

ЗАПИСКИ ИИМК РАН



ББК 63.4

Записки Института истории материальной культуры РАН. СПб.: ИИМК РАН, 2020. № 22. 220 с.

ISSN 2310-6557

Transactions of the Institute for the History of Material Culture RAS. St. Petersburg: IHMC RAS, 2020. No. 22. 220 p.

Редакционная коллегия: В. А. Лапшин (гл. редактор), В. А. Алёшкин, С. В. Белецкий, М. Ю. Вахтина, Ю. А. Виноградов, Л. Б. Вишняцкий, М. Т. Кашуба, Л. Б. Кирчо (заместитель гл. редактора), А. К. Очердной, С. А. Кулаков

Editorial board: V. A. Lapshin (editor-in-chief), V. A. Alekshin, S. V. Beletsky, M. Yu. Vakhtina, Yu. A. Vinogradov, L. B. Vishnyatsky, M. T. Kashuba, L. B. Kircho (deputy editor), A. K. Otcherednoi, S. A. Kulakov

Издательская группа: Л. Б. Кирчо, В. Я. Стёганцева, Е. В. Новгородских
Publishing group: L. B. Kircho, V. Ya. Stegantseva, E. V. Novgorodskikh

В № 22 «Записок ИИМК РАН» публикуются материалы к научной биографии выдающегося исследователя раннего палеолита В. П. Любина, а также исследования в области гуманитарных и естественных наук о древнейшем человеке. Представлены работы археологов, палеозоологов и антропологов, изучающих самые ранние памятники каменного века, преимущественно на территории Кавказа и Переднего Востока.

Издание адресовано археологам, культурологам, историкам, музеоведам, студентам исторических факультетов вузов.

The 22nd issue of the “Transactions of IHMC RAS” presents papers centering on the research biography of the outstanding Paleolithic scholar V. P. Lyubin, as well as archaeological and natural science studies in the field of early prehistory. The volume consists of the papers written by archaeologists, paleozoologists and paleoanthropologists who study the earliest Stone Age sites in the Caucasus and the Middle East.

The volume is intended for archaeologists, anthropologists, paleozoologists, culturologists, historians, museum workers, and students of historical faculties.

СОДЕРЖАНИЕ

ИЗ ИСТОРИИ НАУКИ

ВАСИЛИЙ ПРОКОФЬЕВИЧ ЛЮБИН: УЧЕНЫЙ И ЧЕЛОВЕК

<i>С. А. Васильев.</i> Век Любина: поиски древнейшего человека в Евразии и Африке	7
<i>В. П. Любин.</i> Страницы воспоминаний	19
<i>Е. В. Беляева.</i> Век Любина в архивных фотоматериалах	29
<i>Л. М. Всевиов.</i> Век Любина в библиографии (список печатных работ В. П. Любина)	38
<i>Е. В. Беляева.</i> История исследований ашеля в Армении и вклад В. П. Любина	55
<i>М. В. Константинов.</i> В. П. Любин, Забайкалье и LGM.....	70

СТАТЬИ

НОВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПАЛЕОЛИТА ЕВРАЗИИ

<i>С. А. Кулаков.</i> Ранний палеолит Кавказа: современное состояние изучения	76
<i>Д. В. Ожерельев, В. Г. Трифонов, Х. Челик, Я. И. Трихунков.</i> Новые свидетельства раннего палеолита в горных системах Восточной Анатолии и Малого Кавказа.....	99
<i>Ю. Э. Демиденко.</i> Главный Кавказский хребет и передвижения людей в среднем палеолите и раннем верхнем палеолите по Большому Кавказу	128

НОВЫЕ ЕСТЕСТВЕННО-НАУЧНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПАЛЕОЛИТУ ЕВРАЗИИ

<i>С. А. Несмеянов.</i> Проблема использования микрофациального анализа при изучении кавказских древнепалеолитических пещерных памятников	142
<i>Г. Ф. Барышников.</i> Кударский пещерный медведь: эволюция, тафономия, вымирание	158
<i>М. В. Саблин.</i> Фауна местонахождения Мухкай 2.....	176
<i>М. М. Герасимова.</i> Палеоантропологическая находка на верхнепалеолитической стоянке Маркина Гора (Костёнки-14). Факты и интерпретации.....	187
<i>С. В. Васильев, С. Б. Боруцкая.</i> Морфология и таксономия древнейшего человека из Дманиси	204
Список сокращений	216

CONTENTS

FROM THE HISTORY OF SCIENCE

VASILY PROKOFIEVICH LYUBIN: THE SCHOLAR AND THE PERSON

<i>S. A. Vasiliev</i> . Lyubin's century: the search for the earliest Man in Eurasia and Africa.....	7
<i>V. P. Lyubin</i> . Pages of memories	19
<i>E. V. Belyaeva</i> . Lyubin's century in archive photographs.....	29
<i>L. M. Vsevirov</i> . Lyubin's century in bibliography (list of Lyubin's publications).....	38
<i>E. V. Belyaeva</i> . History of Acheulean studies in Armenia and V. P. Lyubin's contribution.....	55
<i>M. V. Konstantinov</i> . V. P. Lyubin, Transbaikalia and LGM	70

RESEARCH PAPERS

NEW STUDIES IN THE PALEOLITHIC OF EURASIA

<i>S. A. Kulakov</i> . Early Paleolithic of the Caucasus: the current status of research.....	76
<i>D. V. Ozherelyev, V. G. Trifonov, H. Çelik, Ya. I. Trikhunkov</i> . New evidence on the Early Paleolithic in the mountain systems of Eastern Anatolia and the Caucasus Minor.....	99
<i>Yu. E. Demidenko</i> . The Greater Caucasus range and human population movements within the Great Caucasus during the Middle Paleolithic and Early Upper Paleolithic.....	128

NEW NATURAL-SCIENCE CONTRIBUTIONS TO THE STUDY OF THE PALEOLITHIC OF EURASIA

<i>S. A. Nesmeyanov</i> . Problems associated with the use of microfacies analysis in the study of the Caucasian Early Paleolithic cave sites	142
<i>G. F. Baryshnikov</i> . Kudaro cave bear: evolution, taphonomy, extinction.....	158
<i>M. V. Sablin</i> . Fauna of the Mukhkai 2 site.....	176
<i>M. M. Gerasimova</i> . Paleoanthropological find from the Upper Paleolithic site of Markina Gora (Kostenki-14): facts and interpretations	187
<i>S. V. Vasilyev, S. B. Borutskaya</i> . Morphology and taxonomy of the oldest man from Dmanisi	204
List of abbreviations	216

КУДАРСКИЙ ПЕЩЕРНЫЙ МЕДВЕДЬ: ЭВОЛЮЦИЯ, ТАФНОМИЯ, ВЫМИРАНИЕ¹

Г. Ф. БАРЫШНИКОВ²

Ключевые слова: *пещерные медведи, Ursus, палеолит, Кавказ, тафномия, эволюция, вымирание, охота.*

Рассмотрены результаты изучения пещерных медведей Кавказа, которые позволяют выделить самостоятельный вид *Ursus kudarensis*. Его эволюция происходила параллельно таковой пещерных медведей Европы. Тафномический анализ скелетных остатков медведей в палеолитических слоях пещер Кударо 1 и Кударо 3 свидетельствует о естественном характере их накопления в пещерных отложениях, без заметного участия палеолитических охотников. Вымирание пещерных медведей связано с расселением человека современного анатомического облика и усилением его активности, в результате которых на Кавказе уменьшилась для пещерных медведей возможность поиска безопасных для зимовки скальных убежищ.

DOI: 10.31600/2310-6557-2020-22-158-175

Введение

Пещерные медведи были широко распространены в плейстоцене Евразии от Западной Европы до северо-восточной Сибири и Корейского п-ова (Барышников 2007). Их скелетные остатки образуют многотысячные скопления во многих европейских и кавказских пещерах, нередко в совместном залегании с каменными изделиями раннего и позднего палеолита. Это делает пещерных медведей важной модельной группой для изучения палеоэкологических событий ледниковых и межледниковых эпох и для изучения мегафаунистических вымираний, в том числе для выяснения роли древнего человека в этом процессе.

Эволюция пещерных медведей исследовалась с применением широкого спектра различных инструментов и методик: от морфометрии (Figueirido et al. 2009; Grandal-d'Anglade, Lopez-Gonzalez 2004; Baryshnikov, Puzachenko 2011; 2017; van Heteren et al. 2009; 2016) до изотопного (Richards et al. 2008; Bocherens et al. 2011b; 2014b) и генетического анализов (Orlando et al. 2002; Noonan et al. 2005; Dabney et al. 2013;

¹ Исследование выполнено в рамках федеральной темы лаборатории териологии Зоологического института РАН № АААА-А19-119032590102-7, при финансовой поддержке РФФИ, проект № 16-04-00399-а и программы «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов» (подпрограмма I «Развитие жизненных и биосферных процессов»).

