

**А.М. Хаценович¹, А.М. Клементьев^{1,2}, Д.В. Корост³,
Н.В. Степанов⁴, Е.П. Рыбин¹, П.В. Чистяков¹**

¹Институт археологии и этнографии СО РАН
Новосибирск, Россия

²Институт земной коры СО РАН
Иркутск, Россия

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Москва, Россия

⁴ООО «Деко-Сервис»
Москва, Россия

E-mail: archeomongolia@gmail.com

Использование виртуального эндокаста для измерения объема головного мозга орхонской ископаемой гиены

*На протяжении 2021–2024 гг. Российско-Монгольско-Американской экспедицией проводится изучение плейстоценовых фаунистических комплексов гор Хангая и Гобийского Алтая и Монголии в целом. Видовой состав этих комплексов оставался малоизученным ввиду разрозненности и небольшого числа костных остатков животных. Новые находки позволяют существенно расширить список плейстоценовых видов млекопитающих, обитавших на этой территории, а также по-новому интерпретировать образцы из старых коллекций. Поскольку кости ископаемых млекопитающих имеют, как правило, плохую сохранность, несут следы разрушений естественного и антропогенного характера, погрызы животных, для них является целесообразным применять различные цифровые методы. Для изучения образца черепной коробки ископаемой гиены из пади Баг-Нарийн-ам в долине р. Орхон в Центральной Монголии нами была использована компьютерная томография. Это недеструктивный метод, который позволил реконструировать виртуальный эндокаст головного мозга вместе с фронтальными синусами, измерить его объем. Полученный объем мы сравнили с опубликованными значениями для объемов головного мозга вымерших и ныне живущих гиенид. В статье рассматривается история расселения двух видов пещерных гиен – *Crocita spelaea* и *Crocita ultima* – в Азии и роль территории современной Монголии как пограничной между ареалами этих двух видов в верхнем плейстоцене. Кроме того, Монголия могла являться одним из последних мест обитания пещерных гиен: результаты раскопок пещеры Цагаан-Агуу в 2021–2024 гг. указывают на присутствие гиен в нижней части слоя 2.1, датированной серединой последнего максимума оледенения – временем, к которому *C. spelaea* уже исчезла в Сибири, а находки *C. ultima* в Юго-Восточной и Восточной Азии стали крайне редки.*

Ключевые слова: Монголия, плейстоцен, вымирание, компьютерная томография, ископаемая гиена, череп.

**A.M. Khatsenovich¹✉, A.M. Klementiev^{1,2}, D.V. Korost³,
N.V. Stepanov⁴, E.P. Rybin¹, P.V. Chistyakov¹**

¹Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS
Novosibirsk, Russia

²Institute of the Earth's Crust SB RAS
Irkutsk, Russia

³Lomonosov Moscow State University
Moscow, Russia

⁴ООО Deco Service
Moscow, Russia

E-mail: archeomongolia@gmail.com

Using Virtual Endocast to Measure Total Endocranial Volume of Orkhon Hyena Fossils

During 2021–2024, the Russian-Mongolian-American expedition studied the Pleistocene faunal complexes of the Khangai and Gobi Altai Mountains and Mongolia in general. The species composition of these complexes remained poorly studied due to their fragmentation and small number of animal bone remains. New finds make it possible to significantly expand the list of Pleistocene mammal species that inhabited this territory, as well as to reinterpret samples from the old collections. Since the bones of fossil mammals are usually poorly preserved, bear traces of natural and anthropogenic destruction, and animal gnawings, various digital methods can be used. To study a sample of the skull of a fossil hyena from the Bag-Nariin-am hollow in the Orkhon River valley in Central Mongolia, we used computer tomography. This is a non-destructive method that allowed us to reconstruct a virtual endocast of the brain together with the frontal sinuses, and measure its total volume. We compared the obtained volume with published values for the brain volumes of extinct and extant hyaenids. The article discusses the history of the dispersal of two species of cave hyenas—*Crocota spelaea* and *Crocota ultima*—in Asia, and the role of the territory of modern Mongolia as a border between the ranges of these two species in the Upper Pleistocene. In addition, Mongolia could be one of the last habitats of cave hyenas: the results of excavations in Tsagaan-Agui Cave in 2021–2024 indicate the presence of hyenas in the lower part of layer 2.1, dating back to the middle of the Last Glacial Maximum—the time, by which *Crocota crocuta* had already disappeared from Siberia, and finds of *C. ultima* in Southeast and East Asia became extremely rare.

