

В.В. Росина<sup>1</sup>✉, А.К. Агаджанян<sup>1</sup>, М.Б. Козликин<sup>2</sup>✉,  
М.В. Шуньков<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
Москва, Россия

<sup>2</sup>Институт археологии и этнографии СО РАН  
Новосибирск, Россия

E-mail: rossina@mail.ru; kmb777@yandex.ru

## Рукокрылые (Chiroptera, Mammalia) из плейстоценовых отложений восточной галереи Денисовой пещеры

В статье представлены результаты изучения новой коллекции костных остатков рукокрылых из плейстоценовых слоев Денисовой пещеры на северо-западе Алтая. Определено более 1,5 тыс. костей летучих мышей из отложений восточной галереи пещеры. Установлено присутствие 10 видов рукокрылых из семейства Vespertilionidae. Среди них самыми многочисленными оказались *Myotis blythii* и *Plecotus* sp. Далее в порядке убывания по общей численности следуют кости *M. aff. dasycneme* и *Eptesicus* sp. (cf. *nilsonii*). Впервые в плейстоценовой толще пещеры были обнаружены остатки *E. cf. serotinus*, найденные в средней и нижней части плейстоценовых отложений восточной галереи. Представители этого вида в настоящее время не обитают на территории Алтая. Их остатки свидетельствуют, скорее всего, о благоприятных климатических условиях во времена накопления вмещающих осадков. В целом новые материалы по рукокрылым из Денисовой пещеры существенно дополняют имеющиеся данные по фаунистическому составу плейстоценовых сообществ летучих мышей Алтая, а также свидетельствуют о динамике в составе населения рукокрылых на протяжении второй половины среднего и в верхнем плейстоцене. Результаты анализа сообщества рукокрылых из восточной галереи хорошо согласуются с картиной развития природной среды в окрестностях пещеры, полученной по результатам палеоботанических исследований и данных изучения разных групп наземных мелких млекопитающих. Кроме того, новые данные о плейстоценовых летучих мышах важны для понимания закономерностей развития фауны и отдельных таксонов рукокрылых на Алтае в позднечетвертичное время.

Ключевые слова: Горный Алтай, Денисова пещера, плейстоцен, летучие мыши.

V.V. Rosina<sup>1</sup>✉, A.K. Agadzhanian<sup>1</sup>, M.B. Kozlikin<sup>2</sup>✉,  
M.V. Shunkov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Borisyak Paleontological Institute of the RAS  
Moscow, Russia

<sup>2</sup>Institute of Archaeology and Ethnography of the SB RAS  
Novosibirsk, Russia

E-mail: rossina@mail.ru; kmb777@yandex.ru

## Bats (Chiroptera, Mammalia) from the Pleistocene Deposits of the East Chamber of the Denisova Cave

The article provides the results of studying a new collection of bats bone remains from the Pleistocene layers of the Denisova Cave in the northwest of the Altai Mountains. More than 1,500 bat bones have been identified from the deposits of the cave's East Chamber. The presence of 10 species of bats from the Vespertilionidae family was established. Among them, *Myotis blythii* and *Plecotus* sp. were the most numerous. The bones of *M. aff. dasycneme* and *Eptesicus* sp. (cf. *nilsonii*) were next in descending order in terms of total abundance. For the first time, remains of *E. cf. serotinus* were found in the middle and lower parts of the Pleistocene deposits in the East Chamber. Representatives of this species do not currently inhabit the territory of Altai. Their remains most likely testify to favorable climatic conditions during the accumulation of enclosing

*sediments. In general, new materials on bats from the Denisova Cave significantly supplement the available data on the faunistic composition of the Pleistocene bat communities in Altai, and also indicate the dynamics in the composition of the bat population during the second half of the Middle and Upper Pleistocene. The results of analysis of the bat community from the East Chamber are in a good agreement with the picture of the development of the natural environment near the cave, obtained from the results of paleobotanical studies and data from the study of various groups of small terrestrial mammals. Moreover, new data on Pleistocene bats are important for understanding the patterns of fauna development and individual bats taxa in Altai Mountains in the Late Quaternary.*

