
W	3.8	18	3.1–4.1	3.7	0.1	16	3.5–4.5	3.9	0.1
P1 L	4.9	1		4.8		10	4.3–5.1	4.7	0.1
W	3.3	1		3.0		10	2.4–3.2	2.8	0.1
c L	7.2	9	4.6–6.9	6.1	0.2	16	5.7–7.2	6.5	0.1
W	4.5	8	2.8–4.0	3.7	0.1	16	3.5–4.6	4.0	0.1
m1 L	14.5	3	13.1–13.6	13.3	0.1	16	12.6–14.3	13.5	0.1
W	5.8	3	5.2–5.5	5.4	0.1	16	4.6–5.8	5.1	0.1

и Саблин [Kuzmina and Sablin] 1993; Саблин [Sablin] 1994; Baryshnikov 2006; Sablin 2013; Li-pekci and Wojtal 2015).

Обсуждение. Песец *V. lagopus* не был указан в видовом списке Костёнок 17, который опубликовали Н.К. Верещагин и И.Е. Кузьмина ([Vereshchagin and Kuzmina] 1977) (Табл. 1). Однако, в их рабочей описи приводятся определения костей этого животного для II слоя. При этом П.И. Борисковский ([Boriskovsky] 1963) в своей монографии, со ссылкой на определения Н.К. Верещагина, указал *V. lagopus* для I и II слоев Костёнок 17 (Табл. 2). Возможно, такие несоответствия возникли из-за технических ошибок. Новые исследования остеологической коллекции Костёнок 17 позволили определить ископаемые остатки *V. lagopus* из двух слоев (I и II) и одного горизонта находок (3-ая прослойка ВГТ) (Табл. 3).

Из верхнепалеолитической стоянки Елисеевичи в Брянской области был описан ископаемый подвид *V. l. rossicus* Kuzmina et Sablin, 1993 (Кузьмина и Саблин [Kuzmina and Sablin] 1993). Позднее было установлено, что песец из верхнепалеолитических стоянок в с. Костёнки также принадлежит к данному подвиду (Саблин [Sablin] 1994). В дальнейшем было показано, что *V. l. rossicus* является младшим синонимом

V. l. fossilis Woldřich, 1878 (Baryshnikov 2006). По морфометрическим признакам костные остатки песца из Костёнок 17 попадают в диапазон изменчивости *V. l. fossilis* и, следовательно, также могут быть отнесены к данному подвиду.

Молекулярные исследования древней ДНК показали высокое гаплотипическое разнообразие позднплейстоценовых песцов из Европы, которое значительно отличается от обедненного разнообразия гаплотипов современных популяций песцов из Скандинавии и Сибири (Dalén et al. 2007; Larsson et al. 2019; Panitsina et al. 2023). Генетическое сходство современных песцов из Скандинавии и Сибири, а также отсутствие уникальных гаплотипов у песцов из Скандинавии позволяют предположить, что Скандинавия была колонизирована из северо-восточной Сибири после отступления Скандинавского ледника (Dalén et al. 2007). Следовательно, по наиболее вероятной интерпретации палеогенетических данных, послеледниковое потепление климата привело к вымиранию песца в Европе, и их гаплотипы не внесли вклад в разнообразие современных популяций (Dalén et al., 2007; Larsson et al., 2019). Современные популяции *V. lagopus* генетически мономорфны в большинстве районов, за исключением изолированных регионов, таких как Командорские острова, не

Таблица 15. Размеры (мм) костей конечностей *Vulpes lagopus*, Костёнки 17.**Table 15.** Measurements (mm) of limb bone of the *Vulpes lagopus* from Kostenki 17.

Кость Bone	Номер/сторона Specimen number/side	Слой Layer	GL	GB	Вр	Др	SD	Bd	Dd
Локтевая / Ulna	ИНМС, правая / right	II			11.4				
Лучевая / Radius	ZIN 38723/5	I					6.4	11.0	6.4
Пяточная Calcaneus	ZIN 38725/30, правая / right	II	25.0	10.8					
Mt 5	ZIN 38723/15, правая / right	II			6.1	7.3			
1 фаланга 1 phalanx	ZIN 38725/13	II	17.8		6.0	5.7	4.7	5.3	4.7
1 фаланга 1 phalanx	ZIN 38725/17	II	20.5		7.3	6.1	4.8	6.0	4.7
1 фаланга 1 phalanx	ZIN 38725/16	II			6.6	5.7	4.6		
2 фаланга 2 phalanx	ZIN 38725/18	II	18.7		6.9	5.4	4.6	5.9	4.4

Примечание. ИНМС – Институт истории материальной культуры РАН.

Note. ИНМС – Institute for the History of Material Culture RAS.

связанные с материком морским льдом (Geffen et al. 2007). Способность мигрировать на большие расстояния – до 90 км в сутки (Targoux et al. 2010), является возможной причиной генетического сходства разных популяций.

Костные остатки *V. lagopus* найдены в фауне большинства палеолитических стоянок, где аккумулировались в результате охотничьей деятельности древнего человека (Street and Turner 2013; Lipecki and Wojtal 2015; Wojtal and Wilczyński 2015; Wilczyński et al. 2015; Baumann et al. 2020b). Этот вид отмечен в фауне большинства костёнковских стоянок (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977).

Отряд Proboscidea Illiger, 1811 – Хоботные

Mammuthus primigenius (Blumenbach, 1799) – мамонт

Описание. Остатки мамонта на Костёнках 17 найдены в четырех горизонтах находок и двух культурных слоях (Табл. 3). Коллекцию в основном составляют фрагменты бивней и ребер, остальные кости скелета встречаются реже. Целыми сохранились только кости дистальных отделов конечностей (запястные, заплюсневые, метаподиальные, фаланги пальцев), размеры представлены в таблицах 16 и 17.

У нижнего третьего предкоренного зуба рd3 ЗИН 28471/1 из II слоя сохранились четыре пластины, которые стерты до полных петель (Рис. 5А). Длина зуба – 48.7 мм, ширина – 32.0 мм, высота – 15.0 мм. О толщине эмали сложно судить, т.к. она разрушена. Промеры нижнего третьего предкоренного зуба рd3 и костей посткраниального скелета мамонта из Костёнок 17 укладываются в пределы изменчивости познеплейстоценового *M. primigenius* (Табл. 16, 17).

Обсуждение. Кости мамонта часто встречаются в фауне костёнковских стоянок (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977). Количество остатков этого животного на стоянках значительно увеличивается в период ~28 – 20 тыс. ¹⁴С л.н. (~33–24 ka cal BP), т.е. во время максимума последнего оледенения (Petrova et al. 2023). На некоторых костёнковских стоянках кости мамонта образуют крупные скопления, которые интерпретируют как жилые/бытовые сооружения или ритуальные места древнего человека, либо как места естественной гибели животных (Праслов и Рогачёв [Praslov and Rogachev] 1982; Рогачёв и Аникович [Rogachev and Anikovich] 1984; Аникович и др. [Anikovich et al.] 2008; Синицын [Sinitsyn] 2017; Дудин [Dudin] 2018; Бессуднов [Bessudnov] 2019; Pryor et al. 2020; Petrova et al. 2023 и др.).

Таблица 16. Размеры (мм) костей передней конечности *Mammuthus primigenius*, Костёнки 17.**Table 16.** Measurements (mm) of forelimb bones of the *Mammuthus primigenius* from Kostenki 17.

Кость Bone	Номер/сторона Specimen number/side	Слой Layer	GL	Vp	Dp	SD	Bd	Dd	GH	GB
Локтевая / Ulna	ZIN 28471/2, правая / right	II				30.0				
Лучевая / Radius	ZIN 38728/4	3 пр. ВГТ				53.5				
Ладьевидная кость запястья Scaphoideum	ZIN 38727/6	II							133.0	44.0
Полулунная Lunatum	ZIN 38737/2, левая / left	ГПП								ca 87.0
Трапеция Trapezium	ZIN 38727/2, правая / right	II							78.0	43.0
Mc 3	ZIN 38722/1, правая / right	I	160.0+x	73.8	ca 92.0		ca 70.0	ca 71.0		
Mc 3	ZIN 38735/3, левая / left	ГГ		6.2	ca 84.0	52.2				

Примечание. ГГ – горизонт находок в галечнике, ГПП – горизонт в слоистых отложениях под пеплом.

Note. ГГ – horizon of finds in gravel, ГПП – horizon in the streaky deposits below tephra.

Недавно было проведено изучение крупного скопления костей мамонта из I слоя Костёнок 14 (~28–27 ka cal BP), одной из задач которого являлось установление причин его формирования (Petrova et al. 2023). Костные остатки мамонта располагались разрозненно на наклонной поверхности I слоя Костёнок 14, конструктивные элементы не были выявлены. Установлено, что в данном скоплении преобладают кости неполовозрелых животных, другие возрастные группы представлены меньшим числом особей с тенденцией к уменьшению. Такой профиль смертности характерен для большинства природных популяций животных, где элиминируются в первую очередь неполовозрелые особи (Naupes 2017). Регрессионный анализ, используемый для оценки размеров животных по промерам костей, показал варьирование размеров тела мамонтов, которое преимущественно объясняется половым диморфизмом, географической изменчивостью в размерах между более мелкими «восточными» и более крупными «западными» популяциями мамонтов, и двумя типами аллометрии – онтогенетической и статической. Проведенный анализ выявил, что размеры тела самки мамонта из I слоя Костёнок 14

соответствуют подобным размерам самок из «восточных» популяций и не отклоняется от основной линии регрессии. Все эти данные могут косвенно свидетельствовать о стабильном состоянии костёнковской популяции, что в контексте тафономических и зооархеологических сведений позволяет предположить накопление костей в I слое Костёнок 14 в результате повторяющейся случайной гибели отдельных животных. Скорее всего, на этом месте был источник, который привлекал мамонтов. В межсезонье это место, видимо, переувлажнялось, было топким и становилось ловушкой.

Другие крупные скопления костей мамонта на стоянке Костёнки 11 (Ia культурный слой, ~25 – 24.2 ka cal BP) представляют собой округлые костные конструкции с очагами в центре, которые интерпретируются как жилища или ритуальные сооружения древнего человека (Рогачёв [Rogachev] 1962; Рогачёв и Аникович [Rogachev and Anikovich] 1984; Аникович и др. [Anikovich et al.] 2008; Гаврилов [Gavrilov] 2015; Сергин [Sergin] 2019; Бессуднов и др. [Bessudnov et al.] 2024). Кости мамонта из третьего комплекса, исследования на котором проводятся в последние годы (Дудин [Dudin] 2018; Дудин

Таблица 17. Размеры (мм) костей задней конечности *Mammuthus primigenius*, Костёнки 17.**Table 17.** Measurements (mm) of hind limb bones of the *Mammuthus primigenius* from Kostenki 17.

Кость Bone	Номер/сторона Specimen number/side	Слой Layer	GL	TDAH	Vp	Dp	SD	Bd	Dd	GH	GB	Gd
Бедренная Femur	ZIN 38722/2	I		ca106.0								
Бедренная Femur	ZIN 38728/1-3, правая / right	3 пр. ВГТ		ca136.0								
Большая берцовая Tibia	ZIN 38735/2, правая / right	ГГ				209.0						
Таранная Astragalus	ZIN 28471/3	II								79.0	132.6	116.0
Кубовидная Cuboid	ZIN 39051/2, правая / right	Гор. над ВГТ									106.0	99.0
Латеральная клиновидная Lateral cuneiform	ZIN 39051/4, правая / right	Гор. над ВГТ									46.5	83.0
Mt 2	ZIN 38727/1, правая / right	II	125.5		66.0		61.0	71.8	72.0			
2 фаланга 2 phalanx	ZIN 38727/3	II	52.0		58.0	58.5		50.0	38.0			

Примечание. Обозначения как в Табл. 5.

Note. The designations are as in Table 5.