Keywords: Mongolia, Pleistocene, extinction, computer tomography, fossil hyena, skull.

Введение

Монголия, расположенная между Сибирью и Китаем, двумя совершенно разными в природно-климатическом отношении регионами, по-прежнему остается во многом малоизученной с точки зрения реконструкции плейстоценовых фаунистических комплексов. Находки позднеплейстоценовых гиен на территории Монголии чрезвычайно редки, особенно по сравнению с российским Алтаем [Оводов, 2001]. Гиены второй половины плейстоцена были известны лишь по единичным находкам, не имеющим описания по сей день. В зоогеографическом аспекте эволюции гиен Монголия является «белым пятном», это территория, где проходит незримая граница между *C. ultima* и *C. spelaea*. В то же время вторая половина плейстоцена является временем существования на территории Монголии архаичных *Homo* (Салхит) и появления на этой территории человека современного физического облика около 45 тыс. л.н. Взаимодействие двух видов гиперхищников – гиены и человека – может являться одним из ключевых моментов в понимании факторов, приведших одного из них к вымиранию. Это возможно проследить лишь при условии их совместного нахождения в тафоценозах, каковыми являются стратифицированные археологические комплексы [Stiner, 2004; Turner, Ovodov, Pavlova, 2013]. Наиболее важным тафоценозом в Монголии является Цагаан-Агуй, так как здесь наблюдается длительное сосуществование гиен и человека [Khatsenovich et al., 2022]. Палеонтологические местонахождения – Баг-Нарийн-ам в долине Орхона и р. Чусутийн-Гол в Убсу-Нурской котловине – представлены единичными находками [Окладников, Троицкий, 1967; Grunert, Lehmkuhl, Walther, 2000], еще две находки связаны с палеолитическими объектами – Рашаан-Хад в горном массиве Хэнтий и Отсон Цохио в Восточ-

ной Гоби [Окладников, Васильевский, 1982; Odsuren et al., 2023]. Остатки гиен известны из формации Оши на юго-западе Монголии [Беляева, 1937].

Находки плейстоценовой фауны из Монголии не только малочисленны, несмотря на увеличение их количества в 2021–2024 гг. благодаря работам Российско-Монгольско-Американской экспедиции, они еще и имеют, как правило, плохую сохранность, несут следы разрушений естественного, антропогенного характера, погрызы животных. Для таких образцов нами применяются цифровые методы.

Компьютерная томография давно зарекомендовала себя в качестве неdestructивного метода для изучения палеонтологических образцов. Если 3D-сканирование в большей степени используется для создания моделей редких образцов, то компьютерная томография с технологией коррекции рассеянного рентгеновского излучения, а также используемая с недавнего времени двухэнергетическая (ДЭКТ), является действенным инструментом для анализа образцов и их цифровой реконструкции [Hamm et al., 2022; DeVries et al., 2022].

Компьютерная томография применяется для изучения ископаемых гиенид на протяжении уже двух десятилетий – для определения межвидовой вариативности, полового диморфизма, объемов мозга и особенностей социального поведения [Dockner, 2006; Arsznov et al., 2010; Vinuesa et al., 2016]. Одной из первых работ стала докторская диссертация, посвященная сравнению назальных и фронтальных синусов гиен *C. crocuta spelaea* и *C. crocuta crocuta* по 22 образцам [Dockner, 2006]. Были разработаны методики измерения виртуальных эндокастов. Современные программы позволяют также измерить объем мозга при наличии его 3D-реконструкции.