Keywords: *Altai Mountains, Denisova Cave, Pleistocene, bats.*

Изучение фауны мелких млекопитающих имеет особое значение для биостратиграфического расчленения плейстоценовых пещерных осадков и детальной реконструкции динамики природных условий, в которых обитал палеолитический человек. Одним из направлений исследований в рамках этой тематики является анализ ископаемых остатков летучих мышей. Основная часть костей мелких позвоночных накапливалась в отложениях пещер благодаря птицам-мышеедам и другим хищникам, отражая их охотничьи предпочтения. Летучие мыши использовали карстовую полость как место своего обитания. Концентрация их костей напрямую не связана с деятельностью хищников. Структура и состав остатков летучих мышей в тафоценозах, в отличие от других млекопитающих, более полно и точно отражает их таксономическое разнообразие в биоценозах прошлого и потому является важным источником информации для понимания динамики природных условий плейстоцена. Кроме того, летучие мыши являлись постоянными обитателями пещер и микроклимат внутри полости оказывал непосредственное воздействие на их популяцию.

В Денисовой пещере, расположенной в долине р. Ануй на северо-западе Алтая, костные остатки рукокрылых были изучены ранее в основном по материалам из отложений центрального зала [Росина, 2004а; Rossina, 2006]. В ходе многолетних исследований плейстоценовой толщи в восточной галерее пещеры получена многочисленная коллекция костей мелких млекопитающих, в том числе летучих мышей. Для сравнения ископаемых рукокрылых с современными видами были использованы сравнительно-анатомические коллекции Зоологического музея МГУ.

Всего изучено 2 808 костей летучих мышей из слоев 9, 11.1–11.4, 12–15 и 17.1 в восточной галерее. Накопление плейстоценовых отложений на этом участке пещеры происходило на протяжении четырех относительно холодных и трех относительно теплых климатических эпох интервала МИС 8–2 [Jacobs et al., 2019]. Костные образцы рукокрылых представлены в основном фрагментами челюстей, изолированными зубами, ушными костями *os*

*petrosum*, эпифизами плечевых костей, предплечья и локтевых костей, фрагментами костей кисти и нижних конечностей – преимущественно бедренных костей. Более 57 % ископаемых остатков из всех слоев были определены до родового уровня. Доля определенных образцов по слоям примерно одинакова и составляет от 50 до 61 % от общего количества костных остатков рукокрылых.

В стратиграфической колонке плейстоценовых отложений восточной галереи от нижних слоев к верхним костные фрагменты рукокрылых меняют свой облик, выраженный в сохранности, окраске и таксономическом составе. Вверх по разрезу костный материал светлеет, приобретая цвет, близкий к естественной окраске современных костей. Если в нижней части разреза много фрагментов кирпично-красных тонов, то в верхних слоях преобладают кости белого цвета. Сохранность материала также меняется вверх по разрезу – в нижних слоях часто встречаются разрозненные зубы, а в челюстных фрагментах практически отсутствуют мелкие однокоренные зубы; в верхней толще обнаружены челюсти с большим количеством зубов, в том числе мелких однокоренных. В нижней толще больше вымерших видов и видов, нехарактерных для современной фауны рукокрылых, некоторые из них отличаются от современных аналогичных и родственных форм более крупными размерами.

Анализ морфологии показал, что в коллекции присутствуют костные остатки главным образом крупных и средних по размеру представителей палеарктической фауны рукокрылых семейства *Vespertilionidae*. Всего было определено 1 605 костей, принадлежащих 10 видам рукокрылых (табл. 1).

Все виды рукокрылых из плейстоценовых отложений Денисовой пещеры являются типичными обитателями карстовых полостей. Накопление их костных остатков происходило, скорее всего, в результате естественной гибели из состава зимующих колоний. Исключением могут являться виды *E. cf. serotinus* и *Vespertilio murinus*, которые реже других встречаются в пещерных убежищах.