и Федюнин [Dudin and Feduynin] 2019), изучали с помощью нескольких методов (Rey-Iglesia et al. 2025). На основе новых радиоуглеродных датировок показано, что кости мамонта, использованные при строительстве, были собраны человеком от животных, погибших в разное время. Определение пола 30 особей с помощью молекулярного анализа, выявило преобладание самок в исследуемой выборке (17 самок и 13 самцов), что указывает на гибель животных из матриархальных групп. Исследование древней митохондриальной ДНК, извлеченной из костей мамонта стоянки Костёнки 11 (Ia), позволило установить шесть гаплотипов, пять из которых относятся к кладе 1 (субклада 1/DE) и один к кладе 3 (субклада 3/B2) (Rey-Iglesia et al. 2025). Этот результат представляет интерес, т.к. демонстрирует одновременное присутствие двух основных линий в короткий временной период, что может свидетельствовать о сложной истории распространения данного вида на Русской равнине. Изучение стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ мамонтов из Костёнок 11 (Ia) показало, что их средние значения близки к значениям, зарегистрированным для Русской равнины и Западной и Центральной Европы. Кроме

этого, не было обнаружено никакой изотопно-дифференцированной зависимости в использовании ресурсов самками и самцами мамонта.

Эти работы свидетельствуют о том, что в Костёнках возникали места естественной гибели мамонтов, где аккумулировались в большом количестве их кости, которые использовались древним человеком для своих нужд. При этом не стоит исключать, что люди могли охотиться на мамонтов, чему есть прямые свидетельства на некоторых костёнковских стоянках – Костёнках 14 (Синицын и др. [Sinitsyn et al.] 2019) и Костёнках 1 (Нужный и др. [Nuzhnyi et al.] 2014).

Отряд *Perissodactyla* Owen, 1848 – Непарнокопытные

Equus ferus latipes (Gromova, 1949) – широкопалая лошадь

Описание. В коллекции есть две неполные нижние челюсти ЗИН 38724/8, 38720/24, 26, 27, 42–45, у которых сохранились правые и левые зубные ряды (Табл. 18). На нижних зубах лопасти двойной петли асимметричны – метастилид субтреугольный, метаконид – округлый. Выемка петли округлая. Энтоконид округлый или

Таблица 18. Размеры (мм) нижних зубов *Equus ferus latipes*, Костёнки 17.**Table 18.** Measurements (mm) of the lower teeth of *Equus ferus latipes* from Kostenki 17.

Зуб Tooth	Промеры Measurements	ZIN 38720/24, 26, 27, левый / left, I слой / layer I	ZIN 38720/42-45, правый / right, I слой / layer I	ZIN 38724/8, правый / right, II слой / layer II	ZIN 38724/9, левый / left, II слой / layer II
р2	L	37.2		33.5	34.0
	W	18.3		19.5	20.0
	L post	19.2		17.7	17.5
	L post, %	51.6		52.8	51.5
р3	L	30.4		29.5	29.5
	W	19.3		22.2	22.0
	L post	15.5		17.2	17.4
	L post, %	51.0		58.3	58.9
р4	L	31.8	31.4	28.7	31.5
	W	20.4	19.8	21.7	22.1
	L post	16.7	15.2	15.0	15.7
	L post, %	52.5	48.4	52.3	49.8
м1	L		27.1	26.2	26.7
	W		18.3	20.2	20.5
	L post		12.0	10.6	10.8
	L post, %		44.2	40.4	40.4
м2	L		29.0	27.3	27.5
	W		17.4	19.0	19.6
	L post		13.1	12.5	12.4
	L post, %		45.2	45.7	45.1
м3	L		33.1	34.3	33.6
	W		15.9	17.6	17.0
	L post		12.5	13.1	13.8
	L post, %		37.7	38.2	41.1

Примечание. L post – длина постфлексида, L post, % – относительная длина постфлексида.

Note. L post – postflexid length, L post, % – relative length of the postflexid.

угловатый. Наружная долька широкая со шпурой, на премолярах и молярах подходит к шейке двойной петли. Гипо- и протоконид с прямыми или слабоогнутыми наружными стенками. Эмаль толстая. Постфлексид на премолярах длинный, на молярах укорочен. По размерам нижних зубов и индексу постфлексида лошадь из Костёнок 17 не отличается от позднплейстоценовых лошадей из верхнепалеолитических стоянок Костёнок, Дивногорья и Кузнецкой котловины (Табл. 18; Форонова [Foronova] 1990, 2001; Кузьмина [Kuzmina] 1997; Пластеева и др. [Plasteeva et al.] 2012). Однако по этим параметрам она несколько превосходит лошадей из верхнепалеолитических стоянок Солютре и Мезин, из позднплейстоценовых местона-

хождений Урала и Северо-Восточной Сибири (Табл. 18; Белан [Belan] 1985; Кузьмина [Kuzmina] 1997; Пластеева и др. [Plasteeva et al.] 2012).

Коллекция содержит позвонки, ребра, кости передних и задних конечностей (Рис. 5С). Большинство костей неполной сохранности. Размеры этих костей близки к соответствующим размерам широкопалой лошади из костёнковских стоянок (Табл. 19–27; Громова [Gromova] 1949; Кузьмина [Kuzmina] 1997). Отдельно следует отметить, что пястные кости ЗИН 28472/2, 38738/3 лошади из Костёнок 17 по размерам близки к позднплейстоценовым лошадям из костёнковских стоянок, Дивногорья, Волжско-Камского региона, но отличаются большими размерами от подобных из Солютре, Мезина

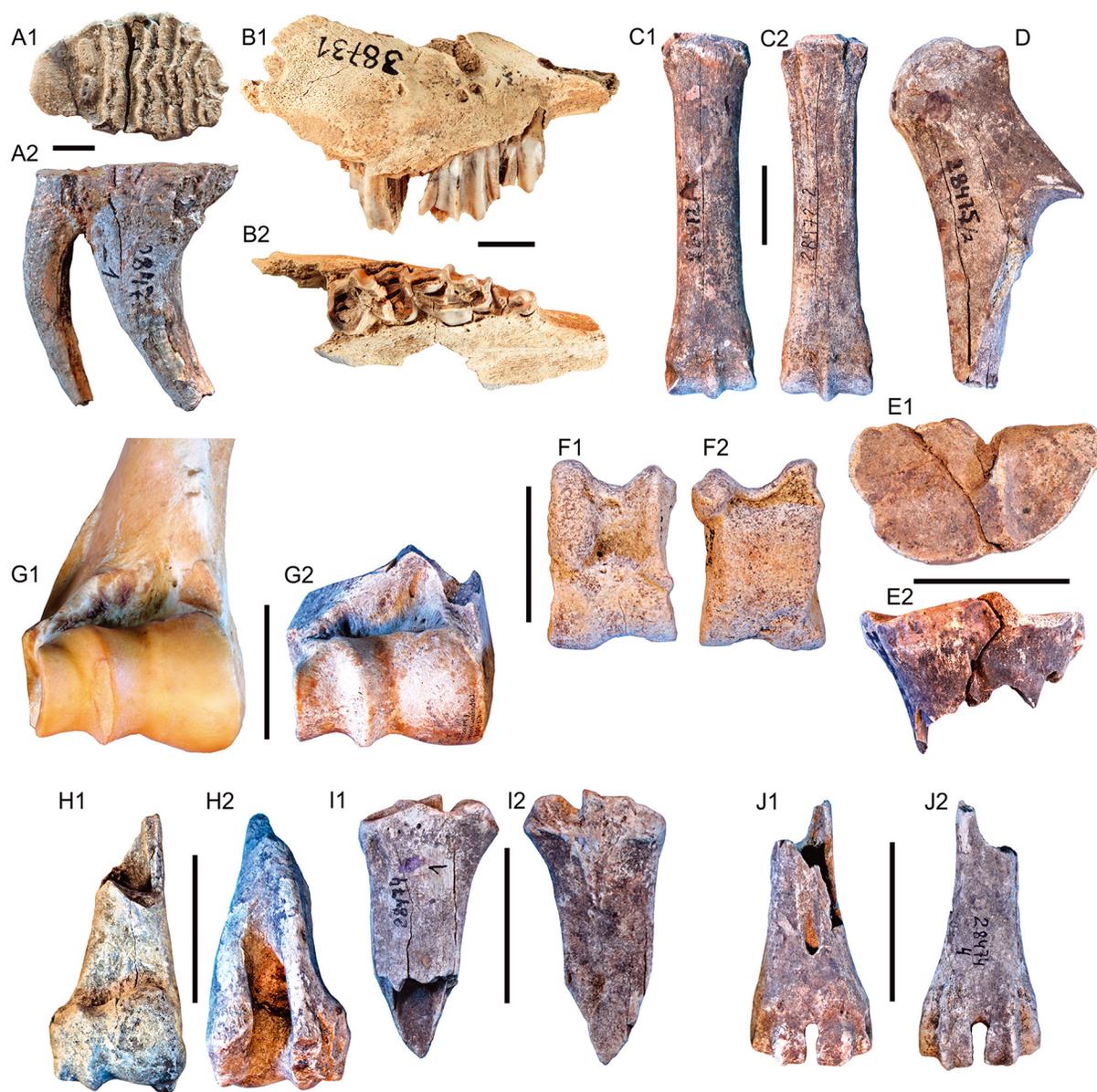


Рис. 5. Зубы и кости млекопитающих из верхнепалеолитической стоянки Костёнки 17; II культурный слой (А, С–F, H–J), горизонт находок в третьей прослойке ВГТ (В и G2). А – *M. primigenius*, pd3, ЗИН 28471/1: жевательная поверхность (A1) и вид с лингвальной стороны (A2); В – *S. tatarica*, фрагмент верхнечелюстной кости, ЗИН 38731: вид сбоку (B1) и жевательная поверхность (B2); С – *E. f. latipes*, Mc3, ЗИН 28472/2: спереди (C1) и сзади (C2); D – *B. priscus*, локтевая кость, ЗИН 28475/2, вид сбоку; E – *B. priscus*, Mc 3+4, ЗИН 28475/3: сверху (E1) и спереди (E2); F – *C. elaphus*, таранная кость, ЗИН 39043/1: спереди (F1) и сзади (F2); G – *A. alces*, плечевая кость спереди: G1 – ЗИН 38984 (современность), G2 – ЗИН 38730. Кости *R. tarandus*, H – плечевая, ЗИН 28474/3: спереди (H1) и сзади (H2); I – лучевая, ЗИН 28474/1: спереди (I1) и сзади (I2); J – Mt 3+4, ЗИН 28474/4: спереди (J1) и сзади (J2). Масштабная линейка: 1 см (А–В) и 5 см (С–J).

Fig. 5. Mammal teeth and bones from the Upper Paleolithic site Kostenki 17; cultural layer II – A, C–F, H–J; horizon of finds in the 3rd UHB layer (B, G2). A – *M. primigenius*, pd3, ZIN 28471/1: occlusal surface view (A1) and lingual view (A2); B – *S. tatarica*, fragment of maxilla, ZIN 38731: lateral (B1) and occlusal surface (B2) view; C – *E. f. latipes*, Mc3, ZIN 28472/2: dorsal (C1) and palmar (C2) view; D – *B. priscus*, ulna, ZIN 28475/2, lateral view; E – *B. priscus*, Mc 3+4, ZIN 28475/3: proximal (E1) and dorsal (E2) view; F – *C. elaphus*, astragalus, ZIN 39043/1: dorsal (F1) and plantar (F2) view; G – *A. alces*, humerus, cranial view: G1 – ZIN 38984 (modern), G2 – ZIN 38730. Bones of *R. tarandus*, H – humerus, ZIN 28474/3: cranial (H1) and caudal (H2) view; I – radius, ZIN 28474/1: cranial (I1) and caudal (I2) view; J – Mt 3+4, ZIN 28474/4: dorsal (J1) and plantar (J2) view. Scale bar: 1 cm (A–B) and 5 cm (C–J).

Таблица 19. Размеры (мм) лопатки *Equus ferus latipes*, Костёнки 17.**Table 19.** Measurements (mm) of the scapula of *Equus ferus latipes* from Kostenki 17.

Номер/ сторона Specimen number/side	Слой Layer	GLP	BG	LG	SLC
ZIN 39064/1, левая / left	I	95.0	53.0	65.3	
ZIN 38720/41, левая / left	I		49.0		
ZIN 28472/12, правая / right	II	110.5	56.4	69.3	82.0
ZIN 28472/15, левая / left	II	104.6	56.5	68.0	82.0
ZIN 38724/11, правая / right	II	90.9	48.0	59.0	69.0

Таблица 20. Размеры (мм) плечевой кости *Equus ferus latipes*, Костёнки 17.**Table 20.** Measurements (mm) of the humerus of *Equus ferus latipes* from Kostenki 17.