² Лаборатория териологии, Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, 199034, Россия.

Stiller et al. 2014), абсолютного датирования (Pacher, Stuart 2008; Baca et al. 2016; Terlato et al. 2018) и изучения микроповреждений зубной эмали (Peigné et al. 2009), что дало обильную информацию по их морфологии, таксономии, генетическому разнообразию, времени исчезновения, а также по их питанию и образу жизни (Кнарр 2018).

Новые возможности для понимания эволюции пещерных медведей дали палеонтологические сборы при проведении археологических раскопок ныне знаменитых кударских пещер на Кавказе. Открытые В. П. Любиным и комплексно изученные под его руководством кударские пещерные палеолитические стоянки содержат обильные ископаемые остатки крупных млекопитающих, из которых около $\frac{3}{4}$ приходится на медвежьи кости и зубы. Благодаря этим работам на Кавказе была установлена новая ветвь в эволюции пещерных медведей (Кнарр et al. 2009).

Пещеры Кударо 1 и Кударо 3 расположены на южном склоне Главного Кавказского хребта в Южной Осетии (42°31' с. ш., 43°38' в. д.) на высоте около 1600 м н. у. м. Пещеры находятся вблизи друг от друга, Кударо 3 лежит немного ниже по склону. Их отложения содержат раннепалеолитическую каменную индустрию (Любин 1998).

В пещере Кударо 1 были выделены пять культурных слоев, в том числе ашельский слой 5 (разделенный на подслои 5а, 5б и 5в) и мустьерские слои 3–4, а также эрозионная линза X между ними, включающая смешанный археологический материал. Для базальной части среднеплейстоценовых отложений радиотермолюминесцентным методом были получены даты $360\,000 \pm 90\,000$ л. н. (RTL-379) для слоя 5в и $350\,000 \pm 70\,000$ л. н. (RTL-373) для слоя 5б. Мустьерский подслой 3а был датирован радиоуглеродным методом $44\,150 \pm 2400/1850$ л. н. (Gr-6079) (Там же).

В пещере Кударо 3 зарегистрированы восемь слоев, из которых слои 5–8 — ашельские, а слои 3–4 — мустьерские (Там же). Данные геоморфологии показывают, что пещера Кударо 3 стала доступной для посещения приблизительно на 50–100 тыс. л. позднее, чем пещера Кударо 1 (Несмеянов 1999). Для зоны размытого контакта ашельских и мустьерских отложений получены две RTL-даты: $252\,000 \pm 51\,000$ и $245\,000 \pm 49\,000$ л. н. (Любин 1998). Как и в пещере Кударо 1, предполагается значительный временной перерыв в пещерном осадконакоплении между ашельскими и мустьерскими напластованиями. Медвежьи кости из слоя 3 датированы тремя радиоуглеродными AMS датами: $> 41\,600$ (OxA-19611), $47\,900 \pm 2500$ (OxA-19612) и $47\,700 \pm 1800$ (OxA-19613) (Baryshnikov 2011).

Тщательные раскопки пещерных отложений позволили стратифицировать почти весь собранный ископаемый материал, кроме разведочных шурфов и осыпи разрезов. Более того, костный материал привязан к участкам пещерных полостей, вскрытых в разные годы, что дает возможность проследить планиграфическое распределение медвежьих остатков. Особенно важно это для пещеры Кударо 1, имеющей в плане Y-образную форму; здесь от центральной камеры лучеобразно расходятся три галереи: восточная и южная, имеющие входные отверстия, и темная.

Эволюция

Время появления морфологических признаков, характерных для линии пещерных медведей, еще дискутируется. Одни исследователи считают, что они обнаружены впервые у *Ursus dolinensis* из раннеплейстоценовой стоянки Гран Долина

в Атапуэрке (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca) в Испании (García, Arsuaga 2001), имеющей возраст 800 тыс. л. н. (Markova, Vislobokova 2016). Вид был зарегистрирован также на стоянке Тринчера (Trinchera Elefante) в Атапуэрке (Carbonell et al. 2008) и в местонахождении Унтермассфельд (Untermassfeld) в Германии (García 2004; Kahlke et al. 2006), возрастом около 900 тыс. л. н. (Markova, Vislobokova 2016). Другие исследователи относят ранних европейских медведей, включая находки из Атапуэрки, Унтермассфельда и из местонахождения Дойтч-Альтенбург (Deutsch-Altenburg 4A) в Австрии, к виду *U. suessenbornensis* Soergel, 1926 и сближают его с линией арктоидных медведей, включающей современного бурого медведя *U. arctos* Linnaeus, 1758 (Rabeder et al. 2010).

Обильная ископаемая летопись в Европе и прилежащих частях Азии показывает, что эволюция спелеоидных медведей шла через среднеплейстоценовый вид *U. deningeri* von Reichenau, 1904, описанный из местонахождения Мосбах (Mosbach) в Германии, от которого произошел позднеплейстоценовый европейский *U. spelaeus* Rosenmüller, 1794 (Kurtén 1976). На основе морфометрических и генетических данных позднеплейстоценовые пещерные медведи *U. spelaeus* s. l. описывались как один полиморфный вид с многочисленными подвидами (Барышников 2007; Baryshnikov, Puzachenko 2011) или как комплекс отдельных репродуктивно изолированных видов (Hofreiter et al. 2004; Rabeder et al. 2004; Rabeder, Hofreiter 2004).

Традиционно большого пещерного медведя из позднего плейстоцена Кавказа относили к европейскому виду *U. spelaeus* (Верещагин 1959; Kurtén 1976), однако анализ зубной морфологии в сборах из кударских пещер показал, что кавказский пещерный медведь обладает признаками, сближающими его с *U. deningeri*. Мною были описаны два стратиграфически сменяющих друг друга хроноподвида: *U. deningeri praekudarensis* (Baryshnikov, 1998) по находкам из среднеплейстоценовых отложений в пещере Кударо 1 (слои 5а, 5б и 5в) и *U. deningeri kudarensis* Baryshnikov, 1985 по костному материалу из верхнеплейстоценовых слоев 3–4 в пещере Кударо 3 (Baryshnikov 1998). Медведи из ашельских слоев в пещере Кударо 3, как выяснилось, имеют щечные зубы промежуточного строения (Барышников, Пузаченко 2019). Однако исследование морфологии верхних резцов показало их сходство с резцами медведей позднеплейстоценового подвида (Baryshnikov et al. 2019).

Генетические и морфологические материалы поддерживают дифференциацию трех главных клад позднеплейстоценовых пещерных медведей (рис. 1): *U. spelaeus* s. str., *U. kanivetz* Vereshchagin, 1973 (= *ingressus* Rabeder et al. 2004) и *U. kudarensis* Baryshnikov, 1985 (Baryshnikov 1998; Hofreiter et al. 2004; Knapp et al. 2009; Stiller et al. 2010; Baryshnikov, Puzachenko 2017). Ареал *U. spelaeus* s. str. занимал всю Западную Европу, его изолированный участок выявлен на Алтае; вид *U. kanivetz* (= *ingressus*) обнаружен в Восточной Европе и на Урале. *U. kudarensis* был найден на Кавказе и в районе реки Адыча в Восточной Сибири. В соответствии с морфологическими данными анализ митохондриальной ДНК подтвердил, что линия *U. kudarensis* обособилась раньше других генетических клад (Knapp et al. 2009).