В рамках данной статьи мы приводим реконструкцию мозга гиены *Crocota* sp. на основе черепа из пади

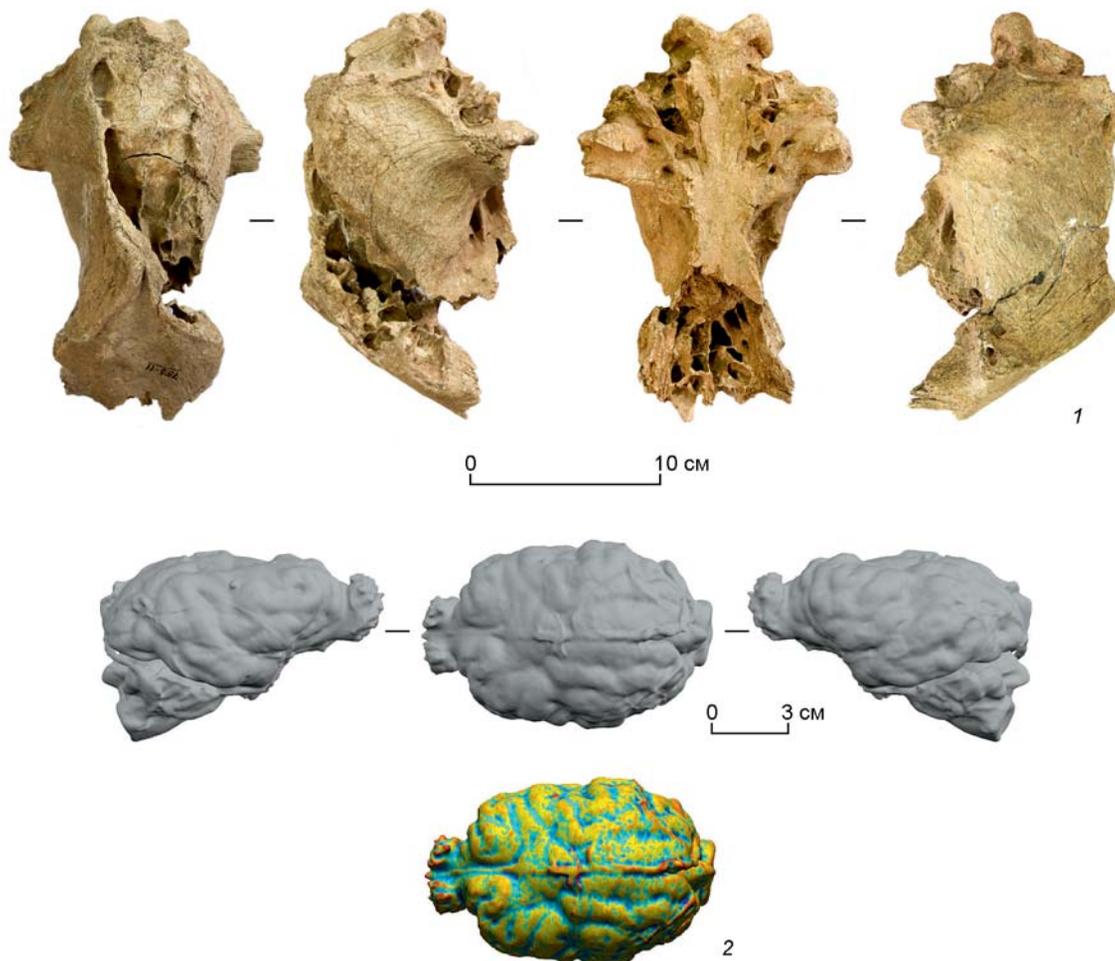


Рис. 1. Орхонская ископаемая гиена из пади Баг-Нарийн-ам, Монголия.
1 – череп гиены (фото С.А. Когай); 2 – виртуальный эндокост головного мозга гиены.

Баг-Нарийн-ам в долине р. Орхон, Монголия (рис. 1). Это единственная находка эндокrania в регионе. Череп имеет значительные повреждения, отсутствуют части, измерения которых принципиальны для таксономического определения. Для идентификации видовой принадлежности мы задействовали методы цифровых технологий. На основе черепной коробки орхонской гиены нами был измерен объем мозга и проведены корреляции с аналогичными опубликованными данными по гиенам из других регионов.

Методы

Съемка черепа гиены проводилась на промышленном рентгеновском компьютерном томографе Phoenix V|tome|x M, оснащенный технологией коррекции рассеянного рентгеновского излучения, на базе ООО «Деко-Сервис» в научном парке Московского государственного университета. Реконструкция данных проводилась в ПО VolumeGraphics. Технические характеристики томографа при проведении съемки: разрешение – 34 мкм; напряжение – 200 кВ;

сила тока – 170 мкА; шаг вращения – 0,15°; выдержка в точке 333 мс. Визуализация отдельных рентгеноплотностных срезов выполнялась в ПО DataViewer (Bruker). Обработка данных, построение стереологических моделей рентгеноконтрастных компонентов и их визуализация выполнялись в ПО Avizo (Thermo Scientific).