Номер/ сторона Specimen number/side	Слой Layer	SD	Bd	BT
ZIN 39064/3, правая / right	I	35.7	79.5	
ZIN 38720/23, правая / right	I		81.0	
ZIN 28472/4, 13, правая / right	II	41.0		86.4

и из местонахождений Урала и Северо-Востока Сибири (Табл. 23; Лазарев [Lazarev] 1980; Белан [Belan] 1985; Кузьмина [Kuzmina] 1997; Петрова [Petrova] 2009; Пластеева и др. [Plasteeva et al.] 2012).

Обсуждение. В. Громова ([Gromova] 1949) отнесла позднеплейстоценовых лошадей Восточной Европы к *Equus caballus latipes* Gromova, 1949, при этом в качестве типового материала была обозначена третья передняя фаланга из верхнепалеолитической стоянки Костёнки 4. Позднее И.Е. Кузьмина ([Kuzmina] 1997) придала видовой статус этой лошади *E. latipes*, обозначив время ее существования средним – поздним

Таблица 21. Размеры (мм) локтевой *Equus ferus latipes*, Костёнки 17.**Table 21.** Measurements (mm) of the ulna of *Equus ferus latipes* from Kostenki 17.

Номер/ сторона Specimen number/side	Слой Layer	GL	GLI	BPC	DPA	SDO	LO
ZIN 38720/1, правая / right	I			45.0	62.5		
ZIN 28472/5, левая / left	II	440.0	420.0	49.0	72.0	57.0	89.0
ZIN 28472/14, правая / right	II	440.0	420.0	50.0	72.0	56.0	87.5

Таблица 22. Размеры (мм) лучевой *Equus ferus latipes*, Костёнки 17.**Table 22.** Measurements (mm) of the radius of *Equus ferus latipes* from Kostenki 17.

Номер/ сторона Specimen number/side	Слой Layer	GL	Bp	BFp	SD	Bd	BFd
ZIN 39064/6, левая / left	I					79.0	67.0
ZIN 38720/2, правая / right	I	359.0	88.0	82.0	41.4	80.5	68.0
ZIN 38720/22, правая / right	I		91.0	85.0			
ZIN 28472/1, левая / left	II	350.5	95.0	86.0	45.0	87.0	73.5
ZIN 28472/11, правая / right	II	350.0	93.0	90.0	45.0	89.0	75.7
ZIN 28472/10, правая / right	II					88.2	74.4

плейстоценом и значительно расширив территорию распространения (Восточная Европа, Западная и Восточная Сибирь). В дальнейшем неоднократно проводились морфометрические сравнения костных остатков позднеплейстоценовых лошадей с привлечением находок из костёнковских стоянок – это позволило показать, что широкопалая лошадь имела более длинные и массивные кости дистальных отделов конечностей (пястные и плюсневые кости, фаланги) (Кузьмина [Kuzmina] 1997; Пластеева и др. [Plasteeva et al.] 2012; Van Asperen et al. 2012; Пластеева и Клементьев [Plasteeva and Klementyev] 2017).

Таблица 23. Размеры (мм) третьей пястной кости (Mc 3) *Equus ferus latipes*, Костёнки 17.**Table 23.** Measurements (mm) of the metacarpal 3 (Mc 3) of *Equus ferus latipes* from Kostenki 17.

Номер/сторона Specimen number/side	Слой Layer	GL	GLI	LI	Вр	Др	FD OC3	FD OC4	SD	Bd	Dd	Dd1	Dd2
ZIN 38720/38, правая / right	I				55.8	38.2	44.9	16.5					
ZIN 28472/2, левая / left	II	238.9	234.0	227.5	57.0	38.0	49.5	29.0	41.0	60.0		34.0	30.5
ZIN 38738/3, правая / right	Гор. над ВГТ	227.0	223.7	219.0	54.5	34.4			37.0	53.6	38.1	30.5	28.6

Примечание. Обозначение как в Табл. 5.

Note. The designation is as in Table 5.

Исследования костных остатков позднеплейстоценовых лошадей с территории Евразии выявили большое количество форм, которые были описаны как самостоятельные виды, подробный обзор этих лошадей приведен в работе Цирилли с соавторами ([Cirilli et al. 2022]). Выделение новых видов было основано на морфологических и морфометрических отличиях зубов, пястных и плюсневых костей. В настоящее время установлено, что степень изменчивости этих признаков внутри группы позднеплейстоценовых лошадей подобна таковой современного пони, арабской лошади (Van Asperen 2010). Следовательно, варьирование размеров зубов и костей конечностей может быть объяснено внутривидовой изменчивостью в пределах одного вида, связанной с меняющимся климатом плейстоцена (Van Asperen 2010; Boulbes and Van Asperen 2019). В связи с этим, было предложено рассматривать многочисленные виды и подвиды позднеплейстоценовых лошадей, как эколого-морфологические формы (экоморфы) *E. ferus* Boddaert, 1758 (Van Asperen 2010; Boulbes and Van Asperen 2019). *E. ferus* является самым ранним наименованием дикой лошади, поэтому его стали использовать для обозначения позднеплейстоценовых лошадей. Данные представления хорошо поддерживаются результатами молекулярно-генетических исследований, согласно которым все позднеплейстоценовые лошади на пространстве от Западной Европы до Берингии характеризуются низкой степенью генетической дифференциации внутри рода *Equus* (Weinstock et al. 2005; Orlando et al. 2009; Verzhinina et al. 2021).

Таким образом, по морфологическим и морфометрическим признакам костные остатки лошади из Костёнок 17 следует отнести к *Equus ferus latipes*. Кости лошади были найдены в двух культурных слоях (I, II) и двух горизонтах находок (Табл. 3). Находки этого животного часто встречаются на костёнковских стоянках, иногда образуют крупные скопления (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977). Наибольшее их количество найдено в слоях, которые соответствуют временному интервалу ~42–30 ka cal BP. Скорее всего, в это время, предшествующее началу максимума последнего оледенения, здесь сложились наиболее благоприятные условия для обитания лошади.

Хоффеккер с соавторами ([Hoffecker et al.] 2010) изучили скопления костей лошади из верхнепалеолитических стоянок Костёнки 14 (II слой, ~32–34 ka cal BP), Костёнки 15 (~31–32 ka cal BP), Костёнки 12 (III слой, >40 ka cal BP) и пришли к выводу, что они образовались в результате охотничьей деятельности палеолитических людей. Некоторые из них были идентифицированы как место забоя и первичной разделки (kill-butchery site) или просто место разделки (butchery site). С другой стороны, исследование скопления костей лошади из верхнепалеолитической стоянки Костёнки 14 (IVa слой, ~41 ka cal BP) показало, что оно является местом естественной гибели животных (Саблин и др. [Sablin et al.] 2018). Эти работы демонстрируют различные сценарии образования скоплений костей лошади в районе Костёнок, которые могли формироваться как в результате охоты древнего населения, так и в ходе естественных причин.

Таблица 24. Размеры (мм) большой берцовой кости *Equus ferus latipes*, Костёнки 17.**Table 24.** Measurements (mm) of the tibia of *Equus ferus latipes* from Kostenki 17.

Номер/ сторона Specimen number/side	Слой Layer	GL	Bp	Dp	SD	Bd	Dd
ZIN 39064/2, левая / left	I					81.0	53.0
ZIN 38724/13, левая / left	II				36.0		
ZIN 38724/12, левая / left	II				51.0		
ZIN 38738/2, правая / right	Гор. над ВГТ					76.2	46.7
ZIN 38738/5, левая / left	Гор. над ВГТ	371.0	108.0	93.5	47.0	83.0	52.0

Примечание. Обозначение как в Табл. 5.**Note.** The designation is as in Table 5.**Таблица 25.** Размеры (мм) пяточной кости *Equus ferus latipes*, Костёнки 17.**Table 25.** Measurements (mm) of the calcaneus of *Equus ferus latipes* from Kostenki 17.

Номер/сторона Specimen number/side	Слой Layer	GL	GB
ZIN 38720/12, левая / left	I	120.0	
ZIN 38720/3, правая / right	I	112.0	
ZIN 38724/16, левая / left	II		56.5

***Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799) – шерстистый носорог**

Описание. На Костёнках 17 остатки шерстистого носорога найдены в I культурном слое и в слоистых отложениях под пеплом (Табл. 3). В I культурном слое были найдены лопатка ЗИН 38721/4, кость запястья ЗИН 38721, тазовая ЗИН 38721, 3 фаланга ЗИН 38721/1, /2, а в слоистых отложениях под пеплом – ладьевидная кость запястья ЗИН 38736/1. Скорее всего, все кости из I слоя относятся к одной особи. Лопатка ЗИН 38721/4 неполной сохранности; ширина ее суставной ямки равна – 79.0 мм, а наименьшая длина шейки – 109.0 мм. Тазовая кость ЗИН 38721 представлена правой и левой половиной, она несколько повреждена. Размеры вертлужной впадины 124.0×115.0 мм. Промеры 3 фалан-

Таблица 26. Размеры (мм) таранной кости *Equus ferus latipes*, Костёнки 17.**Table 26.** Measurements (mm) of the astragalus of *Equus ferus latipes* from Kostenki 17.

Номер/ сторона Specimen number/side	Слой Layer	BFd	GH	GB	LmT
ZIN 38720/4, правая / right	I	55.0	63.3	62.6	62.7
ZIN 38720/11, левая / left	I	60.6	68.3	72.5	70.4
ZIN 38720/13, левая / left	I	59.8	66.2	68.8	67.1
ZIN 28472/3	II	55.0	62.6	63.2	62.7
ZIN 38724/14, левая / left	II	63.0	73.1	68.0	71.0

ги: ЗИН 38721/1 наибольшая ширина – 58.4 мм, ширина суставной поверхности – 49.0 мм, длина суставной поверхности – 22.0 мм; ЗИН 38721/2 ширина суставной поверхности – 67.0 мм, длина суставной поверхности – 24.0 мм. У ладьевидной кости запястья ЗИН 38736/1 наибольшая ширина – 57.0 мм, а наибольший поперечник – 77.2 мм.

В позднелепистоценовое время шерстистый носорог был широко распространён на всей территории Евразии (Fordham et al. 2024). Единичные находки *C. antiquitatis* были определены на костёнковских стоянках ранее (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977). В фауне Костёнок 17 кости этого животного впервые были найдены в ходе раскопок 2000-х гг.

Отряд Artiodactyla Owen, 1848 – Парнокопытные***Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 – благородный олень**

Описание. В коллекции есть сильно разрушенная нижняя челюсть и изолированные нижние зубы (i1, i3, m1 и m2) из II слоя. Возможно, они принадлежат одному животному. Резцы имеют коронку долотообразной формы или формы полувеера. Длина коронки первого резца i1 ЗИН 39043/3 равна 10.7 мм, а ширина – 9.8 мм. Длина коронки третьего резца i3 ЗИН 39043/2 равна – 9.2 мм, а ширина составляет 6.5 мм. Передний буккальный цингулид

Таблица 27. Размеры (мм) фаланг *Equus ferus latipes*, Костёнки 17.**Table 27.** Measurements (mm) of the phalanges of *Equus ferus latipes* from Kostenki 17.

Кость Bone	Номер Specimen number	Слой Layer	GL	Bp	BFp	Dp	SD	Bd	BFd	GB	LmT	LF	HP	Ld	BF
1 фаланга 1 phalanx	ZIN 38720/14	I	93.8	62.2	55.0	41.5	42.6	55.3	52.6						
1 фаланга 1 phalanx	ZIN 28472/6	II	98.0	67.5	62.0	33.0	43.7	68.2	53.8						
2 фаланга 2 phalanx	ZIN 38720/40	I	53.7	62.5			55.8	58.0							
2 фаланга 2 phalanx	ZIN 28472/17	II	48.7	56.2	48.3	32.9	48.2	52.2	51.4						
2 фаланга 2 phalanx	ZIN 28472/16	II	53.4	64.3	56.8	36.4	54.6	61.0	57.5						
2 фаланга 2 phalanx	ZIN 38724/17	II	50.8	59.1	51.7	34.0	49.8	55.8							
3 фаланга 3 phalanx	ZIN 38720/21	I										31.2			57.2
3 фаланга 3 phalanx	ZIN 28472/9	II	75.0									30.0	45.5	63.0	
3 фаланга 3 phalanx	ZIN 38738/6	Гор. над ВГТ	61.0							ca 89.0		33.0	48.4	61.0	54.0

Примечание. Обозначение как в Табл. 5.

