

А. С. Колясникова^{1✉}, А. С. Колясникова¹,
Ю. В. Срывкина¹, С. В. Баранова²

¹Институт археологии и этнографии СО РАН
Новосибирск, Россия

²Институт химической биологии и фундаментальной медицины им. Д. Г. Кнорре СО РАН,
Новосибирск, Россия
E-mail: kns0471@gmail.com

Реконструкция видового состава добычи неандертальцев Чагырской пещеры (Алтай) с использованием метода ZooMS

Палеонтологические и зооархеологические исследования материалов среднепалеолитического памятника Чагырская пещера свидетельствуют об охотничьей специализации неандертальцев на степном бизоне (*Bison priscus*), остатки которого составляют более половины морфологически определимых костей в слое 6с. Однако высокая степень фрагментации костного материала ставит вопрос о степени точности такой реконструкции, так как видовому определению поддается крайне малая доля остатков – 2,5 %. Для верификации таксономического спектра добычи в настоящей работе применен сравнительный подход, основанный на сопоставлении трех выборок костей со следами разделки: морфологически определимых остатков (188 экз.), костей, определимых до размерного класса по толщине кортикального слоя (1 358 экз.) и мелких фрагментированных образцов, идентифицированных методом масс-спектрометрии – ZooMS (30 экз.). Результаты исследования демонстрируют высокую степень согласованности между методами: крупные копытные составляют 72–93 % во всех выборках, а бизон количественно доминирует как среди морфологически определимых костей (89 %), так и среди выборки образцов, определенных при помощи метода ZooMS (68 %). Идентификация 90 % образцов подтверждает применимость метода для плейстоценовых материалов Алтая. Одновременно выявлена потенциальная недопредставленность средних копытных (горный козел, северный олень) среди таксономически определимых по морфологическим признакам костей животных. Доля этих видов (19 %) в выборке, проанализированной при помощи ZooMS, превышает ту, что определена в морфологически определимых остатках (6 и 11 %), что может отражать как различия степени фрагментации костей животных разных размерных категорий, так и методологические различия между традиционным морфологическим и масс-спектрометрическим методами, включая критерии отбора образцов или статистическую погрешность, обусловленную малым размером выборки.

Ключевые слова: ZooMS, зооархеология, средний палеолит, Алтай, неандертальцы, *Bison priscus*, Чагырская пещера.

A. S. Kolyasnikova^{1✉}, A. S. Kolyasnikova¹,
Y. V. Sryvkina¹, S. V. Baranova²

¹Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS
Novosibirsk, Russia

²D. G. Knorre Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine SB RAS
Novosibirsk, Russia
E-mail: kns0471@gmail.com

Reconstructing Diversity of Neanderthal Prey at Chagyrskaya Cave (Altai) by ZooMS Analysis

Paleontological and zooarchaeological analysis of the evidence from the Middle Paleolithic site of Chagyrskaya cave indicate that Neanderthal hunting focused on procuring steppe bison (*Bison priscus*) whose remains comprised more than a half of the morphologically identifiable bones in layer 6c. However, highly fragmented bone evidence raises some questions about the accuracy of such reconstruction, since species can be identified in only a very small share of remains (2.5 %). For verifying the taxonomic spectrum of prey this study applied a comparative approach based on the analysis of three samples of bones with the cut marks: morphologically identifiable remains ($n = 188$), bones identifiable to size group depending on cortical thickness ($n = 1358$), and small fragmented specimens identified using ZooMS ($n = 30$). The results demonstrated a high degree of consistency between the methods: large ungulates constituted 72–93 % across all samples, and bison quantitatively dominated both among the morphologically identifiable bones (89 %) and among the specimens identified by ZooMS (68 %). Successful identification of 90 % of samples confirms applicability of the method

for the Pleistocene evidence from the Altai. Simultaneously, potential underrepresentation of medium-sized ungulates (ibex, reindeer) among the morphologically identifiable animal bones was detected. The share of these species (19 %) in the ZooMS-analyzed sample exceeded the share which was identified in the morphologically identifiable remains (6 and 11 %), which may reflect both different fragmentation of bones from animals of different size categories and methodological differences between the traditional morphological methods and methods of mass spectrometry, including the criteria for sample selection and statistical error due to small sample size.

Keywords: ZooMS, zooarchaeology, Middle Paleolithic, Altai, Neanderthals, *Bison priscus*, Chagyrskaya cave.

Введение

Неандертальцы были одними из первых представителей рода *Homo*, демонстрировавших устойчивую охотничью специализацию на крупных копытных. Разные группы неандертальцев, селившихся на территории Западной и Восточной Европы, предпочитали охотиться, например, на бизонов [Farizy et al., 1994; Baryshnikov, Hoffecker, 1994], лошадей [Schild et al., 2000] или благородных оленей [Valensi, Psathi, 2004]. Наличие видовых спектров со значительным преобладанием одного таксона в сочетании с наличием следов разделки свидетельствует о выборочной охоте преимущественно на один вид животных в пределах определенной территории.