Одна из наиболее ранних последовательностей митохондриальной ДНК была получена от среднеплейстоценового пещерного медведя из местонахождения Сима (Sima de los Huesos) в Атапуэрке (Dabney et al. 2013). Молекулярный возраст находки оценивается приблизительно в 400 тыс. л. н. На основе скелетной морфологии медведь был определен как *U. deningeri* (García et al. 1997). Этот вид на полученном

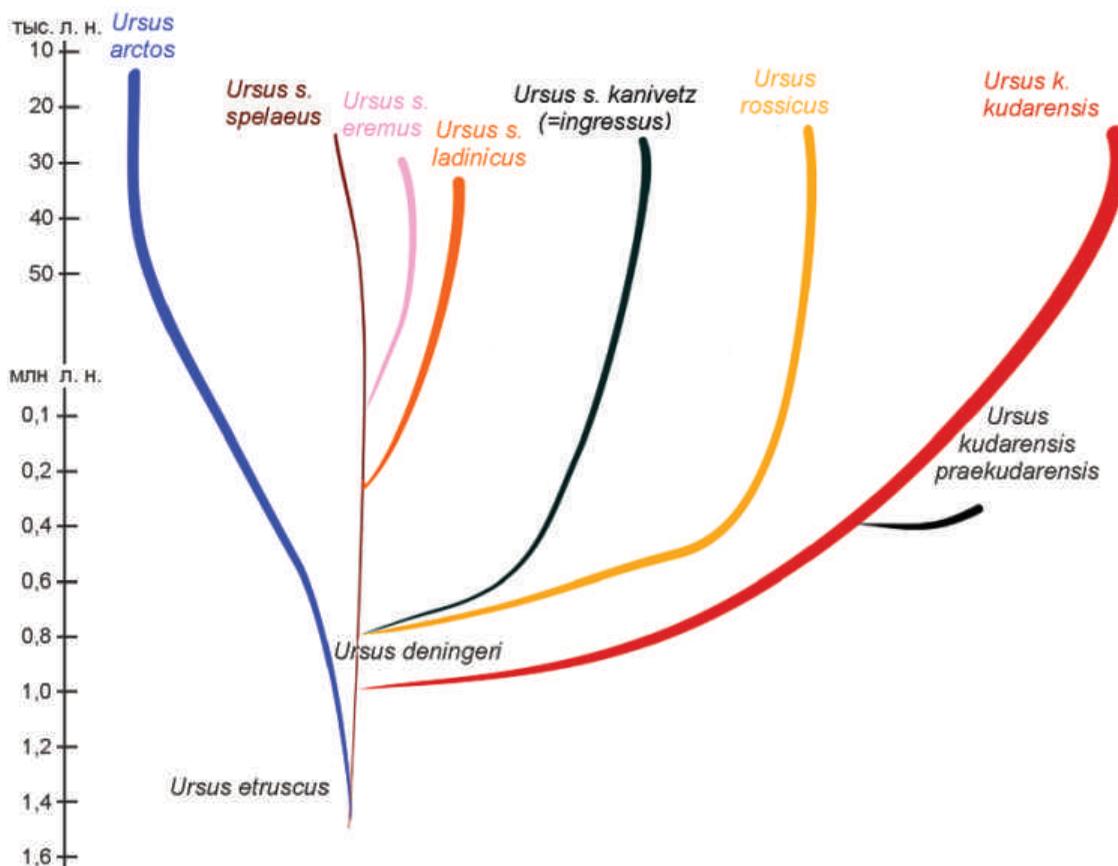


Рис. 1. Схема филогенетических связей таксонов пещерных медведей

Fig. 1. Scheme of phylogenetic relations within *Ursus spelaeus*

филогенетическом дереве ответвляется еще до дивергенции *U. spelaeus* и *U. kanivetz* (= *ingressus*), но позднее, чем произошло обособление клады позднеплейстоценового *U. kudarensis*, убедительно поддерживая гипотезу о том, что последний представляет самостоятельную ветвь в эволюции пещерного медведя (Dabney et al. 2013).

Видовой статус какой-либо из линий пещерных медведей невозможно установить только на основе митохондриальных данных, но этому может помочь привлечение дополнительной информации (Кнарр 2018). Так, имеется доказательство совместного сосуществования *U. spelaeus* и *U. kanivetz* (= *ingressus*) в течение 15 000 лет в высокогорном регионе Австрии без какого-либо очевидного перетекания генов (Hofreiter et al. 2004), что позволяет предполагать репродуктивную изоляцию между медведями этих линий. Если *U. spelaeus* и *U. kanivetz* (= *ingressus*) ведут себя как самостоятельные виды, то значительно ранее дивергировавший от общего ствола *U. kudarensis* тем более заслуживает видовой статуса, как это уже предлагалось (Rabeder et al. 2010). Генетические построения поддержаны результатами морфометрического анализа с использованием методов многомерной статистики, выполненного для черепов и метаподиальных костей пещерных медведей и показавшего своеобразие *U. kudarensis* (Baryshnikov, Puzachenko 2011; 2017).

Кударский пещерный медведь на Кавказе был определен по генетическим данным из пещер Кударо 3, Осенняя на черноморском побережье и Ховк в Армении

(Knapp et al. 2009). Идентификация по зубной морфологии расширяет этот список: *U. kudarensis* отмечен мною в Кударо 1, на стоянках Малая Воронцовская, Ахштырская в районе Сочи и Мачагуа в Абхазии. На Северном Кавказе находки вида редки и приурочены к бассейну р. Кубань (пещеры Матузка и Мезмайская).

Т. Торрес, изучавший ископаемый материал из пещеры Азых (Азох) в Нагорном Карабахе, не согласился с моим определением кавказского пещерного медведя и отнес находки из Азыха к среднеплейстоценовому *U. spelaeus* (Van der Made et al. 2016). Действительно, у *U. kudarensis* есть некоторые черты зубной морфологии, напоминающие таковые у *U. spelaeus*. Однако *U. kudarensis*, эволюционировавший параллельно с *U. spelaeus*, скорее всего, независимо приобрел сходные признаки специализации зубного аппарата к потреблению преимущественно грубых растительных кормов. Вегетарианство *U. kudarensis* подтверждает анализ стабильных изотопов, содержащихся в ископаемых медвежьих костях из пещеры Кударо 3 (Vocherens et al. 2014a).

Тафономия

Находка костей пещерных медведей в совместном залегании с каменными изделиями в кударских пещерах поднимает вопрос о том, могут ли эти скелетные остатки свидетельствовать о добыче зверей древним человеком. Если охота на медведей подтверждается свидетельствами утилизации животных, обнаруженными на европейских стоянках позднего палеолита (например, Wojtal 2007), то способность неандертальцев и более ранних гоминин регулярно охотиться на пещерных медведей продолжает дебатироваться.

Так, совместное нахождение медвежьих костей и раннепалеолитических каменных орудий в пещерах было принято за доказательство такой охоты (Любин, Барышников 1985). Выдвигались, однако, и важные аргументы, поддерживающие точку зрения о естественной природе медвежьих костных образований в пещерах, несмотря на присутствие там археологических находок (Stiner 1999; Барышников 2012). Зооархеологический анализ костного скопления из раннепалеолитической стоянки в Треугольной пещере на Северном Кавказе показал, что его формирование могло происходить без активного участия человека (Hoffecker et al. 2003). Было высказано также мнение, что неандертальцы не охотились на пещерных медведей (Дороничева 2016). Другие исследования, напротив, подтверждают возможность такой охоты на бурых и пещерных медведей (Auguste 2003; Miracle 2007; Romandini et al. 2018).

В продолжение дебатов о взаимоотношениях пещерных медведей и древних людей я представляю здесь результаты нового тафономического анализа медвежьих костей из кударских пещер.

Число остатков. Из плейстоценовых отложений пещеры Кударо 1 было извлечено около 22 500 пригодных для определения костных остатков крупных млекопитающих, главным образом кударского пещерного медведя. На его долю приходится 62 % всей остеологической коллекции в восточной галерее и в центральной камере и 81 % в расположенной дальше от входа темной галерее. Такое распределение указывает на тяготение медведей к самым удаленным и темным участкам пещерного пространства, где звери, вероятно, чувствовали себя в большей безопасности при устройстве зимних берлог.

В пещере Кударо 3, имеющей вид узкого тоннеля, было собрано около 18 000 костных фрагментов крупных млекопитающих. Из них на долю кударского пещерного медведя в ашельских уровнях приходится 88 %, в мустьерских уровнях — 74 %. Костное скопление в пещере Кударо 3, следовательно, сформировано почти целиком пещерными медведями.

В ашельских уровнях пещеры Кударо 1 обнаружено около 5000 каменных изделий, в мустьерских уровнях их число уменьшается до 150. В пещере Кударо 3 найдено меньше каменных артефактов: 90 изделий в ашельских слоях и около 200 — в мустьерских (Любин 1989; 1998).

Сравнение числа костных остатков пещерного медведя и числа палеолитических артефактов не показывает причинной связи между ними: медвежьи остатки обильны в обеих кударских пещерах, хотя пещеры заметно различаются по количеству каменной индустрии. Следовательно, накопление медвежьих костей в пещерах происходило преимущественно естественным путем, без участия палеолитических охотников.

Раздробленность. Обе кударские пещеры заметно различаются по степени раздробленности костного материала. В пещере Кударо 3, где обнаружено меньше каменных изделий, найдено пять черепов кударского медведя, в пещере Кударо 1 — лишь один череп и еще два крупных черепных фрагмента. В пещере Кударо 3 встречено 30 целых трубчатых костей взрослых животных, а в пещере Кударо 1 — лишь девять костей. Эти данные показывают, что костный материал в пещере Кударо 1 сильнее фрагментирован. Можно подумать, что такая фрагментация связана с хозяйственной деятельностью древних людей, однако нет надежных свидетельств искусственного раскалывания костей.