Note. The designation is as in Table 5.

m1 ЗИН 39043/4 выражен слабо. На первом m1 ЗИН 39043/4 и втором m2 ЗИН 39043/5 коренных зубах имеются дополнительные столбики. Длина коронки m1 ЗИН 39043/4 равна 26.3 мм, ширина – 17.8 мм. Длина m2 ЗИН 39043/5 – 31.9 мм, ширина – 18.7 мм. По величине описываемые зубы близки к зубам позднплейстоценового *C. elaphus* из Кузнецкой котловины в Западной Сибири (Форонова [Foronova] 2001) и крупнее зубов позднплейстоценового и современного кавказского оленя (Барышников [Baryshnikov] 2020).

Кроме этого, коллекция содержит фрагмент рога из I слоя, неполную лучевую кость ЗИН 28473/1 из I слоя, сильно разрушенную плюсневую кость из 3-ей прослойки ВГТ и полную таранную кость ЗИН 39043/1 из II слоя. Ширина проксимального отдела лучевой кости ЗИН 28473/1 – 71.0 мм. Размеры таранной кости ЗИН 39043/1: наибольшая длина медиальная – 68.5 мм, наибольшая длина латеральная – 71.8 мм, ширина дистального отдела – 46.7 мм, переднезадний диаметр медиальный – 42.5 мм,

переднезадний диаметр латеральный – 38.4 мм (Рис. 5F). Судя по размерам лучевой кости ЗИН 28473/1 и таранной кости ЗИН 39043/1, *C. elaphus* из Костёнок 17 был крупнее, чем звери из позднего плейстоцена Западной Европы (Фландрия) и Кавказа (Germonpre 1993; Барышников [Baryshnikov] 2020), и сходен с таковыми позднплейстоценовым *C. elaphus* из Молдавии, Волжско-Камского региона, Северного Урала, Западной Сибири (Кузнецкая котловина, Красный Яр) и Юго-востока Западной Сибири (Давид [David] 1980; Косинцев и Бородин [Kosintsev and Borodin] 1990; Форонова [Foronova] 2001; Васильев [Vasil'ev] 2005; Петрова [Petrova] 2009).

Обсуждение. Кости *C. elaphus* найдены в I и II слоях, а также в 3-ей прослойке ВГТ (Табл. 3). Ранее этот вид указывался только для I слоя (Табл. 1, 2). Ископаемые остатки благородного оленя определены из некоторых костёнковских стоянок, где они встречаются в виде единичных находок (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977).

Неджалковска с соавторами (Niedziałkowska et al. 2020) на основе анализа большого количества радиоуглеродных дат, учета климатических и биомных сведений смоделировали границы распространения *C. elaphus* в Западной и Восточной Европе за последние 54 ka cal BP. Они показали, что в период между 54–34 ka cal BP северная граница ареала благородного оленя располагалась севернее в Восточной Европе, чем в Западной Европе. Во время последнего максимального оледенения ареал благородного оленя в Западной Европе сильно уменьшился, т.к. южная граница ледникового щита распространялась до 50° с.ш., а в Восточной Европе ледниковый щит простирался от 53° с.ш. в Восточной Польше до 75° с.ш. к северу от Урала (Patton et al. 2017) и достиг своей южной границы намного позже, чем в Центральной и Западной Европе (Patton et al. 2016). Было установлено, что в Восточной Европе существовали крупные ранее неизвестные рефугиумы благородного оленя.

Находки *C. elaphus* из Костёнок 17 относятся к временному интервалу ~42–30 ka cal BP и хорошо согласуются с моделью распространения, предложенной в работе Неджалковска с соавторами (Niedziałkowska et al. 2020). Следует отметить, что в это время северная граница распространения *C. elaphus* находилась сравнительно недалеко от Костёнок.

C. elaphus из Костёнок 17 обращает на себя внимание довольно крупными размерами костей, но т.к. остеологическая коллекция незначительна по объему, она пока не позволяет более детально охарактеризовать это животное. В позднем плейстоцене Восточной Европы одновременно существовали две основные линии оленей – западная (элафоидная = *C. elaphus*) и восточная (вапитоидная = *C. canadensis*) (Meiri et al. 2018; Doan et al. 2022). Распространение последней далеко на запад известно по палеонтологическим находкам из Молдовы, Румынии и Италии (Croitor 2018). В перспективе необходим анализ древней митохондриальной ДНК *C. elaphus*, который позволит понять к какой из линий могли относиться животные из Костёнок.

***Alces alces* (Linnaeus, 1758) – лось**

Описание. 2 фаланга ЗИН 39237 найдена в верхней (первой) прослойке ВГТ, она неполной сохранности. Фрагмент дистального отдела

плечевой кости ЗИН 38730 обнаружен в 3-ей прослойке ВГТ (Рис. 5G2).

Ширина дистального отдела плечевой кости ЗИН 38730 – 79.0 мм, ширина блока – 73.0 мм. По размерам эта кость соответствует *A. alces* из позднеплейстоценовых слоев Красного Яра Новосибирского Приобья и Кузнецкой котловины в Западной Сибири (Форонова [Fogonova] 2001; Васильев [Vasil'ev] 2005).

Обсуждение. Видовой ареал современного лося охватывает лесную, преимущественно таежную зону Голарктики. В позднем плейстоцене его распространение было ограничено более южными районами и зависело от ледниковых циклов, подобно другим копытным млекопитающим, сокращаясь в более холодные и расширяясь в более теплые периоды (Taberlet et al. 1998; Niedziałkowska et al. 2020, 2021; Plis et al. 2022). Редкие костные остатки ископаемого *A. alces* в Восточной Европе отмечены из местонахождений Румынии, Венгрии, Молдавии, Украины и России (Татаринов [Tatarinov] 1966; Свистун [Svistun] 1968; Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977; Давид [David] 1979). В фауне костёнковских стоянок кости лося были определены из Костёнок 12 (III слой), Костёнок 16, Борщево 2 (I слой) (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977; Праслов и Рогачёв [Praslov and Rogachev] 1982; Hoffecker et al 2010). Новые находки *A. alces* из Костёнок 17 найдены в отложениях верхней гумусовой толщи, возраст которой определяется ~36.5–31 ka cal BP (~32–27-тыс. С14 л.н.). Кроме этого, по фрагменту плечевой кости ЗИН 38730 в ЦКП «Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии» Института географии РАН и Центре прикладных изотопных исследований Университета Джорджии (США) была получена прямая AMS-дата 31 500 ± 115 С14 л.н. (IGANams-9156), календарный возраст которой соответствует диапазонам 36 182-35 498 cal BP (95.4%) и 36 080-35 704 cal BP (68.3%).

В работе Неджалковска с соавторами (Niedziałkowska et al. 2024) с помощью моделирования ареалов в программе Maxent и учета климатических факторов, которые обуславливают распространение лося, были построены модели экологических ниш, подходящие для обитания этого вида в разные временные периоды позднего плейстоцена и голоцена. Находки лося из

Костёнок 17 относится к временному интервалу ~36.5–31 ka cal BP и вполне отвечает экологической нише, смоделированной в рассматриваемой работе, что подтверждает проникновение лося на север в более теплые периоды позднего плейстоцена.

***Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758) – северный олень**

Описание. В коллекции есть несколько изолированных зубов i2 ЗИН 28474/11, р2 ЗИН 28474/12 и м3 ЗИН 28474/8 из II культурного слоя. Второй резец i2 ЗИН 28474/11 имеет длину – 7.0 мм, ширину – 5.5 мм. Коронка второго премоляра р2 ЗИН 28474/12 была найдена вместе с фрагментом зубной кости. Этот зуб не затронут стиранием и корневая часть его не сформирована. Все это указывает на то, что зуб еще не прорезался из альвеолы. Размеры р2 ЗИН 28474/12: длина – 11.7 мм, ширина – 7.6 мм. Нижний зуб третий моляр м3 ЗИН 28474/8 значительно стерт, длина – 25.8 мм, ширина – 10.0 мм.

Длинные кости конечностей неполной сохранности (Рис. 5Н-Ж). Плечевая ЗИН 28474/3, локтевая ЗИН 28474/2 и лучевая ЗИН 39052/1 найдены во II культурном слое, а пястная кость ЗИН 39052/1 найдена в 3-ей прослойке верхней гумусовой толщи. Ширина дистального отдела плечевой кости ЗИН 28474/3 – 46.8 мм, его поперечник – 51.0 мм. Локтевая ЗИН 28474/2: диаметр через processus anconaeus – 46.0 мм. Ширина проксимального отдела лучевой кости ЗИН 28474/1 – 47.3 мм, его поперечник – 27.1 мм. У пястной кости ЗИН 39052/1 дистальный эпифиз не прирос, утрачен. Эта кость принадлежала животному до 1.5 лет, т.к. дистальный эпифиз пястной кости прирастает к диафизу в возрасте от 1.5 до 2.5 лет (Takken Beijersbergen and Hufthammer 2012). Длина пястной кости без дистального эпифиза ЗИН 39052/1 – 166.0 мм, ширина проксимального отдела – 33.0 мм, его поперечник – 23.0 мм, ширина диафиза – 18.7 мм. Ширина дистального отдела пястной кости ЗИН 28474/5 – 41.3 мм, его поперечник – 22.0 мм. Ширина дистального отдела плюсневой кости ЗИН 28474/4 – 40.0 мм, его поперечник – 23.0 мм. Северный олень из Костёнок 17, судя по размерам костей посткраниального скелета, был близок к таковым из других костёнковских стоянок, из

местонахождений Западной и Восточной Европы, Северного Урала (Кузьмина [Kuzmina] 1975; Давид [David] 1980; Белан [Belan] 1983; Саблин и Кузьмина [Sablin and Kuzmina] 1992; Germopre 1993; Кройтор [Croitor] 2010).

Обсуждение. Северный олень был широко распространен в позднем плейстоцене в составе мамонтовой фауны. В Европе он распространялся к югу до Пиренеев, Хорватии, Румынии, Крыма, нижней Волги (Барышников и Тихонов [Baryshnikov and Tikhonov] 2009). Костные остатки этого животного обычно отмечают в фауне большинства палеолитических стоянок Западной и Восточной Европы, Урала и Сибири (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977; Ермолова [Ermolova] 1978, Кройтор [Croitor] 2010; Бурова и др. [Burova et al.] 2019). На костёнковских стоянках данный вид встречается часто, его кости были найдены в отложениях нижней и верхней гумусовой толщ и в лёссовидных суглинках (Саблин и Кузьмина [Sablin and Kuzmina] 1992). Находки северного оленя на Костёнках 17 ранее были определены из отложений II культурного слоя (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977; Табл. 1, 2). В ходе нового этапа исследования стоянки кости *R. tarandus* также обнаружены в 3-ей прослойке ВГТ (Табл. 3).

Северный олень из костёнковских стоянок был отнесен к *R. tarandus guettardi* (Desmarest, 1822) (Саблин и Кузьмина [Sablin and Kuzmina] 1992). Отмечалось, что в отличие от современного тундрового оленя *R. t. tarandus* (Linnaeus, 1758), костёнковский северный олень имел относительно более крупные зубы, более длинные верхние и нижние зубные ряды, и менее длинные кости конечностей. При этом не было приведено аргументов в пользу сближения костёнковских северных оленей с ископаемой формой *R. t. guettardi* из Франции. В дальнейшем Р.В. Кройтор ([Croitor] 2010) предложил относить северного оленя из костёнковских стоянок к *R. t. constantini* (Flerov, 1934) в результате выявленного сходства с материалами из верхнепалеолитической стоянки Мальта близ Иркутска и Косауцы в Молдове. По его мнению, олени из этих местонахождений близки по вышеперечисленным признакам. При этом Р.В. Кройтор ([Croitor] 2010) не учел, что М.В. Саблин и И.Е. Кузьмина ([Sablin and Kuzmina] 1992) приводили

средние значения и лимиты для параметров зубов и длинных костей конечностей северного оленя из заведомо гетерогенных геологических слоев костёнковских стоянок, не разделяя их по геологическому возрасту.