В сообществе рукокрылых из восточной галереи пещеры самыми многочисленными являются остат-

Таблица 1. Рукокрылые из плейстоценовых отложений восточной галереи Денисовой пещеры

Таксоны	Слои										Всего	%
	17.1	15	14	13	12	11.4	11.3	11.2	11.1	9		
<i>Myotis blythii</i>	4	54	148	23	98	9	99	40	8	–	483	30,09
<i>M. ikonnikovii</i>	–	1	–	–	1	–	3	1	–	–	6	0,37
<i>M. cf. dasycneme</i>	4	52	97	9	53	–	83	26	4	–	328	20,44
<i>M. cf. petax</i>	–	–	–	–	–	–	5	3	1	–	9	0,56
<i>Myotis</i> sp.	–	4	11	3	2	1	9	2	1	–	33	2,06
<i>Murina</i> sp.	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	0,06
<i>M. hilgendorfi</i>	4	8	7	–	–	–	5	3	1	–	28	1,74
<i>Eptesicus</i> sp. (cf. <i>nilsonii</i> )	8	19	48	13	45	4	47	49	9	–	242	15,08
<i>E. cf. serotinus</i>	–	–	2	–	–	–	1	–	–	–	3	0,19
<i>Vespertilio murinus</i>	–	–	5	–	–	–	–	2	3	–	10	0,62
<i>Plecotus</i> sp.	9	53	140	19	71	7	100	55	8	–	462	28,79
<i>Всего определенных</i>	29	191	458	67	270	21	353	181	35	–	1605	100
<i>Vespertilionidae</i> sp.	27	153	329	47	229	14	226	138	35	5	1203	
<i>Всего</i>	56	344	787	114	499	35	579	319	70	5	2808	

Таблица 2. Встречаемость ископаемых видов рукокрылых в плейстоценовых отложениях восточной галереи и центрального зала [Rossina, 2006] Денисовой пещеры, в голоценовых сообществах из пещер долины р. Ануй [Росина 2004в; Rossina, 2006] и их современных аналогичных форм [Росина, 2004б, 2005]

Виды рукокрылых	Восточная галерея	Центральный зал	Голоценовые сообщества	Современные сообщества
<i>Myotis blythii</i>	+++	++	+	–
<i>M. ikonnikovii</i>	+	+	+	+
<i>M. dasycneme</i>	++	++	++	++
<i>M. petax</i>	+	+	+++	+++
<i>M. brandtii</i>	+	+	+++	+++
<i>M. hilgendorfi</i>	+	+	+	+
<i>Eptesicus nilsonii</i> s.str.	++	++	++	+
<i>E. cf. serotinus</i>	+	–	–	–
<i>Vespertilio murinus</i>	+	–	+	++
<i>Plecotus</i> s.str.	+++	++	+++	+++

+++ многочисленный, ++ обычный, + редко встречается, – не обнаружен или отсутствует.

ки *Myotis blythii* и *Plecotus* sp. – по 30 %. На долю *M. aff. dasycneme* приходится 20 % остатков, кости *Eptesicus* sp. (cf. *nilsonii*) составляют 15 %. Доля других видов не превышает 2 % от общего объема изученного материала. Несколькими костными образцами представлены мелкие виды ночниц *Myotis*. В современной фауне Алтая мелкие виды ночниц являются типичным элементом сообщества и населяют преимущественно карстовые полости [Росина, 2004б, 2005; Rossina, 2008].

В целом соотношение остатков разных видов рукокрылых из отложений восточной галереи и центрального зала [Rossina, 2006] схоже, однако имеются и некоторые существенные различия (табл. 2). Например, относительная доля остатков *M. blythii* в сообществе из центрального зала заметно ниже таковой из восточной галереи, где это самый многочисленный вид (табл. 1, 2). Доля остат-

ков холодолюбивых видов *Plecotus* и *Eptesicus* cf. *nilsonii* существенна как в составе фауны из восточной галереи, так и из центрального зала. В то же время в сообществе из восточной галереи доля *Eptesicus* cf. *nilsonii* заметно ниже, чем в фауне из центрального зала.

Кроме того, видовой состав рукокрылых из восточной галереи отличается от сообщества из центрального зала. В слоях 11.3 и 14 восточной галереи были найдены верхние клыки крупного вида кожанов – *E. cf. serotinus*, остатки которого впервые обнаружены в плейстоценовых отложениях Денисовой пещеры. Следует отметить, что доля теплолюбивых видов в сообществе из восточной галереи несколько выше таковой из центрального зала. Эти отличия связаны, видимо, с относительно удаленным расположением восточной галереи от капельной линии пещеры, чем центрального зала,

и, соответственно, с более стабильным режимом температуры и влажности.