Для дальнейшей обработки компьютерной томографии в программе Avizo П.В. Чистяковым была создана трехмерная модель в формате stl и выгружена в программу Geomagic Wrap. Измерения объема мозга гиены выполнялись в Design X.

До появления цифровых методов объемы мозга ископаемых животных измерялись с помощью сыпучих материалов, которыми заполнялась черепная коробка образца. В качестве эксперимента мы использовали и этот метод, чтобы выявить погрешность.

Результаты

Морфологическое изучение и метрические показатели достоверно свидетельствуют о принадлежности этого черепа крокуте (см.: [Werdelin, Solounias,

1991)). Измерения объема мозга методом компьютерной томографии и 3D-визуализации дали показатель 236,560 см³. Для сравнения, использование устаревшего метода с использованием сыпучего вещества дало погрешность в более чем 10 см³. При этом такой метод не позволяет проанализировать назальные и фронтальные синусы [Dockner, 2006]. Объем мозга в 236,560 см³ – это существенно больше, чем средние значения для *C. crocuta* (160 см³) и несколько меньше, чем известные измерения объема мозга *C. ultima* из пещеры Линсяньдун (Циньхуандао, провинция Хэбэй, Китай) – 278 см³. Проведенный статистический анализ показал, что значения для орхонской гиены располагаются между *C. ultima* из Линсяньдун, Китай, и *C. spelaea* из Мельпиньяно, Италия (рис. 2; см. таблицу), однако последний образец является скорее атипично большим для этого вида.

Было проведено сравнение дорсальной и латеральной проекции 3D-модели реконструированного мозга с опубликованными виртуальными эндокас-

тами различных видов гиенид [Vinuesa et al., 2016]. Тепловая карта дорсальной проекции виртуального эндокаста позволяет заключить, что модель фронтальных синусов головного мозга ископаемой орхонской гиены имеет большее сходство с *C. ultima*, чем с *C. spelaea*, *C. crocuta*, *Hyaena hyaena*, *Parahyaena brunnea*. Предварительно, только на основе данных, полученных по 3D-реконструкции головного мозга, мы можем заключить, что орхонская гиена стоит ближе к *C. ultima*.

Обсуждение

Для *C. ultima* и *C. crocuta* в целом отмечается меньший объем переднего мозга [Vinuesa et al., 2016]. Изучение поведенческих моделей на основе эволюции головного мозга гиенид показывает, что эта особенность могла существенным образом повлиять на адаптацию этих двух видов гиен. Предполагается, что их социальные способности были

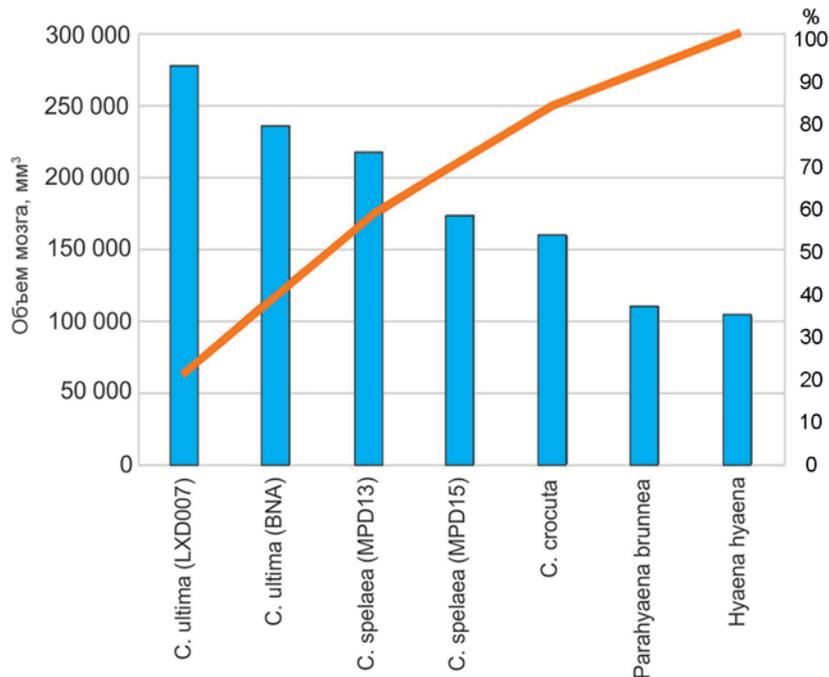


Рис. 2. Диаграмма значений объемов головного мозга гиенид (по данным из таблицы).