На наш взгляд, отнесение костёнковских северных оленей к какому-то из подвидов преждевременно, т.к. нет репрезентативных выборок для нижней и верхней гумусовой толщ и отложений лессовидных суглинков, которые соответствуют разным временным периодам, и, следовательно, палеоландшафтным и климатическим условиям (Levkovskaya et al. 2015; Величко и др. [Velichko et al.] 2009; Седов и др. [Sedov et al.] 2022). Кроме этого, остается не до конца выясненным проявление полового диморфизма у *R. tarandus* в разновозрастных популяциях (Geist 1998; Weinstock 2002; Кройтор [Croitor] 2010).

***Bison priscus* (Vojanus, 1827) – первобытный бизон**

Описание. В фауне Костёнок 17 кости первобытного бизона были найдены в 3-ей прослойке верхней гумусовой толщ (сильно разрушенная пястная кость) и во II слое (все кости ЗИН 28475) (Табл. 3).

Длинные кости конечностей неполные, представлены фрагментами проксимального отдела (Рис. 5D–E). Запястные и запястно-пястные кости целые. Ширина суставной ямки лопатки ЗИН 28475/1 – 54.5 мм, ее длина – 70.0 мм. Ширина локтевой ЗИН 28475/2 через корональный отросток – примерно 49.0 мм, диаметр через processus anconaeus – 100.0 мм, наименьший диаметр олекранона – 78.0 мм. Ширина проксимального отдела пястной ЗИН 28475/3 – 79.5 мм, ее поперечник – 48.4 мм. Наибольшая ширина трапециевидной ЗИН 28475/4 – 47.0 мм, наибольший ее поперечник – 45.7 мм. Наибольшая ширина полулунной ЗИН 28475/5 – 39.0 мм, наибольший ее поперечник – 43.3 мм. Наибольшая ширина ладьевидной кости запястья ЗИН 28475/6 – 34.8 мм, наибольший ее поперечник – 57.0 мм. Наибольшая ширина кубовидной ЗИН 28475/7 – 38.0 мм, наибольший ее поперечник – 48.7 мм.

Первобытный бизон был широко распространен в среднем и позднем плейстоцене Северной Евразии от Европы до Новосибирских

островов и северного Узбекистана на юге, обитая в степях, лесостепях, тундростепях и лесах (Флеров [Flerov] 1979). Костные остатки *B. priscus* находят как на палеолитических памятниках, так и в естественных местонахождениях. На костёнковских стоянках находки этого животного встречаются довольно часто, однако они немногочисленны (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977).

***Saiga tatarica* (Linnaeus, 1766) – сайгак**

Описание. Фрагмент правой верхнечелюстной кости с молочными зубами Pd2, Pd3, Pd4 ЗИН 38731 был найден в 3-ей прослойке верхней гумусовой толщ (Рис. 5B). Стертость зубов соответствует пятимесячному возрасту животного (Соколов и Рашек [Sokolov and Rashek] 1961). Размеры зубов: Pd2 – длина 6.9 мм, ширина 5.1 мм, Pd3 – длина 12.9 мм, ширина 9.1 мм, Pd4 – длина 14.2 мм, ширина 10.0 мм. Скорее всего, это животное погибло в осеннее время.

Находки *S. tatarica* ранее отмечались во II культурном слое (Борисковский [Boriskovsky] 1963; Табл. 2). К сожалению, указанные в рабочей описи Н.К. Верещагина и И.Е. Кузьминой резец и пястная кость сайгака в ходе ревизии старой коллекции не были найдены. В новых материалах имеется фрагмент первой фаланги, который по размерам соответствует *S. tatarica*, но из-за его плохой сохранности (разрушенности диагностических признаков) сделать точное определение не представляется возможным. Кости сайгака были определены из пяти костёнковских стоянок (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977).

В Восточной Европе сайгак известен начиная со среднего плейстоцена, и в холодную фазу конца среднего плейстоцена он распространился на запад до Германии. В позднем плейстоцене ареал его был еще обширнее: от Англии и южной Франции на западе до Новосибирских островов и Аляски на востоке (Барышников и др. [Baryshnikov et al.] 1998).

ОБСУЖДЕНИЕ

Переопределение старых коллекций и изучение нового остеологического материала из раскопок стоянки Костёнки 17 не подтвердили присутствия некоторых видов, указанных ранее

(*Gulo gulo* Linnaeus, 1758), но добавило новые. Если Н.К. Верещагин и И.Е. Кузьмина ([Vereshchagin and Kuzmina] 1977) указывали 8 позднплейстоценовых видов, то сейчас список увеличился до 15 видов (Табл. 3).

Группировку млекопитающих в культурных слоях и горизонтах находок Костёнок 17 составляют широко распространённые виды, имеющие палеарктические или голарктические ареалы (*L. tanaiticus*, *C. lupus*, *V. lagopus*, *M. primigenius*, *C. antiquitatis* и *R. tarandus*), обитатели широколиственных и смешанных лесов (*C. elaphus* и *A. alces*) и мигранты из аридных территорий – степей и полупустынь (*S. aff. major*, *Allactaga* sp., *E. ferus*, *B. priscus* и *S. tatarica*).

Следует отметить, что практически во всех слоях и выделенных горизонтах встречаются костные остатки мамонта; присутствие костей остальных видов млекопитающих варьирует. Во время формирования нижней гумусовой толщи (II культурный слой) на Костёнках 17, помимо широко распространённых видов, встречаются степные виды (Табл. 3). Их присутствие может объясняться проникновением на север в периоды смягчения климатических условий, которые сопровождалась деградацией лесных массивов и расширением открытых пространств. Для времени отложения верхней гумусовой толщи на Костёнках 17 (I культурный слой, горизонт находок в верхней (1-ой) и нижней (3-ей) гумусированных прослойках ВГТ) совместно с широко распространёнными видами наблюдается присутствие лесных видов – благородного оленя и лося (Табл. 3), что также говорит об изменении ландшафтного окружения стоянки. Костные остатки из лёссовидных суглинков, связанные с верхней частью разреза Костёнок 17, единичны и малоинформативны.

Малочисленность костного материала из Костёнок 17 не позволяет проследить изменения в количестве костей крупных млекопитающих разной биотической приуроченности от слоя к слою в течение времени формирования отложений. Однако для установления палеоландшафтных и палеоклиматических условий важное значение имеют индикаторные виды животных. Для костёнковских стоянок в качестве такого индикаторного вида может быть использован донской заяц, т.к. установлено, что размер тела этого животного в среднем

уменьшался со времени формирования нижней гумусовой толщи к периоду формирования верхней гумусовой толщи, и опять увеличивался ко времени образования лёссовидных суглинков (Аверьянов и Кузьмина [Averianov and Kuzmina] 1993). Изменение размеров тела, по всей видимости имевшее адаптивное значение, косвенно свидетельствует о происшедших климатических колебаниях и изменениях ландшафта. Следовательно, формирование нижней и верхней гумусовых толщ происходило при сравнительно теплом климате, а во время отложения лёссовидных суглинков произошло похолодание, что согласуется с палинологическими данными, полученными при исследовании позднплейстоценовых отложений ряда костёнковских стоянок. Во время формирования нижней гумусовой толщи (42–40 ka cal BP) были распространены хвойно-широколиственные леса, которые сменились на хвойные леса в период отложения верхней гумусовой толщи (~36.5–31 ka cal BP), а во время образования лёссовидных суглинков были распространены тундровые и лесотундровые ландшафты (~31–23,8 ka cal BP) (Фёдорова [Fedorova] 1963; Спиридонова [Spiridonova], 2002; Синицын и др. [Sinitsyn et al.] 2004; Величко и др. [Velichko et al.] 2009; Levkovskaya et al. 2015).

В свою очередь, климатические колебания обуславливали динамику ареалов видов и целых видовых комплексов, приводили к сокращению или расширению видовых ареалов, образованию изолированных популяций, и, соответственно, изменению генетического разнообразия отдельных географических групп, популяций или видов в целом. Эти климатические процессы способствовали перекрыванию ареалов млекопитающих, приуроченных к разным биотопам или даже биомам, а также оказывали влияние на фаунистический обмен между севером и югом Русской равнины в позднем плейстоцене. В теплые эпохи южная фауна значительно расселялась на север, т.е. происходило расширение видовых ареалов, южные и северные популяции смешивались. При похолодании климата и оледенениях происходило смещение фауны в южном направлении и разобщение представителей севера и юга, т.е. имело место сжатие видовых ареалов. Скорее всего, такой динамикой можно объяснить

фаунистическую неоднородность териофауны верхнепалеолитической стоянки Костёнки 17 и в целом ряда костёнковских памятников (Верещагин и Кузьмина [Vereshchagin and Kuzmina] 1977), связанных с находками видов из разных биомов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Изучение палеонтологического материала выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда № 25-24-00418. Исследование артефактов проведено при поддержке гранта Российского научного фонда № 20-78-10151. Мы благодарим Л.А. Куприянова (Ботанический сад, Воронеж) оказавшему помощь в ходе полевых работ, Ю.А. Шемякину (ЗИН) за камеральную подготовку остеологического материала, М.В. Саблина (ЗИН) за предоставление необходимой литературы. Выражаем признательность Л.Л. Войта (ЗИН) за помощь в определении костных остатков мелких млекопитающих, за прочтение рукописи и сделанные замечания, за всестороннюю поддержку при проведении исследования. Мы благодарим рецензентов Г.Г. Боевского и В.В. Титова за полезные замечания и комментарии, улучшившие рукопись статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Alekseeva E.V. and Baryshnikov G.F. 2020.** Late Pleistocene and Holocene remains of carnivorous mammals (Carnivora) from the Bliznets Cave in southern part of the Russian Far East. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **324**: 388–444. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2020.324.3.388>
- Anikovich M.V., Popov V.V. and Platonova N.I. 2008.** Paleolithic of Kostenki-Borschevo region in the context of Upper Paleolithic of Europe. *Proceedings of the Kostenki-Borschevo archaeological expedition IHMC RAS. Vol. 1. Nestor-History*, St. Petersburg, 304 p. [In Russian].
- Aristov A.A. and Baryshnikov G.F. 2001.** Mammals of Russia and Adjacent Territories. Carnivores and Pinnipeds. Zoological Institute RAS, Saint Petersburg, 560 p. [In Russian].
- Averianov A.O. 1995.** Late Pleistocene hare, *Lepus tanaiticus* (Lagomorpha: Leporidae) of Siberia. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **263**: 121–162. [In Russian].
- Averianov A.O. 1998.** Late pleistocene hares (*Lepus*) of the Russian Plain. *Illinois State Museum Scientific Papers*, **27**: 41–68.
- Averianov A.O. 2001.** Lagomorphs (Mammalia) from the Pleistocene of Eurasia. *Paleontological Journal*, **35**(2): 191–199. [In Russian].
- Averianov A.O. and Kuzmina I.E. 1993.** Don hare *Lepus tanaiticus* Gureev, 1964 from the paleolithic sites in Kostenki. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **249**: 66–92. [In Russian].
- Averianov A.O., Kuznetsova T.V. and Nikol'skii P.A. 2003.** Pleistocene hares from the East Siberian Arctic (Lagomorpha: Leporidae). *Russian Journal of Theriology*, **2**(2): 71–76. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.02.2.02>
- Baryshnikov G. 2006.** Late Pleistocene arctic fox (*Alopex lagopus*) from Crimea, Ukraine. *Quaternary International*, **142–143**: 208–217. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2005.03.018>
- Baryshnikov G.F. 2012.** A review of fossil vertebrate remains from Pleistocene layers of Akhstyrskaya cave (North-West Caucasus). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **316**(2): 93–138. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2012.316.2.93>
- Baryshnikov G. 2015.** Late Pleistocene Canidae remains from Geographical Society Cave in the Russian Far East. *Russian Journal of Theriology*, **14**(1): 65–83. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.14.1.03>
- Baryshnikov G.F. 2020.** Large mammals of Kudaro Pleistocene fauna from Caucasus. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **9**: 1–398. [In Russian].
- Baryshnikov G.F. 2022.** Fauna of the Paleolithic site of Ilskaya in the Northern Caucasus, Russia. *Prehistoric Archaeology. Journal of Interdisciplinary Studies*, **2**: 5–52. [In Russian].
- Baryshnikov G.F., Dmitrieva E.L., Krakhmalnaya T.V. and Sher A.V. 1998.** Origin, evolution, systematics. In: V.E. Sokolov and L.V. Zhirnov (Eds). Saiga: phylogeny, systematics, ecology, conservation and use. Printing house of the Russian Agricultural Academy, Moscow: 9–24. [In Russian].
- Baryshnikov G.F., Mol D. and Tikhonov A.N. 2009.** Finding of the Late Pleistocene carnivores in Taimyr Peninsula (Russia, Siberia). *Russian Journal of Theriology*, **8**(2): 107–113.
- Baryshnikov G.F. and Tikhonov A.N. 2009.** The mammals of Russia and adjacent territories. Ungulata. Part 1. Perissodactyles and Artiodactyles (suids, moschids, cervids). Nauka, Saint Petersburg, 164 p. [In Russian].
- Baumann C., Starkovitch B.M., Drucker D.G., Münzel S.C., Conard N.J. and Bocherens H. 2020a.** Dietary niche partitioning among Magdalenian