В пещере Кударо 1 наибольшее число ашельских изделий приходится на слой 5аб. В этом слое нет целых медвежьих костей. Бедренные кости либо сломаны в области диафиза, как это бывает от давления пещерных отложений, либо концы костей обгрызены хищниками или дикобразами. Нет фрагментов трубчатых костей со спиральным характером излома, который образуется при расщеплении свежей кости. Только небольшие обломки похожи на результат дробления костей.

Важным фактором фрагментации костей, лежавших на щебенчатом пещерном полу, было их вытаптывание при посещении пещер различными визитерами, в том числе самими медведями, вес которых достигал 500 кг. Продвигаясь по узким пещерным коридорам, звери наступали на останки погибших ранее зверей, сдвигали их в сторону и ломали кости. Поэтому черепа и длинные кости лучше сохранялись на пристенных участках или в нишах, создавая иллюзию их намеренного захоронения в древности. При вытаптывании в пещерах могли дробиться не только кости, но и кремневый инвентарь (Кулаков 2017).

Различия в раздробленности костного материала между обеими кударскими пещерами объясняются тем, что более сухая и безопасная (имеющая два входа) пещера Кударо 1 была привлекательнее для медведей, других крупных хищников и для людей, чем пещера Кударо 3. Ее чаще посещали, и поэтому дробление костей, лежавших на пещерном полу, происходило здесь интенсивнее.

Скопления костей. Для слоев 3–4 в пещере Кударо 3 зафиксировано несколько скоплений костей, типичных для естественных пещерных захоронений (см.: Любин 1998: рис. 45). Они представляют собой небольшие нагромождения из черепа



Рис. 2. Череп самца кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*), проломленный в древности в области лба, из мустьерского слоя 4 в пещере Кударо 3. Рядом видна бедренная кость, скорее всего, от того же индивидуума

Fig. 2. Kudaro cave bear (*Ursus kudarensis*) male skull from Mousterian layer 4 of Kudaro 3. The femoral fragment seen nearby appears to belong to the same individual

и трубчатых костей, скорее всего, от одной особи (рис. 2). Нагромождения могли образоваться на месте гибели животного внутри пещерной полости, скорее всего, во время зимнего сна. Позднее кости раздвигались или были разбросаны следующими поколениями медведей, приходивших в пещеру и готовивших себе место для зимней берлоги.

В пещере Кударо 1 таких отчетливых скоплений не обнаружено, но находка в ашельском слое 5в черепов и трубчатых костей предполагает, что они существовали, но затем были разнесены животными или эрозионными процессами.

Набор скелетных элементов. В кударских пещерах найдены все элементы медвежьего скелета, включая подъязычные кости и бакулумы, которые обычно теряются после свежевания туш и их транспортировки. Такой скелетный набор убедительно доказывает, что звери погибали внутри пещерной полости, а не были привнесены извне.

В нижнем ашельском слое 5 в пещере Кударо 1 доминируют изолированные зубы и короткие кости дистальных отделов конечностей, далее по числу следуют кости туловища и головы. Преобладают, следовательно, самые прочные скелетные элементы. В верхнем ашельском слое 5 этой же пещеры встречаемость разных костных фрагментов не меняется, за исключением того, что коротких костей конечностей встречено больше, чем изолированных зубов. В слое 5 пещеры Кударо 3 обнаружено аналогичное соотношение скелетных элементов. Трубчатые кости в ашельских отложениях чаще всего раздроблены, и поэтому их доля в костном скоплении занижена из-за трудности определения фрагментов. Напротив, доля изолированных зубов велика, что связано с разрушением верхних и нижних челюстей.

Иное соотношение частей медвежьего скелета выявлено в мустьерских слоях 3–4 пещеры Кударо 3. Здесь явно доминируют кости туловища (позвонки, ребра, тазовые), затем идут короткие кости конечностей. Очевидно, останки погибших

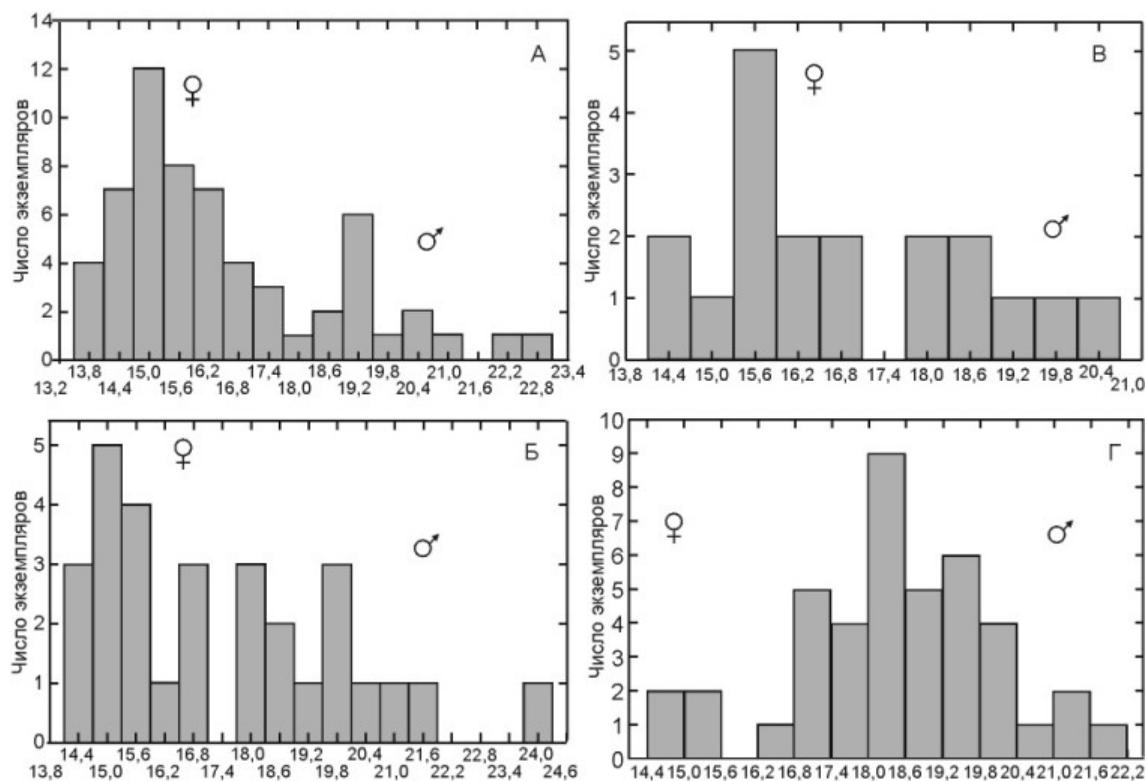


Рис. 3. Изменения соотношения самцов (♂) и самок (♀) кударского медведя (*Ursus kudarensis*) на разных стратиграфических уровнях пещер Кударо 1 (А, Б) и Кударо 3 (В, Г) согласно измерению ширины нижнего клыка (на оси абсцисс, мм)

Fig. 3. Changing ratio between males (♂) and females (♀) of *Ursus kudarensis* at different stratigraphic levels of Kudaro 1 (А, Б) and Kudaro 3 (В, Г), according to the lower canine measurements (abscissa axis, mm)

медведей здесь меньше подвергались воздействию различных падальщиков, меньше растаскивались и разрушались.

Соотношение полов. Как и у бурых медведей, у пещерных медведей самцы были значительно крупнее самок. Особенно отчетливо половые различия проявляются в ширине нижнего клыка, и размерное распределение этого промера используют для выяснения соотношения полов в медвежьей выборке (Kurtén 1955).

В ашельском слое 5в пещеры Кударо 1 преобладают остатки самок (рис. 3). По палинологическим данным, климат в период формирования слоя был теплым, с короткими зимами (Левковская 1980), так что самцы могли не ложиться в берлогу. В слое 5аб этой же пещеры фиксируются холодные климатические фазы, и соотношение между полами выравнивается. Наконец, в пещере Кударо 3 в слоях 3–4, образовавшихся в суровых климатических условиях (Там же), доминируют остатки самцов.

Объяснение изменения в соотношении полов следует искать в поведении медведей. Беременные самки и самки с детенышами у современного бурого медведя (*Ursus arctos*) залегают в пещеру раньше, чем самцы. Так же, вероятно, обстояло дело и у пещерных медведей. Кроме того, медведицы стараются использовать места, удаленные или укрытые от взрослых самцов, которые представляют угрозу для медвежат.

В холодные эпохи зима наступала раньше, и самцы кударского медведя первыми занимали пещеру, а самки были вынуждены уходить и искать безопасную берлогу в других местах, как это установлено для пещер Бельгии (Germonpré 2004). Поэтому в холодные периоды в кударских пещерах накапливались скелеты самцов.