Эндокраниальный объем ископаемых гиен

Вид	Объем, мм ³	Источник
<i>Crocota crocuta</i>	160 058,94	Vinuesa et al., 2016
<i>Parahyaena brunnea</i>	111 010,33	Vinuesa et al., 2016
<i>Hyaena hyaena</i>	104 114,17	Vinuesa et al., 2016
<i>Crocota spelaea</i> (MPD13)	218 383,27	Vinuesa et al., 2016
<i>Crocota spelaea</i> (MPD 15)	174 205,31	Vinuesa et al., 2016
<i>Crocota ultima</i> (LXD007)	278 160,87	Vinuesa et al., 2016
<i>Crocota ultima</i> (BNA)	236 560,89	Данная статья

менее развиты, как и поведенческая гибкость в отношении резких изменений окружающей среды. Эти два вида были широко представлены на территории Евразии в верхнем плейстоцене, однако история появления *C. ultima*, ее географический ареал, хронология вымирания, диета, поведенческие способности остаются малоизученными. Пещерные гиены рассматривались как самостоятельные от африканских пятнистых гиен виды – *C. ultima* и *C. spelaea*, так и в качестве подвидов – *C. crocuta spelaea*, *C. crocuta ultima* [Werdelin, Solounias, 1991]. Сейчас принято считать, что они относятся не только к разным видам [Lewis, Werdelin, 2022], но и гаплогруппам мтДНК – А и D [Westbury et al., 2020; Zavala et al., 2021]. По результатам изучения остатков гиены из пещеры Географического общества в Приморском крае Г.Ф. Барышниковым предложено выделение двух подвидов *C. ultima* – *C. ultima ultima* и *C. ultima ussurica*, первая из которых обитала в среднем плейстоцене в центральном Китае, а вторая – в позднем плейстоцене в Приморском крае [Baryshnikov, 2014]. Секвенирование ДНК остатков гиен подтверждает разделение гиен на две группы, причем, согласно данным из пещер Линсянь и Шаньянчжай, провинция Хэбэй в Китае, это разделение не имеет под собой географических и хронологических оснований – они существовали в одно время, на одной и той же территории [Rao et al., 2020], однако выделение подвидов еще требует подтверждения. До недавнего времени все гиены плейстоцена Сибири вплоть до Дальнего Востока априори рассматривались как относящиеся к виду *C. spelaea* или *C. crocuta spelaea* на основе палеонтологического анализа. Однако секвенирование ДНК из осадков показало присутствие гаплогруппы D (*C. ultima*) в Денисовой пещере 200 – 120–80 тыс. л.н. вместе с гаплогруппой А (европейская *C. spelaea*) и, в меньшей степени, с гаплогруппой В [Zavala et al., 2021]. Это значит, что ареал ультимы распространялся значительно дальше на северо-запад, чем границы современного Китая, а хронология распространения и вымирания пещерных гиен в Азии пока не ясна. Известно, что порядка 400 тыс. л.н. *Crocota ultima* замещает *Pachycrocota brevirostris* в Северном Китае, не позднее 240 тыс. л.н. она распространяется в Южном Китае, а около 200 тыс. л.н. проникает в Юго-Восточную Азию [Bacon et al., 2017].

Это позволяет предположить, что потенциально Монголия могла являться регионом обитания *C. ultima*. На данный момент известно, что на пространствах Северной, Центральной и Юго-Восточной Азии *C. ultima* пережила *C. crocuta*. Последние вымирают на территории Сибири до наступления последнего максимума оледенения 26 тыс. кал. л.н. Результаты раскопок пещеры Цагаан-Агуй в 2021–2024 гг. указывают на присутствие гиен в нижней части слоя 2.1, датирующейся серединой последнего максимума оледенения, т.е. после исчезновения

C. crocuta. Комплекс анализов для ископаемых остатков орхонской гиены позволит определить место Монголии в расселении древних гиенид в Азии.