- canids in southwestern Germany and Switzerland. *Quaternary Science Reviews*, **227**: 106032. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106032>
- Baumann C., Wong G.L., Starkovich B.M., Münzel S.C. and Conard N.J. 2020b.** The role of foxes in the Palaeolithic economies of the Swabian Jura (Germany). *Archaeological and Anthropological Sciences*, **12**: 208. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106032>
- Belan N.G. 1983.** Late Pleistocene reindeer of the Dnieper Region. *Bulletin of Zoology*, **5**: 20–26. [In Russian].
- Belan N.G. 1985.** Late Pleistocene broad-toed horse of the Desna Basin. *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Science*, **131**: 50–63. [In Russian].
- Bessudnov A.A. 2019.** Zamyatninskaya archaeological culture of the Late Upper Palaeolithic: a myth or reality? *Camera Praehistorica*, **1**(2): 36–69. [In Russian] <https://doi.org/10.31250/2658-3828-2019-1-36-69>
- Bessudnov A.A., Dinnis R., Sinitsyn A.A., Dudin A.E., Bessudnov A.N., Petrova E.A., Khlopachev G.A. and Sablin M.V. 2024.** New data on the radiocarbon chronology of the sites of the Late Upper Paleolithic period of the center of the Russian Plain. *Stratum plus*, **1**: 161–201. [In Russian]. <https://doi.org/10.55086/sp241161201>
- Bessudnov A.A., Sinitsyn A.A., Dinnis R., Artyushenko A.A., Lada A.R., Stepanova K.N., Malyutina A.A., Bessudnova M.A., Petrova E.A. and Douka K. 2021.** Kostenki 17 (Spitsynskaya): New Data on the Stratigraphy, Chronology and Conditions of the Occurrence of the Cultural Layers. *Stratum plus*, **1**: 163–198. [In Russian]. <https://doi.org/10.55086/sp211163198>
- Bessudnov A.A., Stepanova K.N., Artyushenko A.A., Lada A.R., Kupriyanova M.D., Petrova E.A., Malyutina A.A., Smolkina V.S. and Sinitsyn A.A. 2023.** Main directions of the new stage of work at the Paleolithic site of Kostenki 17 (Spitsynskaya). In: I.V. Shershen' (Ed.). Rogachev readings: proceedings of the Kostenki Museum-Reserve. Press-Burger, Voronezh: 83–95. [In Russian].
- Binder W.J., Thompson E.N. and Van Valkenburgh B. 2002.** Temporal variation in tooth fracture among Rancho La Brea dire wolves. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**(2): 423–428. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2002\)022\[0423:TVITFA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2002)022[0423:TVITFA]2.0.CO;2)
- Binder W.J. and Van Valkenburgh B. 2010.** A comparison of tooth wear and breakage in Rancho La Brea sabertooth cats and dire wolves across time. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(1): 255–261. <https://doi.org/10.1080/02724630903413016>
- Bocherens H. 2015.** Isotopic tracking of large carnivore palaeoecology in the mammoth steppe. *Quaternary Science Reviews*, **117**: 42–71. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.03.018>
- Boeskorov G.G. and Baryshnikov G.F. 2013.** Late Quaternary carnivores of Yakutia. Nauka, Saint Petersburg, 199 p. [In Russian].
- Boriskovsky P.I. 1963.** Essays on the Palaeolithic of the Don Basin: Understudied Old Stone Age Sites of Kostenki. Materials and Studies in the Archaeology of the USSR, **121**: 232 p. [In Russian].
- Boriskovsky P.I., Praslov N.D. and Anikov M.V. 1982.** Kostenki 17 (Spitsyn site). In N.D. Praslov and A.N. Rogachev (Eds). The Palaeolithic of the Kostenki-Borshchevo Region on the Don 1879–1979: results of field investigations. Nauka, Leningrad, 181–186. [In Russian].
- Boulbes N. and Van Asperen E.N. 2019.** Biostratigraphy and Palaeoecology of European Equus. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **7**: 301. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00301>
- Bronk Ramsey C. 2009.** Bayesian analysis of radiocarbon dates. *Radiocarbon*, **51**: 337–360. <https://doi.org/10.1017/S0033822200033865>
- Burova N.D., Bessudnov A.A. and Bessudnov A.N. 2019.** Zooarchaeological analysis of large mammals bone remains from the Late Upper Palaeolithic site of Divnogor'ye 1 (Voronezh Region). *Camera praehistorica*, **2**(3): 40–65. <https://doi.org/10.31250/2658-3828-2019-2-40-65>
- Cirilli O., Machado H., Arroyo-Cabrales J., Barrón-Ortiz C.I., Davis E., Jass C.N., Jukar A.M., Landry Z., Marín-Leyva A.H., Pandolfi L. et al. 2022.** Evolution of the Family Equidae, Subfamily Equinae, in North, Central and South America, Eurasia and Africa during the Plio-Pleistocene. *Biology*, **11**: 1258. <https://doi.org/10.3390/biology11091258>
- Croitor R.V. 2010.** The History of Reindeer in the Palaeolithic of Moldova. *Stratum plus*, **1**: 137–165. [In Russian].
- Croitor R. 2018.** Plio-Pleistocene deer of Western Palearctic: taxonomy, systematics, phylogeny. Institute of Zoology of the Academy of Sciences of Moldova, Chişinău, 140 p.
- Dalén L., Nystrom V., Valdiosera C., Germonpre M., Sablin M., Turner E., Angerbjorn A., Arsuaga J.L. and Gotherstrom A. 2007.** Ancient DNA Reveals Lack of Postglacial Habitat Tracking in the Arctic Fox. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**: 6726–6729. <https://doi.org/10.1073/pnas.0701341104>
- David A.I. 1979.** Animal remains from excavations in the Brynzeny Grotto 1. In I.M. Gania (Ed.). Micro- and macrofauna of the Late Phanerozoic of the southwest of the USSR. Shtiintsa, Kishinev: 42–57. [In Russian].
- David A.I. 1980.** Theriofauna of the Pleistocene of Moldova. Shtiintsa, Kishinev, 185 p. [In Russian].
- Ding L., Chen C., Wang H. and Zhang B. 2016.** Complete mitochondrial DNA sequence of *Lepus tolai* (Leporidae: *Lepus*). *Mitochondrial DNA Part A*, **27**(3):

- 2085–2086. <https://doi.org/10.3109/19401736.2014.982568>
- Doan K., Niedziałkowska M., Stefaniak K., Sykut M., Jędrzejewska B., Ratajczak-Skrzatek U., Piotrowska N., Ridush B. et al. 2022.** Phylogenetics and phylogeography of red deer mtDNA lineages during the last 50 000 years in Eurasia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **194**: 431–456. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlab025>
- Dudin A.E. 2018.** Planigraphy of the third complex of the cultural layer Ia on the site of Kostenki 11. *Transactions of the Institute for Material Culture*, **17**: 45–54. [In Russian]. <https://doi.org/10.31600/2310-6557-2018-17-45-54>
- Dudin A.E. and Fedyunin I.V. 2019.** The third bone-earth dwelling complex of the Kostenki 11/Ia site. In: S.N. Lisitsyn and N.I. Platonova (Eds). Man and mammoth in the Paleolithic of Europe. Part II. The Dnieper-Don historical and Cultural region. Ars longa, St. Petersburg: 221–235. [In Russian].
- Englund J. 2006.** Cranial and skeletal size in red foxes, *Vulpes vulpes* (Carnivora, Canidae) in areas with large variation in food abundance. *Russian Journal of Theriology*, **5**(1): 25–34.
- Ermolova N.M. 1978.** Theriofauna of the Angara Valley in the Late Anthropogene. Nauka, Novosibirsk, 220 p. [In Russian].
- Fedorova R.V. 1963.** Natural conditions during the period of habitation of Upper Paleolithic man in the area of Kostenki village, Voronezh region, according to the data of spore-pollen analysis of sediments from the Spitsyn site (Kostenki XVII). Essays on the Palaeolithic of the Don Basin: Understudied Old Stone Age Sites of Kostenki. *Materials and Studies in the Archaeology of the USSR*, **121**: 220–229. [In Russian].
- Flerov K.K. 1979.** Systematics and evolution. V.E. Sokolov (Ed.). Bison. Nauka, Moscow: 49–90. [In Russian].
- Flower L.O.H. 2014.** Canid Evolution and Palaeoecology in the Pleistocene of Western Europe, with Particular Reference to the Wolf *Canis lupus* L. 1758. Ph.D. thesis. Royal Holloway University of London, London, 558 p.
- Flower L.O.H. and Schreve D.C. 2014.** An investigation of palaeodietary variability in European Pleistocene canids. *Quaternary Science Reviews*, **96**: 188–203. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.04.015>
- Flower L.O.H., Schreve D.C. and Lamb A.L. 2021.** Nature of the beast? Complex drivers of prey choice, competition and resilience in Pleistocene wolves (*Canis lupus* L., 1754). *Quaternary Science Reviews*, **272**: 107212. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.107212>
- Fordham D.A., Brown S.C., Canteria E., Austina J.J., Lomolino M.V., Haythorne S., Armstrong E., Bocherens H., Manicaj A., Rey-Iglesias A., Rahbek C., Nogués-Bravo D. and Lorenzen E.D. 2024.** 52,000 years of woolly rhinoceros population dynamics reveal extinction mechanisms. *PNAS*, **121** (24): e2316419121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2316419121>
- Foronova I.V. 1990.** Fossil horses of the Kuznetsk Basin. Publishing house of the Institute of Geology and Geophysics of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences, Novosibirsk, 131 p. [In Russian].
- Foronova I.V. 2001.** Quaternary mammals of the south-east of Western Siberia (Kuznetsk Basin): phylogeny, biostratigraphy, paleoecology. Publishing House of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Branch “Geo”, Novosibirsk, 243 p. [In Russian].
- Fox-Dobbs K., Leonard J. and Koch P. 2008.** Pleistocene megafauna from eastern Beringia: paleoecological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **261**: 30–46. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.12.011>
- Fritts S.H. and Mech L.D. 1981.** Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population Landon in northwestern Minnesota. *Wildlife Monographs*, **80**: 3–79.
- Gavrilov K.N. 2015.** “Dwellings” of the Anosovka-Mezhin type: origin and interpretation. *Stratum plus*, **1**: 187–203. [In Russian].
- Geffen E., Waidyaratne S., Dalén L., Angerbjörn A., Vila C., Hersteinsson P., Fuglei E., White P.A., Goltzman M., Kapel C.M.O. et al. 2007.** Sea Ice Occurrence Predicts Genetic Isolation in the Arctic Fox. *Molecular Ecology*, **16**: 4241–4255. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03507.x>
- Geist V. 1998.** Deer of the World: their Evolution, Behavior and Ecology. Stackpole Books, Mechanicsburg: 1–416.
- Germonpre M. 1993.** Osteometric data on Late Pleistocene mammals from the Flemish Valley, Belgium. Department of Paleontology Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels, 135 p.
- Germonpre M. and Sablin M.V. 2004.** Systematics and osteometry of Late Glacial foxes from Belgium. *Bulletin de L'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, **74**: 175–188.
- Giannoulis T., Stamatis C., Tsipourlianos A. and Mamuris Z. 2018.** Mitogenomic analysis in European brown hare (*Lepus europaeus*) proposes genetic and functional differentiation between the distinct lineages. *Mitochondrial DNA Part A*, **29**(3): 353–360. <https://doi.org/10.1080/24701394.2016.1278540>
- Gimranov D.O., Kosintsev P.A. and Gasilin V.V. 2015.** Species diagnostics of corsac (*Vulpes corsac*), fox (*Vulpes vulpes*), and arctic fox (*Vulpes lagopus*) according to ontological characteristics of mandible teeth. *Zoologicheskii Zhurnal*, **94**(11): 1338–1350. [In Russian]. <https://doi.org/10.7868/S0044513415090093>