Профиль смертности. Профиль смертности для кударского медведя определялся по степени стертости коронок первых верхних и нижних резцов (I1-2/i1-2) и сохранности корня. Они были распределены условно на четыре возрастные группы: молодые (корня нет), полувзрослые (корень есть, коронка не стертая), взрослые (коронка умеренно стертая) и старые (коронка сильно стертая). На всех уровнях пещеры Кударо 1 преобладают резцы неполовозрелых особей (молодых и полувзрослых).

В ашельском слое 5в больше всего полувзрослых (40 %, n = 336), затем идут молодые (30 %), старые и взрослые. В слое 5аб, где встречено наибольшее число каменных артефактов, также преобладают полувзрослые (40 %, n = 272), а молодые, взрослые и старые группы представлены в равных пропорциях. Наконец, в мустьерских слоях 3–4 полувзрослых около 40 % (n = 92), далее идут старые (32 %), молодые и взрослые.

Выявленное распределение возрастных групп близко к профилю истощения, когда при неблагоприятных условиях умирают преимущественно самые уязвимые к невзгодам животные — молодые и старые. Подобная ситуация возникала, когда медведи погибали в пещере во время зимнего сна. Большой процент погибших неполовозрелых, особенно в ашельских слоях, также напоминает катастрофический профиль. Он формируется в случае охоты хищных зверей на более доступный молодежь. Возможно, что молодые медведи подвергались нападению в берлоге со стороны больших кошек (львов, ягуаров), как это известно для Европы (Bocherens et al. 2011a).

Гибель молодых животных. В пещере Кударо 1 найдено много молочных клыков медвежат. Их можно разделить на две группы. К первой относятся клыки с сохранившимся корнем, которые попали в захоронение от умерших в пещере медвежат. Вторую группу формируют молочные клыки без корня, со следами резорбции. Эта группа ассоциируется с естественной сменой молочных зубов на постоянные, происшедшей во время второй зимовки медвежат, и которая могла быть не связана с их гибелью. В слое 5в пещеры Кударо 1 преобладают клыки медвежат, погибших в первый год своей жизни, в слоях 3–4 той же пещеры больше сохранилось клыков, попавших в отложения при естественной смене зубов.

Помимо молочных зубов в слоях кударских пещер сохранились трубчатые кости неполовозрелых медведей, что позволяет установить приблизительные сроки их гибели. Были изучены плечевые кости медвежат. У них отсутствуют эпифизы или обломаны оба конца, поэтому рассмотрено распределение плечевых костей по ширине диафиза (SD). Оно показало наличие четырех групп, которые условно соотнесены с возрастом животных (рис. 4).

Находки очень маленьких костей в кударских пещерах редки, поскольку они либо полностью истлевали, либо трупы медвежат были съедены падальщиками. Затем наблюдается резкое увеличение числа погибших молодых животных. Его можно связать с повышенной смертностью пещерных медведей в возрасте 3–4 лет, поскольку в таком возрасте современные бурые медведи впервые залегают в берлогу самостоятельно. Это могло вызвать повышение уровня смертности и у пещер-

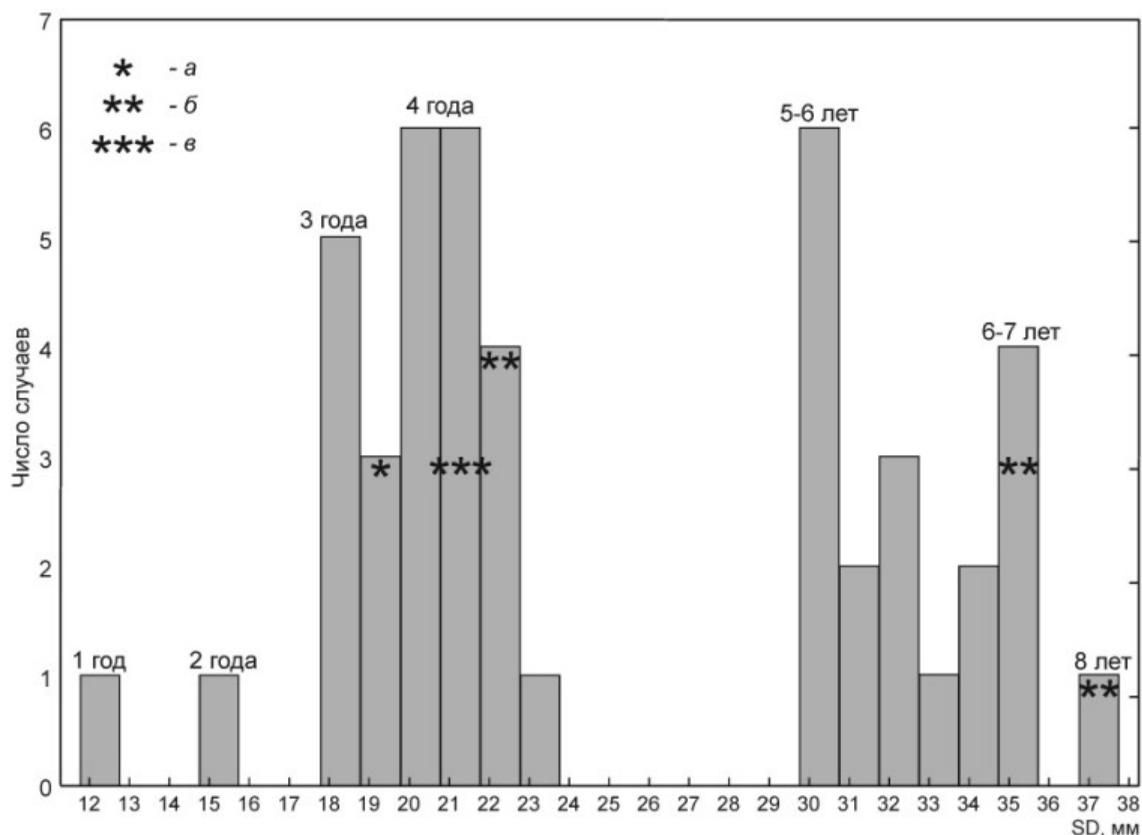


Рис. 4. Распределение плечевых костей молодых кударских медведей (*Ursus kudarensis*) согласно ширине диафиза посередине (SD): а — без обоих эпифизов; б — без дистального эпифиза; в — без проксимального эпифиза

Fig. 4. Mid-diaphyseal width distribution (SD) of the humerus of *Ursus kudarensis*: а — without both epiphyses; б — without distal epiphysis; в — without proximal epiphysis

ных медведей. Следующая возрастная группа отделена значительным промежутком. Эта и последующие группы в кударской коллекции, вероятно, различаются по половому составу. В 5–7 лет в берлогу залегали молодые беременные самки, которые могли погибать при недостатке накопленных на зиму жировых и белковых запасов. Наконец, последнюю группу образуют молодые самцы, которые уже достигли крупных размеров, но еще имели кости с неприсосшими эпифизами. У современного бурого медведя дистальный эпифиз плечевой кости прирастает к 5–6 годам, а проксимальный — к 8–9 годам, при этом у самок этот процесс происходит раньше, чем у самцов (Weinstock 2009).

Повреждения поверхности костей. Фрагменты медвежьих костей в кударской коллекции нередко обиты или несут другие механические повреждения, полученные в процессе их захоронения в пещерных отложениях, насыщенных обломочным материалом. Некоторые костные обломки окатаны текучей водой, другие подвергались воздействию химической и биохимической коррозии.

Следы от зубов крупных хищников редки, в том числе и те, которые предположительно связаны с падальничеством самих медведей. На Кавказе такие повреждения отмечены в Ахштырской пещере (Барышников 2012). В противоположность этому



Рис. 5. Трубочатые кости кударского медведя (*Ursus kudarensis*), погрызенные дикобразами, из пещеры Кударо 3: 1 — слой 4е; 2, 4, 5 — слой 5; 3 — слой 8а

Fig. 5. Porcupine-gnawn tubular bones of *Ursus kudarensis* from the Kudaro 3 cave: 1 — later 4e; 2, 4, 5 — layer 5; 3 — layer 8a

следы погрызов, оставленные резцами дикобразов на медвежьих костях, обычны как в Кударо 1, так и в Кударо 3 (рис. 5). Эти грызуны грызли кости из-за потребности в минеральных веществах, что отмечено и для африканских пещер (Brain 1981). Обилие повреждений от дикобразов свидетельствует о том, что скелеты погибших медведей долгое время оставались непогребенными.