Благодарности

Исследование выполнено в рамках проекта № FWZG-2022-0009 «Цифровизация процессов изучения древнейшей и древней истории Евразии».

Список литературы

- Беляева Е.И.** Материалы к характеристике верхнетретичной фауны млекопитающих северо-западной Монголии // Труды Монгольской комиссии. – 1937. – № 33. – С. 5–52.
- Оводов Н.Д.** Плейстоценовая фауна пещеры Цаган-Агуй (МНР) // Природные условия, история, культура Западной Монголии и сопредельных регионов: тез. 5-й междунар. конф., г. Ховд, Монголия. – Томск, 2001. – С. 146–147.
- Окладников А.П., Васильевский Р.С.** Новые исследования на Аршан-Хаде в Монголии // Изв. СО АН СССР. – 1982. – № 6. Сер. обществ. наук, вып. 2. – С. 106–110.
- Окладников А.П., Троицкий С.Л.** К изучению четвертичных отложений и палеолита Монголии // Бюл. Ком. по изуч. четвертич. периода. – 1967. – № 33. – С. 3–30.
- Arsznov B.M., Lundrigan B.L., Holekamp K.E., Sakai S.T.** Sex and the Frontal Cortex: A Developmental CT Study in the Spotted Hyena // Brain, Behavior and Evolution. – 2010. – Vol. 76. – P. 1–13.
- Bacon A.-M., Durringer Ph., Westway K., Joannes-Boyau R., Zhao J., Bourgon N., Dufour E., Pheng S., Tep S., Ponche J.-L., Barnes L., Blin A., Patole-Edoumba E., Demeter F.** Testing the savannah corridor hypothesis during MIS2: The Boh Dambang hyena site in southern Cambodia // Quatern. Intern. – 2017. – Vol. 464. – P. 417–439.
- Baryshnikov G.** Late Pleistocene hyena *Crocota ultima ussurica* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) from the Paleolithic site in Geographical Society Cave in the Russian Far East // Proceedings of Zoological Institute RAS. – 2014. – Vol. 318. – P. 197–225.
- DeVries R.P., Sereno P.C., Vidal D., Baumgart S.L.** Reproducible Digital Restoration of Fossils Using Blender // Frontiers in Earth Science. – 2022. – Vol. 10. – 833379.
- Dockner M.** Comparison of *Crocota crocuta crocuta* and *Crocota crocuta spelaea* through computer tomography. – Master Thesis, University of Vienna, Vienna, 2006. – 68 p.
- Hamm C.A., Hampe O., Mews J., Gunter Ch., Milke R., Witzmann F., Savic L.J., Hecht L., Meister S., Hamm B., Asbach P., Diekhoff T.** Quantitative dual-energy CT as a nondestructive tool to identify indicators for fossilized bone in vertebrate paleontology // Scientific Reports. – 2022. – Vol. 12. – 16407.
- Khatsenovich A.M., Tserendagva Ya., Bazargur D., Marchenko D.V., Rybin E.P., Klementiev A.M., Shelepaev R.A., Gunchinsuren B., Olsen J.W., Derevianko A.P.** Shelter in an extreme environment: the

Pleistocene occupation of Tsagan Agui Cave in the Gobi Desert // *Antiquity*. – 2022. – Vol. 96 (388). – P. 989–997.

Lewis M.E., Werdelin L. A revision of the genus *Crocota* (Mammalia, Hyaenidae) // *Palaeontographica, Abteilung A: Palaeozoology – Stratigraphy*. – 2022. – Vol. 322 (1–4). – P. 1–115.

Odsuren D., Janz L., Fox W., Bukhchuluun D. Otson Tsokhio and Zuun Shovkh: the Initial Upper Paleolithic in Eastern Mongolia // *J. of Paleolithic Archaeol.* – 2023. – Vol. 6. – e10.

Stiner M.C. Comparative ecology and taphonomy of spotted hyenas, humans, and wolves in Pleistocene Italy // *Revue de Paléobiologie, Genève*. – 2004. – Vol. 23 (2). – P. 771–785.