- Gittleman J.L. and Van Valkenburgh B. 1997. Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effects of size, phylogeny, and behavioural ecology. *Journal of Zoology*, **242**: 97–117. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb02932.x>
- Gromova V.I. 1949. History of horses (genus *Equus*) in the Old World. *Proceedings of the Paleontological Institute of the USSR Academy of Science*, **17**(1): 1–374. [In Russian].
- Gureev A.A. 1964. Fauna of the USSR. Mammals, **3**(10). Lagomorphs (Lagomorpha). Nauka, Moskva–Leninograd, 276 p. [In Russian].
- Haynes G. 2017. Finding meaning in mammoth age profiles. *Quaternary International*, **443**: 65–78. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.04.012>
- Hoffecker J.F., Holliday V.T., Stepanchuk V.N. and Lisitsyn S.N. 2018. The hunting of horse and the problem of the Aurignacian on the central plain of Eastern Europe. *Quaternary International*, **492**: 53–63. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.05.044>
- Hoffecker J.F., Kuzmina I.E., Syromyatnikova E.V., Anikovich M.V., Sinitsyn A.A., Popov V.V. and Holliday V.T. 2010. Evidence for kill-butcher events of early Upper Paleolithic age at Kostenki, Russia. *Journal of Archaeological Science*, **37**: 1073–1089. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2009.12.008>
- Kosintsev P.A. 2007. Late Pleistocene large mammal faunas from the Urals. *Quaternary International*, **160**: 112–120. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2006.09.012>
- Kosintsev P.A. and Borodin A.V. 1990. Theriofauna of the eastern slope of the Northern Urals in the Late Pleistocene and Holocene. *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences*, **212**: 120–134. [In Russian].
- Kurtén B. 1965. The carnivora of the Palestine caves. *Acta zoologica Fennica*, **107**: 1–74.
- Kuzmina I.E. 1975. Some data on mammals of the Middle Urals in the Late Pleistocene. *Bulletin of the Commission for the Study of the Quaternary*, **43**: 63–77. [In Russian].
- Kuzmina I.E. 1997. Horses of North Eurasia from the Pliocene till the present time. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **273**: 1–221. [In Russian].
- Kuzmina I.E. and Sablin M.V. 1993. Arctic foxes of the Late Pleistocene from the Upper Desna River. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **249**: 93–104. [In Russian].
- Kuzmina I.E. and Sablin M.V. 1994. Wolf, *Canis lupus* L. from the Late Paleolithic sites Kostenki on the Don River. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **256**: 44–58. [In Russian].
- Landon D.B., Waite C.A., Peterson R.O. and Mech L.D. 1998. Evaluation of age determination techniques for Gray wolves. *Journal of Wildlife Management*, **62**(2): 674–682. <https://doi.org/10.2307/3802343>
- Larsson P., von Seth J., Hagen I.J., Götherström A., Androsov S., Germonpré M., Bergfeldt N., Fedorov S., Eide N.E., Sokolova N. et al. 2019. Consequences of Past Climate Change and Recent Human Persecution on Mitogenomic Diversity in the Arctic Fox. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **374**: 20190212. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0212>
- Lazarev P.A. 1980. Anthropogene horses of Yakutia. Science, Moscow, 189 p. [In Russian].
- Leonard J.A., Vilà C., Fox-Dobbs K., Koch P.L., Wayne R.K. and Van Valkenburgh B. 2007. Mega-faunal extinctions and the disappearance of a specialised wolf ecomorph. *Current Biology*, **17**: 1146–1150. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.05.072>
- Levkovskaya G.M., Shumilovskikh L.S., Anikovich M.V., Platonova N.I., Hoffecker J.F., Lisitsyn S.N., Pospelova G.A., Kuzmina I.E. and Sanko A.F. 2015. Supra-regional correlations of the most ancient paleosols and Paleolithic layers of Kostenki-Borschevo region (Russian Plain). *Quaternary International*, **365**: 114–134. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.11.043>
- Lipecki G. and Wojtal P. 2015. Carnivores from the open-air Gravettian site Kraków Spadzista. In: J. Wilczyński, G. Haynes and P. Wojtal (Eds). A Gravettian site in Southern Poland, Kraków Spadzista. ISEA PAS, Krakow: 117–157.
- Marques J.P., Seixas F.A., Farello L., Callahan C.M., Good J.M., Montgomery W.I., Reid N., Alves P.C., Boursot P. and Melo-Ferreira J. 2020. An annotated draft genome of the mountain hare (*Lepus timidus*). *Genome Biology and Evolution*, **12**(1): 3656–3662. <https://doi.org/10.1093/gbe/evz273>
- Meiri M., Kosintsev P., Conroy K., Meiri S., Barnes I. and Lister A. 2018. Subspecies dynamics in space and time: A study of the red deer complex using ancient and modern DNA and morphology. *Journal of Biogeography*, **45**: 367–380. <https://doi.org/10.1111/jbi.13124>
- Michell C.T., Pohjoismäki J.L., Spong G. and Thulin C.G. 2022. Mountain- and brown hare genetic polymorphisms to survey local adaptations and conservation status of the heath hare (*Lepus timidus sylvaticus* Nilsson, 1831). *Scientific Data*, **9**(1): 667. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01794-5>
- Moska M., Jakubiec J., Wierzbicki H., Strzala T. and Kozyra K. 2016. Low genetic variability of the edible ormouse (*Glis glis*) in Stolowe Mountains National Park (Poland) – preliminary results. *Mammal Research*, **61**(4): 409–415. <https://doi.org/10.1007/s13364-016-0282-0>
- Niedziałkowska M., Doan K., Górny M., Sykut M., Stefaniak K., Piotrowska N., Jędrzejewska B., Rידush B. et al. 2020. Winter temperature and forest cover have shaped red deer distribution in Europe and the Ural Mountains since the Late Pleistocene. *Journal*

- of *Biogeography*, **48**: 147–159. <https://doi.org/10.1111/jbi.13989>
- Niedziałkowska M., Górny M., Gornia J., Popović D., Baca M., Ratajczak-Skrzatek U., Kovalchuk O., Sykut M. et al. 2024.** Impact of global environmental changes on the range contraction of Eurasian moose since the Late Pleistocene. *Science of the Total Environment*, **957**: 177235. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.177235>
- Niedziałkowska M., Tarnowska E., Ligmanowska J., Jędrzejewska B., Podgórski T., Radziszewska A., Ratajczyk I., Kusza S., Bunevich A.N., Danila G., Shkvyria M., Grzybowski T. and Wóźniak M. 2021.** Clear phylogeographic pattern and genetic structure of wild boar *Sus scrofa* population in Central and Eastern Europe. *Scientific Reports*, **11**: 9680. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88991-1>
- Nuzhnyi N.D., Praslov N.D. and Sablin M.V. 2014.** The first case of confirmation of successful mammoth hunting in Europe (Kostenki 1, Russia). In: G.A. Khlopachev (Ed.). The collection of archaeological sources of the Kunstkamera, 4. MAE RAS, St. Petersburg: 108–117. [In Russian].
- Orlando L., Metcalf J.L., Alberdi M.T., Telles-Antunes M., Bonjean D., Otte M. et al. 2009.** Revising the recent evolutionary history of equids using ancient DNA. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**: 21754–21759. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903672106>
- Panitsina V.A., Bodrov S.Y., Boulygina E.S., Slobodova N.V., Kosintsev P.A. and Abramson N.I. 2023.** In Search of the Elusive North: Evolutionary History of the Arctic Fox (*Vulpes lagopus*) in the Palearctic from the Late Pleistocene to the Recent Inferred from Mitogenomic Data. *Biology*, **12**: 1517. <https://doi.org/10.3390/biology12121517>
- Patton H., Hubbard A., Andreassen K., Auriac A., Whitehouse P.L., Stroeven A.P., Shackleton C., Winsborrow M., Heyman J. and Hall A.M. 2017.** Deglaciation of the Eurasian ice sheet complex. *Quaternary Science Reviews*, **169**: 148–172. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.05.019>
- Patton H., Hubbard A., Andreassen K., Winsborrow M. and Stroeven A.P. 2016.** The build-up, configuration, and dynamical sensitivity of the Eurasian ice-sheet complex to Late Weichselian climatic and oceanic forcing. *Quaternary Science Reviews*, **153**: 97–121. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.10.009>
- Petrova E.A. 2009.** History of magafauna from the Middle – Late Neopleistocene in the Volga – Kama Region. PhD thesis. Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, 23 p. [In Russian].
- Petrova E.A., Burova N.D. and Bessudnov A.A. 2025.** Mammalian fauna of the Upper Palaeolithic site Kostenki 17 (Spitsynskaya) in the context of human hunting and gathering. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **329**(3) (in press).
- Petrova E.A., Voyta L.L., Bessudnov A.A. and Sinityn A.A. 2023.** An integrative paleobiological study of woolly mammoths from the Upper Paleolithic site Kostenki 14 (European Russia). *Quaternary Science Reviews*, **302**: 107948. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2022.107948>
- Plasteeva N.A. and Klementyev A.M. 2017.** Late Pleistocene horse *Equus (Equus) ferus* (Perissodactyla, Equidae) from the Cis-Baikal and Transbaikalia. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **321**(2): 180–198. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2017.321.2.180>
- Plasteeva N.A., Burova N.D. and Kosintsev P.A. 2012.** Cabaloid horses (*Equus ferus* Boddaert, 1785) from Eastern Europe in the end of Late Pleistocene. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, **117**(5): 3–11. [In Russian].
- Plis K., Niedziałkowska M., Borowik T., Lang J., Heddergott M., Tiainen J., Bunevich A., Šprem N. et al. 2022.** Pan-European phylogeography of the European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Ecology and Evolution*, **12**: e8931. <https://doi.org/10.1002/ece3.8931>
- Ponomarev D. and Puzachenko A. 2017.** Changes in the morphology and morphological diversity of the first lower molar of narrow-headed voles (*Microtus gregalis*, Arvicolinae, Rodentia) from northeastern European Russia since the Late Pleistocene. *Quaternary International*, **436**: 239–252. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.05.047>
- Praslov N.D. and Rogachev A.N. (Eds). 1982.** The Palaeolithic of the Kostenki-Borshchevo Region on the Don 1879–1979: results of field investigations. Nauka, Leningrad, 294 p. [In Russian].
- Prilepskaya N.E., Belyaev R.I., Burova N.D., Bachura O.P. and Sinityn A.A. 2020.** Determination of season-of-death and age-at-death by cementum increment analysis of horses *Equus ferus* (Boddaert, 1785) from cultural layer IVa at Upper Paleolithic site Kostenki 14 (Markina Gora) (Voronezh region, Russia). *Quaternary International*, **557**: 110–120. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.05.055>
- Prost S., Knapp M., Fleming J., Hufthammer A.K., Kosintsev P., Stiller M. and Hofreiter M. 2010.** Short communication: a phantom extinction? New insights into extinction dynamics of the Don hare *Lepus tanaiticus*. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**: 2022–2029. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02062.x>
- Pryor A.J.E., Beresford-Jones D.G., Dudin A.E., Ikonnikova E.M., Hoffecker J.F. and Gamble C. 2020.** The chronology and function of a new circular mammoth-bone structure at Kostenki 11. *Antiquity*, **94**(374): 323–341. <https://doi.org/10.15184/aq.2020.7>