Достоверных следов порезов каменными орудиями на костях в кударских пещерах, указывающих на утилизацию медведей древними гомининами, не выявлено. В противоположность этому в тех пещерных стоянках, где неандертальцы охотились на пещерных и бурых медведей, встречаемость порезов (cut-marks) в остеологической коллекции значительна: она колеблется от 4 % в пещере Крапина (Крапина) в Хорватии (Miracle 2007) до 35 % в пещере Биаш (Biache) во Франции (Auguste 2003). В местах, где регулярные охоты на медведей не отмечены, хотя там были найдены каменные изделия, порезы либо отсутствуют (Ахштырская пещера), либо они единичны (пещера Матузка на Северном Кавказе, пещера Яримбургас в Турции) (Stiner 1999; Varyshnikov, Hoffecker 1994).

В кударских пещерах не встречено обожженных медвежьих костей. Такие кости обнаружены в пещерах в Италии (Rio Secco, Fumane), для которых реконструирована охота неандертальцев на пещерных и бурых медведей (Romandini et al. 2018).

Соотношение числа фаланг. Я обратил внимание на факт, что в ашельских слоях пещер Кударо 1 и Кударо 3 имеется равное соотношение числа вторых и третьих (когтевых) медвежьих фаланг (рис. 6). Однако в мустьерских слоях 3–4 в пещере Кударо 3 вторых фаланг оказалось значительно меньше (особенно в слое 4). Причина этого неясна, поскольку обе фаланги сходны по размеру и прочности. Объяснение можно видеть в том, что при снятии шкуры третья фаланга обычно остается в когтях. Можно предположить, что неандертальцы намеренно приносили в пещеру медвежьи когти или части шкуры с когтями (возможно, с ритуальными целями).

Выводы. Таким образом, имеются разнообразные свидетельства того, что накопление костных остатков кударского пещерного медведя (*U. kudarensis*) происходило естественным путем, преимущественно из-за смерти зверей в зимней берлоге. Останки погибших зверей перемещались и разбрасывались последующими поколениями медведей или различными падальщиками. При этом пещера Кударо 1 активно использовалась самками как родильная камера. Аккумуляция палеолитических изделий и накопление медвежьих костей происходили преимущественно независимо друг от друга: звери и люди, вероятно, посещали пещеры в разное время и с разными целями. Большую часть времени обе пещеры, скорее всего, пустовали, они не были заняты ни древним человеком, ни медведями, ни другими хищниками (например, большими кошками).

Вымирание

Важнейшим фактором вымирания любого вида служит уменьшение его популяционного размера и дробление ареала под влиянием изменений окружающей среды. Для реконструкции изменения динамики численности пещерных и экологически сходных с ними бурых медведей за последние 150 000 лет был проведен анализ митохондриальной ДНК обоих видов (Stiller et al. 2014). Этот анализ

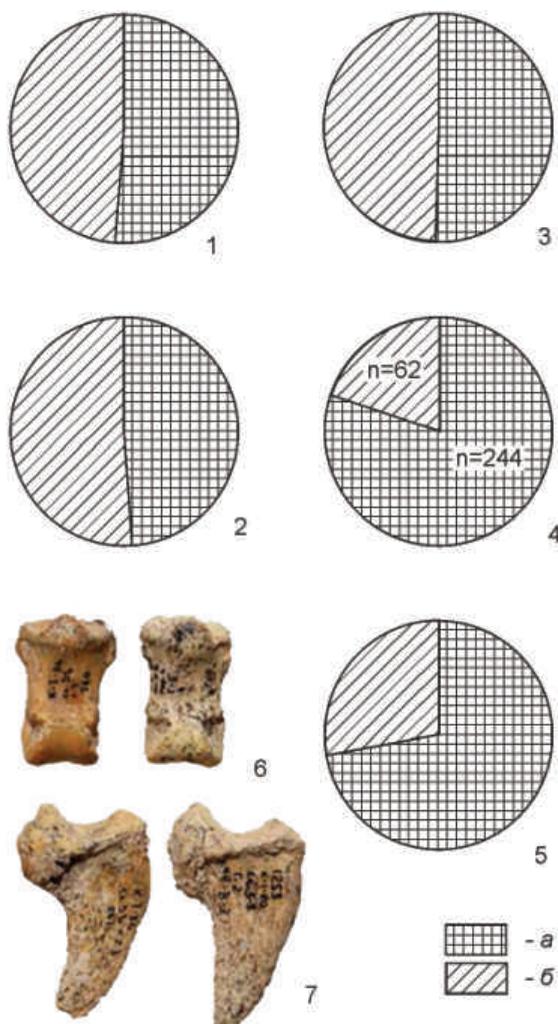


Рис. 6. Соотношение числа второй (б) и третьей (а) фаланг кударского медведя (*Ursus kudarensis*) на разных стратиграфических уровнях пещер Кударо 1 (1 — слои 3–4; 2 — слой 5) и Кударо 3 (3 — слои 5–8; 4 — слой 4; 5 — слой 3); 6 — вторая фаланга, 7 — третья фаланга

Fig. 6. Ratio between the numbers of the second (b) and third (a) phalanges of *Ursus kudarensis* at different stratigraphic levels of Kударо 1 (1 — layers 3–4; 2 — layer 5) and Kударо 3 (3 — layers 5–8; 4 — layer 4; 5 — layer 3); 6 — second phalanx, 7 — third phalanx

показал медленную популяционную деклинацию у пещерных медведей, начавшуюся приблизительно 50 тыс. л. н. и продолжавшуюся до их исчезновения, в то время как у бурых медведей такой деклинации не отмечено. Поскольку нет значительных климатических или ландшафтных перестроек, совпадающих с началом популяционной деклинации пещерных медведей, то можно предположить, что главной причиной популяционных различий были экологические особенности обоих видов (Там же).

Уменьшение численности популяций пещерных медведей совпадает по времени с появлением в Северной Евразии людей современного анатомического облика (*Homo sapiens*) и с распространением верхнепалеолитических культур. Костные остатки пещерных медведей в кударских пещерах по количеству значительно превосходят таковые бурых медведей, свидетельствуя, что первые использовали пещеры для зимовки охотнее и чаще, чем бурые медведи. Однако усиление человеческой деятельности привело к уменьшению плотности популяции пещерных медведей. Если в отложениях среднего плейстоцена костные фрагменты бурого медведя отсутствуют, то они начинают изредка попадаться в пещере Кударо 3 в верхней части слоя 4 (0,1 % всех медвежьих остатков), а в слое 3 становятся более частыми (1,3 %). Бурые медведи, следовательно, получили возможность занимать кударские пещеры после уменьшения численности пещерных медведей. Именно поведенческие различия между видами в стратегии зимовки могли, скорее всего, привести к исчезновению пещерных медведей (Stiller et al. 2014). Рост численности палеолитического населения и возрастание фактора беспокойства приводили к тому, что пещерным медведям становилось всё труднее подыскивать безопасные скальные убежища для зимнего сна. Экологически более гибкие бурые медведи, менее связанные с пещерами, могли использовать для этого скрытно расположенные земляные берлоги.

Время исчезновения пещерных медведей на Кавказе неизвестно, но оно, скорее всего, было близким к зафиксированному в Европе, где позднейшая их регистрация оценена в 24–27 тыс. л. н. (Baca et al. 2016; Terlato et al. 2018).

Заключение

Молекулярный и морфологический анализы выявили эволюционное своеобразие кавказского пещерного медведя, которого сейчас принято считать самостоятельным видом *U. kudarensis*. Пещерные медведи Кавказа развивались параллельно и независимо от своих европейских родственников. Скорее всего, кударский медведь имел в среднем плейстоцене обширный азиатский ареал, но к позднему плейстоцену вид сохранился лишь на Кавказе. Эволюционное своеобразие кударского медведя усиливает значение пещерных медведей как модельной группы для понимания природного процесса в плейстоцене.

Тафономия костного скопления свидетельствует о преимущественно независимом накоплении в кударских пещерах медвежьих скелетов и каменной индустрии. Нет доказательств активной добычи здесь медведей древними охотниками. В то же время на формирование и модификацию костного скопления оказывали влияние изменения природной среды и экологические особенности пещерных медведей. Именно с последними можно связать причины вымирания самих пещерных медведей.

В заключение следует подчеркнуть, что многолетние мультидисциплинарные раскопки Василия Прокофьевича Любина позволили собрать уникальную и разнообразную информацию не только об условиях обитания древнейших людей на Кавказе, но и сделать кударские палеолитические стоянки важнейшими в понимании эволюции и систематики пещерных медведей.