Для Алтая единственным памятником с подобными свидетельствами охотничьей специализации неандертальцев на одном таксоне является Чагырская пещера. Эта стоянка неандертальцев расположена в северо-западном Алтае в долине р. Чарыш и представляет собой один из ключевых памятников среднего палеолита региона, связанный с неандертальскими индустриями сибирячихинского варианта микролитической традиции [Междисциплинарные..., 2018; Salazar-García et al., 2021]. Охотничьи предпочтения древних охотников, селившихся в Чагырской пещере, характеризуются выраженной специализацией на добыче степного бизона (*Bison priscus*), остатки которого количественно доминируют в фаунистическом комплексе слоя бв, где также отмечена высокая концентрация каменных артефактов и фаунистических остатков со следами антропогенного воздействия [Междисциплинарные исследования..., 2018; Колясникова и др., 2025]. Однако высокая степень фрагментации костного материала, при которой лишь 2,5 % остатков поддаются морфологическому определению, актуализирует вопрос о методологической достоверности такой реконструкции.

Для преодоления методологических ограничений, связанных с высокой долей неопределимых костей, которые затрудняют достоверную реконструкцию видового состава добычи и интерпретацию стратегий жизнеобеспечения древних людей, в современной зооархеологии все более активно применяется метод ZooMS (Zooarchaeology by Mass Spectrometry), основанный на масс-спектрометрическом анализе пептидов коллагена I типа [Brown et al., 2020], полученных после ферментативного расщепления. Этот подход позволяет определять таксономическую принадлежность костных фрагментов, лишенных диагностических морфологических признаков. Особую значимость

применение ZooMS приобретает при анализе мелких и сильно фрагментированных костей с антропогенными модификациями, включая порезы, которые напрямую связаны с деятельностью человека.

Целью настоящего исследования является верификация оценки таксономического спектра добычи неандертальцев Чагырской пещеры с применением метода ZooMS. Работа направлена на выявление и оценку смещения в представленности видов, которое может возникать вследствие методологических ограничений традиционного подхода к видовому определению костных остатков по морфологическим признакам.

Материалы и методы

Материалом для исследования является фаунистическая коллекция из слоя бв Чагырской пещеры, сформированная в результате раскопок памятника, проводившихся под руководством д-ра ист. наук С. В. Маркина с 2007 по 2015 г. Коллекции памятника времени конца МИС 4 – начала МИС 3 включают ансамбли каменных артефактов, соответствующих сибирячихинской индустрии Горного Алтая, многочисленные коллекции костяных орудий, а также самую представительную антропологическую коллекцию неандертальских остатков в регионе [Колобова, Чабай, Маркин, 2016; Шалагина и др., 2020; Gicqueau et al., 2026].

Коллекция костных остатков крупных млекопитающих состоит из 42 955 целых и фрагментированных костей и зубов, из которых 1 129 экз. определимы до вида, рода или семейства животных. Среди остатков травоядных животных преобладают кости *Bison priscus* (536 экз.), составившие более половины определимых находок, также были идентифицированы остатки *Capra sibirica*, *Ovis ammon*, *Equus ovodovi/ferus*, *Saiga/Procapra*, в меньшем количестве встречаются кости и зубы *Coelodonta antiquitatis*, *Mammuthus primigenius*, *Rangifer tarandus*, *Cervus elaphus*. Среди хищников наиболее многочисленны остатки *V. vulpes*, *Canis lupus*, *Cuon alpinus*, *Vulpes corsak* и *C. crocuta spelaea* [Междисциплинарные исследования..., 2018].

В рамках настоящего исследования из общего объема палеонтологического материала слоя бв были отобраны костные остатки, имеющие на поверхности диагностические следы охотничьей деятельности древних людей – порезы от каменных орудий. Для поиска и определения следов разделки – порезов, поверхность костей изучалась с использованием ручной линзы (×30) при контрастном освещении под острым углом. Порезы на костях были определены



Рис. 1. Кости животных со следами разделки из слоя бв Чагырской пещеры, отобранные для ZooMS анализа.

в соответствии их с общепринятым в специализированной научной литературе морфологическим описанием [Binford, 1981]. Эти следы являются результатом контакта режущего края каменного орудия с поверхностью кости, происходящего в процессе разделки туши (снятие шкуры, отделение мышц и сухожилий, расчленение скелета) и являются наиболее достоверным свидетельством охотничьей деятельности древних людей. В поперечном сечении порезы, как правило, имеют узкую V- или \ /-образную форму. Отобранные кости были разделены по степени морфологической сохранности, определяющей возможности таксономической идентификации, после чего были сформированы три выборки.

Первая выборка (188 экз.) включает костные остатки, поддающиеся таксономическому определению до рода или вида животного на основании морфологических признаков (форма и размер диафиза, строение суставных поверхностей). Она представляет зооархеологический материал, традиционно используемый для реконструкции охотничьего спектра.