Плейстоценовый состав рукокрылых из Денисовой пещеры отличается от современного сообщества летучих мышей, обитающего в пещере и ее окрестностях (табл. 2). Например, в настоящее время здесь не обнаружена *M. blythii*, хотя в коллекциях из голоценовых и плейстоценовых отложений доля остатков этого вида существенна [Росина, 2004в; Rossina, 2006]. *M. blythii* – крупный теплолюбивый вид, формирующий большие скопления в период размножения в летнее время, и предпочитающий зимовать также группами. На Алтае единственная современная крупная колония *M. blythii* известна в бассейне р. Чарыш около с. Усть-Чагырка, обитающая в условиях более острого ландшафта, чем в долине Ануя [Стрелков, 1968; Rossina, 2006]. Судя по многочисленным ископаемым остаткам из восточной галереи, популяция этого вида активно населяла полость Денисовой пещеры в плейстоцене. Можно предположить, что сокращение ареала этого вида на Алтае в конце плейстоцена было связано с похолоданием климата.

*Eptesicus serotinus* в настоящее время не встречается на территории Алтая. Его ареал простирается от южной Англии и Центральной Европы через Средиземноморье до Нижнего Поволжья, Казахстана, Средней Азии, Кашмира, Гималаев и Юго-Восточного Китая. Костные остатки этого относительно теплолюбивого вида из слоя 14 свидетельствуют о более благоприятных, чем современные, климатических условиях во время накопления этих отложений.

Анализ плейстоценового сообщества рукокрылых хорошо согласуется с картиной развития биотопов Северо-Западного Алтая во второй половине среднего и в верхнем плейстоцене, реконструированной по результатам изучения костных остатков насекомоядных, зайцеобразных и грызунов из плейстоценовых отложений восточной галереи Денисовой пещеры [Агаджанян и др., 2021]. Вместе с тем изучение остатков рукокрылых из плейстоценовой толщи пещеры, в том числе находок из восточной галереи, позволило провести детальный морфологический анализ ископаемых таксонов. В результате выявлено существенное отличие некоторых плейстоценовых видов, в особенности из древнейших пещерных отложений, от близких современных форм, в частности, по абсолютным размерам. Этим объясняется применение на данном этапе исследований открытой номенклатуры для видов *Plecotus sp.*, *Eptesicus cf. nilsonii*, а также *Murina sp.*, которые отличаются от современных видов Алтая более крупными размерами и другими морфологическими особенностями. Дальнейшее детальное изучение костных остатков летучих

мышей из отложений восточной галереи позволит уточнить их таксономический статус.

Новые сведения о рукокрылых из Денисовой пещеры существенно дополняют материалы о видовом составе плейстоценовых летучих мышей Алтая и динамике их сообществ на протяжении второй половины среднего и в верхнем плейстоцене. Результаты анализа колонии рукокрылых из восточной галереи пещеры хорошо сочетаются с динамикой природной среды, восстановленной по результатам палеоботанических исследований и данных изучения разных групп наземных мелких млекопитающих. Кроме того, новые данные о плейстоценовых летучих мышах важны для понимания закономерностей развития фауны и отдельных таксонов рукокрылых на Алтае в позднечетвертичное время.

### Благодарности

Исследование выполнено в рамках проекта НИР ИАЭТ СО РАН № FWZG-2022-0003 «Северная Азия в каменном веке: культурная динамика и экологический контекст».