Литература

- Барышников 2007 — *Барышников Г. Ф.* Семейство медвежьих (Carnivora, Ursidae). СПб.: Наука, 2007. 542 с. (Фауна России и сопредельных стран. Млекопитающие. Т. 1. Вып. 5).
- Барышников 2012 — *Барышников Г. Ф.* Обзор ископаемых останков позвоночных из плейстоценовых слоев Ахштырской пещеры (северо-западный Кавказ) // Тр. ЗИН РАН. 2012. Т. 316, № 2. С. 93–138.
- Барышников, Пузаченко 2019 — *Барышников Г. Ф., Пузаченко А. Ю.* Эволюция и морфологическая изменчивость щечных зубов кударского пещерного медведя (*Ursus kudarensis*, Carnivora, Ursidae) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 10. С. 1112–1136.
- Верещагин 1959 — *Верещагин Н. К.* Млекопитающие Кавказа. История происхождения фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Дороничева 2016 — *Дороничева Е. В.* Неандертальцы — охотники на медведя? // Альбедиль М. Ф., Савинов Д. Г. (отв. ред.). Образ и архетип в традиции архаики: Ритуально-мифологический контекст и семантика. СПб.: МАЭ РАН, 2016. С. 132–139 (Теория и методология архаики. Вып. 9).
- Кулаков 2017 — *Кулаков С. А.* К вопросу о выделении и определении «хостинской мустьерской культуры» на северо-западном Кавказе // Васильев С. А., Щелинский В. Е. (ред.). Древний человек и камень: технология, форма, функция. СПб.: Петербургское Востоковедение, 2017. С. 77–84.
- Левковская 1980 — *Левковская Г. М.* Палинологическая характеристика отложений в пещерах Кударо I и Кударо III // Иванова И. К., Черняховский А. Г. (ред.). Кударские пещерные палеолитические стоянки в Юго-Осетии. М.: Наука, 1980. С. 128–151.
- Любин 1989 — *Любин В. П.* Палеолит Кавказа // Борисковский П. И. (ред.). Палеолит Кавказа и Северной Азии. Л.: Наука, 1989. С. 7–142 (Палеолит мира).
- Любин 1998 — *Любин В. П.* Ашельская эпоха на Кавказе. СПб.: Петербургское Востоковедение, 1998. 192 с. (АИ. Вып. 47).
- Любин, Барышников 1985 — *Любин В. П., Барышников Г. Ф.* Охотничья деятельность древнейших (ашело-мустьерских) обитателей Кавказа // КСИА. 1985. Вып. 181. С. 5–9.
- Несмеянов 1999 — *Несмеянов С. А.* Геоморфологические аспекты палеоэкологии горного палеолита. М.: Научный мир, 1999. 392 с.
- Auguste 2003 — *Auguste P.* La chasse à l'ours au Paleolithique moyen: mythes, réalités et état de la question // Patou Mathis M., Bocherens H. (eds.). Le rôle de l'environnement dans les comportements des chasseurs cueilleurs préhistoriques: Acts of the XIVth UISPP Congress, University of Liège, Belgium, 2–8 September 2001. 2003. P. 135–142 (BAR. 1105).
- Baca et al. 2016 — *Baca M., Popović D., Stefaniak K., Marciszak A., Urbanowski M., Nadachowski A., Mackiewicz P.* Retreat and extinction of the Late Pleistocene cave bear (*Ursus spelaeus sensu lato*) // Science of Nature. 2016. 103. P. 92. DOI: 10.1007/s00114-016-1414-8.

- Baryshnikov 1998 — *Baryshnikov G.* Cave bears from the Paleolithic of the Greater Caucasus // Saunders J. J., Styles B. W., Baryshnikov G. F. (eds.). Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere. Springfield, 1998. P. 69–118 (Illinois State Museum Scientific Papers. Vol. 27).
- Baryshnikov 2011 — *Baryshnikov G. F.* Pleistocene Felidae (Mammalia, Carnivora) from Paleolithic site in Kudaro caves in the Caucasus // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2011. Vol. 315, no. 3. P. 197–226.
- Baryshnikov et al. 2019 — *Baryshnikov G. F., Gimranov D. O., Kosintsev P. A.* Variability of the upper incisors in the cave bears (Carnivora, Ursidae) from the Caucasus and Urals // C. R. Palevol. 2019. Vol. 18, is. 2. March 2019. P. 209–222.
- Baryshnikov, Hoffecker 1994 — *Baryshnikov G., Hoffecker J.* Mousterian hunters of the north-western Caucasus: Preliminary results of recent investigations // Journal of Field Archaeology. 1994. Vol. 21. P. 1–14.
- Baryshnikov, Puzachenko 2011 — *Baryshnikov G., Puzachenko A.* Craniometrical variability in the cave bears (Carnivora, Ursidae): multivariate comparative analysis // QI. 2011. Vol. 245. P. 350–368.
- Baryshnikov, Puzachenko 2017 — *Baryshnikov G. F., Puzachenko A. Y.* Morphometrical analysis of metacarpal and metatarsal bones of cave bears (Carnivora, Ursidae) // Fossil Imprint. 2017. Vol. 73, no. 1–2. P. 7–47. DOI: 10.1515/if-2017-0001.
- Bocherens et al. 2011a — *Bocherens H., Dorothée G., Drucker D. G., Bonjean D., Bridault A., Conard N. J., Cupillard C., Germonpré M., Höneisen M., Münzel S. C., Napierala H., Patou-Mathis M., Stephan E., Uerpman H.-P., Ziegler R.* Isotopic evidence for dietary ecology of cave lion (*Panthera spelaea*) in North-Western Europe: prey choice, competition and implications for extinction // QI. 2011. Vol. 245, no. 2. P. 249–261. DOI: 10.1016/j.quaint.2011.02.023.
- Bocherens et al. 2011b — *Bocherens H., Stiller M., Hobson K. A., Pacher M., Rabeder G., Burns J. A., Tütken T., Hofreiter M.* Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: Isotopic evidence from fossil bones // QI. 2011. Vol. 245. P. 238–248. DOI:10.1016/j.quaint.2010.12.020.
- Bocherens et al. 2014a — *Bocherens H., Baryshnikov G., van Neer W.* Were bears or lions involved in salmon accumulation in the Middle Palaeolithic of the Caucasus? An isotopic investigation in Kudaro 3 cave // QI. 2014. Vol. 339–340. P. 112–118.
- Bocherens et al. 2014b — *Bocherens H., Bridault A., Drucker D. G., Hofreiter M., Münzel S. C., Stiller M., van der Plicht J.* The last of its kind? Radiocarbon, ancient DNA and stable isotope evidence from a late cave bear (*Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794) from Rochedane (France) // QI. 2014. Vol. 339–340. P. 179–188. DOI: 10.1016/j.quaint.2013.05.021.
- Brain 1981 — *Brain C. K.* The hunters or the hunted? An introduction to African cave taphonomy. Chicago; London: The University of Chicago Press, 1981. 365 p.
- Carbonell et al. 2008 — *Carbonell E., Bermúdez de Castro J. M., Parés J. M., Pérez-González A., Cuenca-Bescós G., Ollé A., Mosquera M., Huguet R., van der Made J., Rosas A., Sala R., Vallverdú J., García N., Granger D. E., Martínón-Torres M., Rodríguez X. P., Stock G. M., Vergès J. M., Allué E., Burjachs F., Cáceres I., Canals A., Benito A., Díez C., Lozano M., Mateos A., Navazo M., Rodríguez J., Rosell J., Arsuaga J. L.* The first hominin of Europe // Nature. 2008. Vol. 452. DOI:10.1038/nature06815.
- Dabney et al. 2013 — *Dabney J., Knapp M., Glocke I., Gansauge M.-T., Weihmann A., Nickel B., Valdiosera C., García N., Pääbo S., Arsuaga J.-L., Meyer M.* Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments // PNAS. 2013. Vol. 110. P. 15758–15763.