Rao H., Yang Y., Liu J., Westbury M.V., Zhang C., Shao Q. Palaeoproteomic analysis of Pleistocene cave hyenas from east Asia // *Scientific Reports*. – 2020. – Vol. 10 (1). – e16674.

Turner Ch.G., Ovodov N.D., Pavlova O.V. Animal teeth and human tools. – Cambridge Univ. Press, 2013. – 490 p.

Vinuesa V., Iurino D.A., Madurell-Malapeira J., Liu J., Fortuny J., Sardella R., Alba D.M. Inferences of social behaviour in bone-cracking hyaenids (Carnivora, Hyaenidae) based on digital paleoneurological techniques: Implications for human – carnivoran interactions in the Pleistocene // *Quatern. Intern.* – 2016. – Vol. 413. – P. 7–14.

Werdelin L., Solounias N. The Hyaenidae: Taxonomy, systematics and evolution // *Fossils and Strata*. – 1991. – Vol. 30. – P. 1–104.

Westbury M.V., Hartmann S., Barlow A., Preick M., Ridus B., Nagel D., Rathgeber T., Ziegler R., Baryshnikov G., Sheng G., Ludwig A., Wiesel I., Dalen L., Bibi F., Werdelin L., Heller R., Hofreiter M. Hyena paleogenomes reveal a complex evolutionary history of cross-continental gene flow between spotted and cave hyena // *Science Advances*. – 2020. – Vol. 6. – eaay0456.

Zavala E.I., Jacobs Z., Vernet B., Shunkov M.V., Kozlikin M.B., Derevianko A.P., Essel E., De Filippo C., Nagel S., Richter J., Romagné F., Schmidt A., Li B., O’Gorman K., Slon V., Kelso J., Pääbo S., Roberts R.G., Meyer M. Pleistocene sediment DNA reveals hominin and faunal turnovers at Denisova Cave // *Nature*. – 2021. – Vol. 595. – P. 399–403.

Grunert J., Lehmkuhl F., Walther M. Paleoclimatic evolution of the Uvs Nuur basin and adjacent areas (western Mongolia) // *Quaternary International*. – 2000. – № 65–66. – P. 171–192.

References

Belyaeva E.I. Materials on Characteristic of Late Tertiary north-western Mongolia. *Proceedings of Mongolian Communications*, 1937. Vol. 33. P. 5–52. (In Russ.).

Ovodov N.D. Pleistotsenovaya fauna peshchery Tsagan-Agui (MNR). In *Prirodnye usloviya, istoriya, kul'tura Zapadnoi Mongolii i sopredel'nykh regionov. Tezisy pyatoi mezhdunarodnoi konferentsii*, g. Khovd, Mongolia. Tomsk, 2001. P. 146–147. (In Russ.).

Okladnikov A.P., Troitskiy S.L. K izucheniyu chetvertichnykh otlozheniy i paleolita Mongolii. *Bulletin of the Committee of Quaternary study*, 1967. No. 1. P. 3–30. (In Russ.).

Okladnikov A.P., Vasilievskiy R.S. Novye arkhologicheskie issledovaniya na Arshan Khade v Mongolii. *Izvestiya SBAS USSR, Series of Social Sciences*, 1982. Vol. 2 (6). P. 105–110. (In Russ.).

Arsznov B.M., Lundrigan B.L., Holekamp K.E., Sakai S.T. Sex and the Frontal Cortex: A Developmental CT Study in the Spotted Hyena. *Brain, Behavior and Evolution*, 2010. Vol. 76. P. 1–13.

Bacon A.-M., Düringer Ph., Westway K., Joannes-Boyau R., Zhao J., Bourgon N., Dufour E., Pheng S., Tep S., Ponche J.-L., Barnes L., Blin A., Patole-Edoumba E., Demeter F. Testing the savannah corridor hypothesis during MIS2: The Boh Dambang hyena site in southern Cambodia. *Quaternary International*, 2018. Vol. 464. P. 417–439.

Baryshnikov G. Late Pleistocene hyena *Crocota ultima ussurica* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) from the Paleolithic site in Geographical Society Cave in the Russian Far East. *Proceedings of Zoological Institute RAS*, 2014. Vol. 318. P. 197–225.