### Список литературы

- Агаджанян А.К., Шуньков М.В., Козликин М.Б. Мелкие позвоночные из плейстоценовых отложений восточной галереи Денисовой пещеры, Северо-Западный Алтай // Палеонтологический журнал. – 2021. – № 3. – С. 92–103.
- Росина В.В. Динамика фауны рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) Северо-Западного Алтая в плейстоцене и голоцене // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты. – Екатеринбург: Академкнига, 2004а. – С. 208–218.
- Росина В.В. Летнее население летучих мышей (Chiroptera) пещер Северо-Западного Алтая // *Plecotus et al.* – 2004б. – № 7. – С. 63–71.
- Росина В.В. Голоценовые рукокрылые (Chiroptera; Mammalia) и особенности их тафономии в условиях пещер Северо-Западного Алтая // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: ПИН РАН, 2004в. – Вып. 6. – С. 110–118.
- Росина В.В. Зимовки рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) в пещерах долины реки Ануя Северо-Западного Горного Алтая // Млекопитающие горных территорий. – М.: КМК, 2005. – С. 157–163.
- Стрелков П.П. Остроухие ночницы на Алтае // Природа. – 1968. – № 2. – С. 59–61.
- Jacobs Z., Li B., Shunkov M.V., Kozlikin M.B., Bolikhovskaya N.S., Agadjanian A.K., Uliyanov V.A., Vasiliev S.K., O’Gorman K., Derevianko A.P., Roberts R.G. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia // *Nature*. – 2019. – Vol. 565, N 7741. – P. 594–599.

**Rossina V.V.** Bats as an indicator of human activity in the Paleolithic using the example of Denisova Cave, Northwestern Altai // *Paleontological J.* – 2006. – Vol. 40, suppl. 4. – P. 494–500.

**Rossina V.V.** Bat hibernation in caves of Northwestern Altai (Russia) // The influence of environmental conditions on the bat hibernaculum choice. – Bytom: ZPW Plik Publ., 2008. – P. 117–128.

## References

**Agadzhanyan A.K., Shunkov M.V., Kozlikin M.B.** Small Vertebrates from the Pleistocene Sediments of the East Chamber of Denisova Cave, Northwestern Altai Mountains. *Paleontological J.*, 2021. Vol. 55. N 3. P. 331–342. doi: 10.1134/S0031030121030035

**Jacobs Z., Li B., Shunkov M.V., Kozlikin M.B., Bolikhovskaya N.S., Agadjanian A.K., Uliyanov V.A., Vasiliev S.K., O’Gorman K., Derevianko A.P., Roberts R.G.** Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia. *Nature*, 2019. Vol. 565. N 7741. P. 594–599. doi: 10.1038/s41586-018-0843-2

**Rossina V.V.** Dinamika fauny rukokrylykh (Chiroptera, Mammalia) Severo-Zapadnogo Altaya v pleistotsene i golotsene. In *Ekologicheskie mekhanizmy dinamiki i ustoychivosti bioty*. Ekaterinburg: Akademkniga, 2004a. P. 208–218. (In Russ.).

**Rossina V.V.** Golotsenovye rukokrylye (Chiroptera; Mammalia) i osobennosti ikh tafonomii v usloviyakh peshcher Severo-Zapadnogo Altaya. In *Ekosistemnye perestroiki i evolyutsiya biosfery*. Moscow: PIN RAS Publ., 2004b. Iss. 6. P. 110–118. (In Russ.).

**Rossina V.V.** Letnee naselenie letuchikh myshei (Chiroptera) peshcher Severo-Zapadnogo Altaya. *Plecotus et al*, 2004b. N 7. P. 63–71. (In Russ.).

**Rossina V.V.** Zimovki rukokrylykh (Chiroptera, Mammalia) v peshcherakh doliny reki Anui Severo-Zapadnogo Gornogo Altaya. In *Mlekopitayushchie gornyykh territorii*. Moscow: KMK Publ., 2005. P. 157–163. (In Russ.).

**Rossina V.V.** Bat hibernation in caves of Northwestern Altai (Russia). In *The influence of environmental conditions on the bat hibernaculum choice*. Bytom: ZPW Plik Publ., 2008. P. 117–128.

**Rossina V.V.** Bats as an indicator of human activity in the Paleolithic using the example of Denisova Cave, Northwestern Altai. *Paleontological J.*, 2006. Vol. 40. Suppl. 4. P. 494–500.

**Strelkov P.P.** Ostroukhie nochnitsy na Altae. *Priroda*, 1968. N 2. P. 59–61. (In Russ.).

Росина В.В. <https://orcid.org/0000-0002-4550-6705>  
Агаджанян А.К. <https://orcid.org/0000-0003-4652-7580>  
Козликин М.Б. <https://orcid.org/0000-0001-5082-3345>  
Шульков М.В. <https://orcid.org/0000-0003-1388-2308>