- Figueirido et al. 2009 — Figueirido B., Palmqvist P., Perez-Claros J. A. Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears and paleobiological implications for extinct taxa: an approach based on geometric morphometrics // Journal of Zoology. 2009. Vol. 277 (1). P. 70–80.
- García 2004 — García N. New results on the remains of Ursidae from Untermassfeld: comparisons with *Ursus dolinensis* from Atapuerca and other early and middle Pleistocene sites // Maul L., Kahlke R. (eds.). 18th International Senckenberg Conference, Weimar, 2004.
- García, Arsuaga 2001 — García N., Arsuaga J.-L. *Ursus dolinensis*: a new species of early Pleistocene ursid from Trinchera Dolina, Atapuerca (Spain) // Comptes rendus l'Académie des Sciences. Série 2. Sci. la terre des planets. 2001. Vol. 332. P. 717–725.
- García et al. 1997 — García N., Arsuaga J.-L., Torres T. The carnivore remains from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain) // Journal Human Evolution. 1997. Vol. 33. P. 155–174.
- Germonpré 2004 — Germonpré M. Influence of climate on sexual segregation and cub mortality in Pleniglacial cave bear // Lauwerier R., Plug I. (eds.). The future from the past. 9th ICAZ conference, Durham, 2002. Oxford: Oxbow Books, 2004. P. 51–63.
- Grandal-d'Anglade, Lopez-Gonzalez 2004 — Grandal-d'Anglade A., Lopez-Gonzalez F. A study of the evolution of the Pleistocene cave bear by a morphometric analysis of the lower carnassial // Oryctos. 2004. Vol. 5. P. 83–94.
- van Heteren et al. 2009 — van Heteren A. H., MacLarnon A., Rae T. C., Soligo C. Cave bears and their closest living relatives: a 3D geometric morphometrical approach to the functional morphology of the cave bear *Ursus spelaeus* // Slovenský kras. Acta Carsologica Slovaca. 2009. Vol. 47. P. 33–46.
- van Heteren et al. 2016 — van Heteren A. H., MacLarnon A., Soligo C., Rae T. C. Functional morphology of cave bear (*Ursus spelaeus*) mandible: a 3D geometric morphometric analysis // Organisms Diversity & Evolution. 2016. Vol. 16. P. 299–314.
- Hoffecker et al. 2003 — Hoffecker J., Baryshnikov G., Doronichev V. Large mammal taphonomy of the Middle Pleistocene hominid occupation at Treugolnaya Cave (Northern Caucasus) // Quaternary Science Reviews. 2003. Vol. 22, no. 5. P. 595–607.
- Hofreiter et al. 2004 — Hofreiter M., Rabeder G., Jaenicke-Després V., Withalm G., Nagel D., Pannonovic M., Jambrišić G., Pääbo S. Evidence for reproductive isolation between cave bear populations // Current Biology. 2004. Vol. 14. P. 40–43.
- Kahlke et al. 2006 — Kahlke R.-D., Van Essen H., Lister A. M. Untermassfeld: a late Early Pleistocene (Epivillafranchian) fossil site near Meiningen (Thuringia, Germany) and its position in the development of the European mammal fauna. Oxford: Archaeopress, 2006. 141 p.
- Knapp 2018 — Knapp M. From a molecules' perspective — contributions of ancient DNA research to understanding cave bear biology // Historical Biology. 2018. 31 (4). P. 442–447. DOI: 10.1080/08912963.2018.1434168.
- Knapp et al. 2009 — Knapp M., Rohland N., Weinstock J., Baryshnikov G., Sher A., Doris N., Rabeder G., Pinhasi R., Schmitt H., Hofreiter M. First DNA sequences of Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns // Molecular Ecology. 2009. Vol. 18, no. 6. P. 1225–1238.
- Kurtén 1955 — Kurtén B. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, *Ursus spelaeus* Rosenmüller and Heinroth // Acta Zoologica Fennica. 1955. No. 90. P. 1–48.
- Kurtén 1976 — Kurtén B. The cave bear story. Life and death of a vanished animal. New York: Columbia University Press, 1976. 163 p.
- Markova, Vislobokova 2016 — Markova A. K., Vislobokova I. A. Mammal faunas in Europe at the end of the Early — beginning of the Middle Pleistocene // QI. 2016. Vol. 420. P. 363–377.

- Miracle 2007 — *Miracle P. T.* The Krapina Paleolithic site: Zooarchaeology, taphonomy and catalog of the faunal remains. Zagreb: Croatian Natural History Museum, 2007. 345 p.
- Noonan et al. 2005 — *Noonan J. P., Hofreiter M., Smith D., Priest J. R., Rohland N., Rabeder G.* Genomic sequencing of Pleistocene cave bears // *Science*. 2005. Vol. 309. P. 597–600.
- Orlando et al. 2002 — *Orlando L., Bonjean D., Bocherens H., Thenot A., Argant A., Otte M., Hänni C.* Ancient DNA and the population genetics of cave bears (*Ursus spelaeus*) through space and time // *Molecular Biology and Evolution*. 2002. Vol. 19. P. 1920–1933.
- Pacher, Stuart 2008 — *Pacher M., Stuart A. J.* Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*) // *Boreas*. 2008. Vol. 38. P. 189–206.
- Peigné et al. 2009 — *Peigné S., Goillot C., Germonpré M., Blondel C., Bignon O., Merceron G.* Predormancy omnivory in European cave bears evidenced by a dental microwear analysis of *Ursus spelaeus* from Goyet, Belgium // *PNAS*. 2009. Vol. 196. P. 15390–15393.
- Rabeder, Hofreiter 2004 — *Rabeder G., Hofreiter M.* Der neue Stammbaum der alpinen Höhlenbären // *Die Höhle*. 2004. Bd. 55. S. 1–19.
- Rabeder et al. 2004 — *Rabeder G., Hofreiter M., Nagel D., Withalm G.* New taxa of alpine cave bears (Ursidae, Carnivora) // *Cahiers scientifiques*. 2004. Hors ser. 2. P. 49–67.
- Rabeder et al. 2010 — *Rabeder G., Pacher M., Withalm G.* Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria). Wien: Verlag der ÖAW, 2010. 135 p. (Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der ÖAW. Bd. 17).
- Richards et al. 2008 — *Richards M. P., Pacher M., Stiller M., Quiles J., Hofreiter M., Constantin S., Zilhao J., Trinkaus E.* Isotopic evidence for omnivory among European cave bears: Late Pleistocene *Ursus spelaeus* from the Peștera cu Oase, Romania // *PNAS*. 2008. Vol. 105. P. 600–604.
- Romandini et al. 2018 — *Romandini M., Terlato G., Nannini N., Tagliacozzo A., Peresani M.* Bears and humans, a neanderthal tale. Reconstructing uncommon behaviors from zooarchaeological evidence in Southern Europe // *JAS*. 2018. Vol. 90. P. 71–91.
- Stiller et al. 2010 — *Stiller M., Baryshnikov G., Bocherens H., Grandal d'Anglade A., Hilpert B., Münzel S. C., Pinhasi R., Rabeder G., Rosendahl W., Trinkaus E., Hofreiter M., Knapp M.* Withering away — 25,000 years of genetic decline preceded cave bear extinction // *Molecular Biology and Evolution*. 2010. Vol. 27, no. 5. P. 975–978.
- Stiller et al. 2014 — *Stiller M., Molak M., Prost S., Pacher M., Rabeder G., Baryshnikov G., Rosendahl W., Muenzel S., Bocherens H., Grandal d'Anglade A., Hilpert B., Germonpré M., Stasyk O., Pinhasi R., Ho S., Hofreiter M., Knapp M.* Mitochondrial DNA diversity and evolution of the Pleistocene cave bear complex // *QI*. 2014. Vol. 339–340. P. 224–231.
- Stiner 1999 — *Stiner M. C.* Cave bear ecology and interactions with Pleistocene humans // *Ursus*. 1999. Vol. 11. P. 41–58.
- Terlato et al. 2018 — *Terlato G., Bocherens H., Romandini M., Nannini N., Hobson K. A., Peresani M.* Chronological and isotopic data support a revision for the timing of cave bear extinction in Mediterranean Europe // *Historical Biology*. 2018. DOI: 10.1080/08912963.2018.1448395.
- Van der Made et al 2016 — *Van der Made J., Torres T., Eugenio Ortiz J., Moreno-Pérez L., Fernández-Jalvo Y.* The new material of large mammals from Azokh and comments on the older collections // *Fernández-Jalvo Y. et al. (eds.). Azokh Cave and the Transcaucasian corridor, Vertebrate paleobiology and paleoanthropology*. Dordrecht: Springer, 2016. P. 117–162.
- Weinstock 2009 — *Weinstock J.* Epiphyseal fusion in brown bears: A population study of grizzlies (*Ursus arctos horribilis*) from Montana and Wyoming // *International Journal of Osteoarchaeology*. 2009. Vol. 19. P. 416–423.
- Wojtal 2007 — *Wojtal P.* Zooarchaeological studies of the Late Pleistocene sites in Poland. Kraków: Institute of Systematics and Evolution of Animals, 2007. 189 p.

KUDARO CAVE BEAR: EVOLUTION, TAPHONOMY, EXTINCTION

G. F. BARYSHNIKOV

Keywords: *cave bears, Ursus, Paleolithic, Caucasus, taphonomy, evolution, extinction, hunting.*

The results of the study of the Caucasian cave bears make it possible to identify a distinct species of cave bear designated as *Ursus kudarensis*. Its evolution proceeded in parallel with that of the cave bears of Europe. The taphonomic analysis of bear skeletal remains from the Paleolithic layers of the Kudaro 1 and Kudaro 3 caves points to the natural character of their accumulation in cave deposits, without any noticeable participation of Paleolithic hunters. The extinction of the cave bear was associated with the spread of anatomically modern humans and intensification of their activity, which made the search for secure hibernating shelters for the Caucasian bears increasingly difficult.