DeVries R.P., Sereno P.C., Vidal D., Baumgart S.L. Reproducible Digital Restoration of Fossils Using Blender. *Frontiers in Earth Science*, 2022. Vol. 10. 833379.

Dockner M. Comparison of *Crocota crocuta crocuta* and *Crocota crocuta spelaea* through computer tomography. Master Thesis, University of Vienna, Vienna, 2006. 68 p.

Hamm C.A., Hampe O., Mews J., Gunter Ch., Milke R., Witzmann F., Savic L.J., Hecht L., Meister S., Hamm B., Asbach P., Diekhoff T. Quantitative dual-energy CT as a nondestructive tool to identify indicators for fossilized bone in vertebrate paleontology. *Scientific Reports*, 2022. Vol. 12. 16407.

Khatsenovich A.M., Tserendagva Ya., Bazargur D., Marchenko D.V., Rybin E.P., Klementiev A.M., Shelepaev R.A., Gunchinsuren B., Olsen J.W., Derevianko A.P. Shelter in an extreme environment: the Pleistocene occupation of Tsagan Agui Cave in the Gobi Desert. *Antiquity*, 2022. Vol. 96 (388). P. 989–997.

Lewis M.E., Werdelin L. A revision of the genus *Crocota* (Mammalia, Hyaenidae). *Palaeontographica, Abteilung A: Palaeozoology – Stratigraphy*, 2022. Vol. 322 (1–4). P. 1–115.

Odsuren D., Janz L., Fox W., Bukhchuluun D. Otson Tsokhio and Zuun Shovkh: the Initial Upper Paleolithic in Eastern Mongolia. *Journal of Paleolithic Archaeology*, 2023. Vol. 6. e10.

Stiner M.C. Comparative ecology and taphonomy of spotted hyenas, humans, and wolves in Pleistocene Italy. *Revue de Paléobiologie, Genève*, 2004. Vol. 23 (2). P. 771–785.

Rao H., Yang Y., Liu J., Westbury M.V., Zhang C., Shao Q. Palaeoproteomic analysis of Pleistocene cave hyenas from east Asia. *Scientific Reports*, 2020. Vol. 10 (1). e16674.

Turner Ch.G., Ovodov N.D., Pavlova O.V. Animal teeth and human tools. Cambridge Univ. Press, 2013. 490 p.

Vinuesa V., Iurino D.A., Madurell-Malapeira J., Liu J., Fortuny J., Sardella R., Alba D.M. Inferences of social behaviour in bone-cracking hyaenids (Carnivora, Hyaenidae) based on digital paleoneurological techniques: Implications for human – carnivoran interactions in the Pleistocene. *Quaternary International*, 2016. Vol. 413. P. 7–14.

Werdelin L., Solounias N. The Hyaenidae: Taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata*, 1991. Vol. 30. P. 1–104.

Westbury M.V., Hartmann S., Barlow A., Preick M., Ridus B., Nagel D., Rathgeber T., Ziegler R., Baryshnikov G., Sheng G., Ludwig A., Wiesel I., Dalen L., Bibi F., Werdelin L., Heller R., Hofreiter M. Hyena paleogenomes reveal a complex evolutionary history of cross-continental gene flow between spotted and cave hyena. *Science Advances*, 2020. Vol. 6. eaay0456.

Zavala E.I., Jacobs Z., Vernot B., Shunkov M.V., Kozlikin M.B., Derevianko A.P., Essel E., De Filippo C.,

Nagel S., Richter J., Romagné F., Schmidt A., Li B., O’Gorman K., Slon V., Kelso J., Pääbo S., Roberts R.G., Meyer M. Pleistocene sediment DNA reveals hominin and faunal turnovers at Denisova Cave. *Nature*, 2021. Vol. 595. P. 399–403.

Grunert J., Lehmkuhl F., Walther M. Paleoclimatic evolution of the Uvs Nuur basin and adjacent areas (western Mongolia). *Quaternary International*, 2000. No. 65–66. P. 171–192.

Хаценович А.М. <https://orcid.org/0000-0002-8093-5716>

Клементьев А.М. <https://orcid.org/0000-0002-2129-7072>

Рыбин Е.П. <https://orcid.org/0000-0001-7434-2757>

Чистяков П.В. <https://orcid.org/0000-0001-7036-7092>

Дата сдачи рукописи: 27.10.2024 г.