- Rabiniak E., Rekovets L., Kovalchuk O., Baca M., Popović D., Strzala T. and Barkaszi Z. 2023. Hares from the Late Pleistocene of Ukraine: a phylogenetic analysis and the status of *Lepus tanaiticus* (Mammalia, Lagomorpha). *Biologia*. <https://doi.org/10.1007/s11756-023-01499-z>
- Reimer P., Austin W., Bard E., Bayliss A., Blackwell P., Bronk Ramsey C., Butzin M., Cheng H. et al. 2020. The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0–55 cal kBP). *Radiocarbon*, **62**: 725–757. <https://doi.org/10.1017/RDC.2020.41>
- Rekovets L.I. 1985. Small mammals of Desna-Dnieper late palaeolithic. Naukova Dumka, Kiev, 166 p. [In Russian].
- Rekovets L.I. and Topachevsky I.V. 1988. Lagomorphs (Lagomorpha, Mammalia) from the late palaeolithic fauna of Mezhirich. *Paleontological digest*, **25**: 56–60. [In Russian].
- Rey-Iglesia A., Pryor A.J.E., Wilson T., Teeter M.A., Margaryan A., Khaskhanov R., Le Meillour L., De Jager D., Troché G.B., Welker F., Szpak P., Dudin A.E. and Lorenzen E.D. 2025. Ancient biomolecular analysis of 39 mammoth individuals from Kostenki 11-Ia elucidates Upper Palaeolithic human resource use. *Quaternary Environments and Humans*, **3**(1): 100049. <https://doi.org/10.1016/j.qeh.2024.100049>
- Rogachev A.N. 1957. Multilayered sites of the Kostenki-Borshchevo region on the Don and the question of cultural development during the Upper Palaeolithic on the Russian Plain. *Materials and Studies in the Archaeology of the USSR*, **59**: 10–134. [In Russian].
- Rogachev A.N. 1962. On the Anosovka-Mezin type of Paleolithic dwellings on the Russian Plain. *Brief communications of the Institute of Archeology* **92**: 12–17. [In Russian].
- Rogachev A.N. and Anikovich M.V. 1984. Late Paleolithic of the Russian Plain and Crimea. In P.I. Borisovsky (Ed.). *The Palaeolithic of the USSR. Archaeology of the USSR*, 1. Nauka, Moscow: 162–271. [In Russian].
- Sablin M.V. 1994. Late Pleistocene arctic fox (*Alopex lagopus rossicus*) from Kostenki in Voronezh Region. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **256**: 59–68. [In Russian].
- Sablin M.V. 2013. The arctic foxes from Gbnnersdorf. The faunal remains from Gönnersdorf. Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums, Mainz: 277–280.
- Sablin M.V. 2017. The fauna of large mammals from Eli-seevichi 1 site. In G.A. Khlopachev (Ed.). *Kamennyy vek Rossiysko-Beloruskogo porubezh'ya*. MAE RAN, Saint Petersburg: 21–45. [In Russian].
- Sablin M.V. and Kuzmina I.E. 1992. Late Pleistocene reindeer from the Upper Don. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **246**: 72–80. [In Russian].
- Sablin M.V., Burova N.D. and Petrova E.A. 2018. Horses and ancient people: zooarchaeological investigation of Muhkai 2a. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **322**(3): 333–356. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2018.322.3.333>
- Sedov S.N., Sinitsyn A.A., Lev S.Yu., Bessudnov A.A., Bessudnov A.N., Sycheva S.A., Romanis T.V., Sheinkmann V.S. and Korkka M.A. 2022. Paleosols of the Upper Palaeolithic sites in the East European Plain reflect the environmental fluctuations of centennial to millennial scale during MIS 3 and MIS 2. *Geomorphology*, **53**(5): 69–77. <https://doi.org/10.31857/S0435428122050157>
- Sergin V.Ya. 2019. Dwellings or sanctuaries? *Stratum plus*, **1**: 99–110. [In Russian].
- Sharko F., Slobodova N., Boulygina E., Cheprasov M., Gladysheva-Azgari M., Tsygankova S., Rastorguev S., Novgorodov G., Boeskorov G., Grigorieva L., Hwang W.S., Tikhonov A. and Nedoluzhko A. 2023. Ancient DNA of the Don-hares assumes the existence of two distinct mitochondrial clades in Northeast Asia. *Genes*, **14**: 700. <https://doi.org/10.3390/genes14030700>
- Sinitsyn A.A. 2015. Perspectives on the Palaeolithic of Eurasia: Kostenki and related sites. In: N. Sanz (Ed.). *Human Origin Sites and the World Heritage Convention in Eurasia*. UNESCO, Paris and Mexico City: 163–189.
- Sinitsyn A.A. 2017. Kostenki 14 (Markina gora). In: N.E. Chalykh (Ed.). *Archaeological research in the Central Chernozem region 2016*. Novyy vzglyad, Liptsk: 66–69. [In Russian].
- Sinitsyn A.A., Hoffecker J.F., Sinitsyna G.V., Spiridonova E.A., Guskova E.G., Forman S., Ocherednoi A.K., Bessudnov A.A., Mironov D.C. and Reynolds B. 2004. Kostenki 14 (Markina gora). In: M.V. Anikovich and N.I. Platonova (Eds). *Kostenki and the Early Upper Paleolithic of Eurasia: general trends, local developments*. Istoki, Voronezh: 39–59. [In Russian].
- Sinitsyn A.A., Stepanova K.N. and Petrova E.A. 2019. New direct evidence of mammoth hunting from Kostenki. *Prehistoric Archaeology. Journal of Interdisciplinary Studies*, **1**: 147–156. [In Russian]. <https://doi.org/10.31600/2658-3925-2019-1-149-158>
- Smith S., Sandoval-Castellanos E., Lagerholm V.K., Napierala H., Sablin M., Von Seth J., Fladerer F.A., Germonpré M., Wojtal P., Miller R., Stewart J.R. and Dalén L. 2017. Nonreceding hare lines: genetic continuity since the Late Pleistocene in European mountain hares (*Lepus timidus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, **120**(4): 891–908. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw009>
- Sokolov I.I. and Rashek V.L. 1961. The development of teeth and skull as indices of age in *Saiga tatarica*.

- Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, **66**(6): 77–98. [In Russian].
- Spiridonova E.A. 2002.** Palynological examination of the age of sediments in the stratigraphic column of the site of Kostenki 14 (Markina Gora). In: A.A. Sinitsyn, V.Ya. Sergin and J.F. Hoffeker (Eds). Features of the development of the Upper Paleolithic of Eastern Europe. Kostenki in the context of the Paleolithic of Eurasia **1**. IHMC RAS, St. Petersburg: 237–246.
- Street M. and Turner E. 2013.** The faunal remains from Gönnersdorf. Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums, Mainz, 357 p.
- Svistun V.I. 1968.** Fauna of Late Anthropogene mammals of the Romankovo alluvial locality. *Natural setting and past fauna*, **4**: 3–56. [In Russian].
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.G. and Cosson J.F. 1998.** Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, **7**: 453–464. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x>
- Tarroux A., Berteaux D. and Bêty J. 2010.** Northern Nomads: Ability for Extensive Movements in Adult Arctic Foxes. *Polar Biology*, **33**: 1021–1026. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0780-5>
- Tatarinov K.A. 1966.** Pleistocene Vertebrates of Podolia and Sub-Carpathians. *Bulletin of the Commission for Quaternary Research Academy of Sciences USSR*, **32**: 51–62. [In Russian].
- Urantowka A.D., Krocak A. and Mackiewicz P. 2017.** The influence of molecular markers and methods on inferring the phylogenetic relationships between the representatives of the Arini (parrots, Psittaciformes), determined on the basis of their complete mitochondrial genomes. *BMC Ecology and Evolution*, **17**: 166. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1012-1>
- Van Asperen E.N. 2010.** Ecomorphological adaptations to climate and substrate in late Middle Pleistocene caballoid horses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **297**: 584–596. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.09.007>
- Van Asperen E.N., Stefaniak K., Proskurnyak I. and Ridush B. 2012.** Equids from Emine-Bair-Khoshar Cave (Crimea, Ukraine): co-occurrence of the stenonid *Equus hydruntinus* and the caballoid *E. ferus latipes* based on skull and postcranial remains. *Palaeontologia Electronica*, **15**(1): 5A. <https://doi.org/10.26879/280>
- Van Ballenberghe V., Erickson A.W. and Byman D. 1975.** Ecology of the timber wolf in Northeastern Minnesota. *Wildlife Monographs*, **43**: 3–43.
- Van Valkenburgh B. 1988a.** Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology*, **14**(2): 155–173. <https://doi.org/10.1017/S0094837300011891>
- Van Valkenburgh B. 1988b.** Incidence of tooth breakage among large, predatory mammals. *The American Naturalist*, **131**(2): 291–302. <https://doi.org/10.1086/284790>
- Van Valkenburgh B. 1991.** Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology*, **17**(4): 340–362. <https://doi.org/10.1017/S0094837300010691>
- Van Valkenburgh B. 2007.** Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. Annual Meeting of the Society for Integrative and Comparative Biology (3–7 January 2007, Phoenix, Arizona, USA). Oxford University Press, Oxford: 1–17. <https://doi.org/10.1093/icb/icom016>
- Van Valkenburgh B. and Koepfli K.-P. 1993.** Cranial and dental adaptations to predation in canids. In: N. Dunstone and M.L. Gorman (Eds). Mammals as Predators. Symposia of the Zoological Society of London, **65**. Oxford University Press, London: 15–37. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198540670.003.0002>
- Vasil'ev S.K. 2005.** Deer (Genera Megaloceros, Cervus, Alces) of the Late Pleistocene of the Novosibirsk Priobye. *Fauna of the Urals and Siberia in the Pleistocene and Holocene*, **4**: 89–112. [In Russian].
- Velichko A.A., Pisareva V.V., Sedov S.N., Sinitsyn A.A. and Timireva S.N. 2009.** Paleogeography of Kostenki 14 (Markina gora). *Archaeology, Ethnology & Anthropology of Eurasia*, **37**: 25–50. <https://doi.org/10.1016/j.aeae.2010.02.002>
- Vereshchagin N.K. and Kuzmina I.E. 1977.** Remains of mammals from Paleolithic site on the Don and Desna Rivers. *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Science*, **72**: 77–110. [In Russian].
- Vershinina A.O., Heintzman P.D., Froese D.G., Zazula G., Cassatt-Johnstone M., Dalen L., Der Sarkissian C., Dunn S.G., Ermini L., Gamba C. et al. 2021.** Ancient horse genomes reveal the timing and extent of dispersals across the Bering Land Bridge. *Molecular Ecology*, **23**: 6144–6161. <https://doi.org/10.1111/mec.15977>
- Vinogradov B.S. 1937.** Jerboas. Publishing house of the USSR Academy of Sciences, Moscow–Leningrad, 197 p. [In Russian].
- Von den Driesch A. 1976.** A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin*, **1**: 1–136.
- Weinstock J. 2002.** Environment, body size and sexual dimorphism in late glacial reindeer. In: D. Ruscillo (Ed.). Recent advances in ageing and sexing animal bones. Oxbow Books, Oxford: 246–252.
- Weinstock J., Willerslev E., Sher A., Tong W., Ho S.Y.W., Rubenstein D. et al. 2005.** Evolution, systematics, and phylogeography of Pleistocene horses in the new world: a molecular perspective. *PLOS Biology*, **3**: 241. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030241>
- Westerman M., Krajewski C., Kear B.P., Meehan L., Meredith R.W., Emerling C.A. and Springer M.S. 2016.** Phylogenetic relationships of dasyuromorphian marsu-

- pials revisited. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **176**(3): 686–701. <https://doi.org/10.1111/zoj.12323>
- Wilczyński J., Wojtal P., Robličková M., Oliva M. 2015.** Dolní Věstonice I (Pavlovian, the Czech Republic) – results of zooarchaeological studies of the animal remains discovered on the campsite (excavation 1924–52). *Quaternary International*, **379**: 58–70. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.05.059>
- Wojtal P. and Wilczyński J. 2015.** Zooarchaeological studies of large mammal remains from Kraków Spadzista site-trench C2 and trench E1 (2011–2012 excavations). In: J. Wilczyński, G. Haynes and P. Wojtal (Eds). A Gravettian site in Southern Poland, Kraków Spadzista. ISEA PAS, Krakow: 93–111.
- Zheltova M.N., Burova N.D., Zaretskaya N.E., Zaitseva G.I. and Sementsov A.A. 2021.** “Hare Tracks” in the Upper Palaeolithic in the centre of the East-European Plain (an overview). *Quaternary International*, **587–588**: 310–325. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.10.017>