Вторая выборка (1 358 экз.) состоит из фрагментов, не сохранивших диагностических морфологических признаков для видовой идентификации, но определяемых до размерного класса животных на основании толщины кортикального слоя диафиза. Классификация по размерным категориям проводилась в соответствии

с подходом Г. Банна [Bunn, 1982]: мелкие (I–II; масса тела < 100 кг, например, сайгак, лисица), средние (III; 100–340 кг, сибирский горный козел, архар и др.) и крупные животные (IV; > 340 кг, бизон, лошадь, марал и др.).

Для формирования третьей выборки случайным образом были отобраны 30 образцов мелких неопределимых костных фрагментов со следами разделки (рис. 1), не поддающихся морфологической идентификации даже до размерного класса вследствие высокой степени фрагментации и/или плохой сохранности. Отобранные образцы были проанализированы с применением метода ZooMS (Zooarchaeology by Mass Spectrometry). Пробоподготовка и интерпретация результатов анализа ZooMS были проведены в лаборатории «Археозоология Сибири и Центральной Азии» (ZooSCAN) ЦКП «Геохронология кайнозоя» ИАЭТ СО РАН. Получение масс-спектров осуществлялось в Центре масс-спектрометрического анализа при ИХБФМ СО РАН с использованием

масс-спектрометра Bruker Autoflex Speed (Bruker Daltonics). Методика ZooMS основана на анализе пептидных последовательностей белка коллагена, позволяющем осуществлять таксономическую идентификацию остатков костей животных. Коллаген, полученный из археологических образцов, подвергается ферментативному расщеплению специфической протеазой (трипсином), после чего формируется набор маркерных пептидов (P1, A, A', B, C, P2, D, E, F, F', G, G'), регистрируемых с помощью масс-спектрометрии. Протокол пробоподготовки базируется на методике, разработанной М. Бакли и соавторами [Buckley et al., 2009] и позднее дополненной С. Браун и коллегами [Brown et al., 2020]. Получение масс-спектров осуществляли с помощью метода MALDI-TOF MS (времяпролетная масс-спектрометрия с матрично-активированной лазерной десорбцией / ионизацией) в отраженном режиме, в диапазоне масс от 900 до 4000 Да.

У всех трех выборок был сопоставлен таксономический состав (определения до видов, семейств или размерных категорий животных) с целью установить, какие таксоны могут быть систематически недопредставленными вследствие высокой степени фрагментации костного материала, и тем самым подтвердить или опровергнуть интерпретацию Чагырской пещеры как стоянки, специализированной на добыче крупных копытных.

Результаты

Определимые кости. Всего было определено и отобрано 188 экз. таксономически определимых костей животных с порезами из слоя бв Чагырской пещеры. Наибольшая доля древних следов разделки отмечена у остатков бизона, что составило 89 % (168 экз.) таксономически определимых костей с порезами. Порезы определены на 7 костях лошади, что составило 4 % выборки, а доли костных остатков с порезами у других видов животных – северный олень, марал, сибирский горный козел, архар, волк, лисица, бобр, заяц, не превышают 2 % (рис. 2, А).

Кости, определимые до размерного класса животного. В фаунистической коллекции плейстоценового слоя бв/1 Чагырской пещеры удалось определить до размерного класса животных 1 358 костных остатков с порезами. Было установлено, что среди костей с порезами значительно преобладают остатки крупных животных – их доля составила 88 % (1 203 экз.). Плотность и толщина кортикального слоя этих костей позволяют определить их принадлежность к крупным копытным животным. В меньшей степени представлены остатки животных средних размеров – 11 % (145 экз.), а к мелким животным был отнесен лишь 1 % образцов (10 экз.) (рис. 2, Б).

Результаты анализа ZooMS. Масс-спектрометрические профили пептидов коллагена были полу-

чены для всех отобранных для анализа 30 образцов. Только три костных фрагмента из выборки показали плохую сохранность коллагена, что не позволило идентифицировать таксономическую принадлежность. Исследованные образцы показывают высокую степень таксономической идентификации, так как у большинства из них (16 экз.) определено от 5 до 7 диагностических пептидов, у 8 образцов их определено от 7 до 10. У 9 образцов было определено от 1 до 4 диагностических пептидов. Во всех образцах кроме трех костей с плохой сохранностью коллагена, определены пептиды P1, B, D. Пептиды G' и F присутствовали в 16 и 15 образцах соответственно. Пептид E не был обнаружен ни в одном из образцов, а пептид G идентифицирован лишь в одном случае. Всего 22 из 30 образцов костей нам удалось идентифицировать до рода животных и 5 образцов до семейства. Согласно результатам анализа ZooMS, в исследуемой выборке количественно доминируют остатки бизона – к нему отнесены 15 образцов. От волка и лошади определены по одному образцу кости. Четыре костных фрагмента принадлежат горному козлу или северному оленю и одна кость – архару или сайгаку. Еще 6 костей определены до семейств Cervidae или Bovidae. Таким образом, весь набор костей животных, определенный методом ZooMS преимущественно представлен образцами, относящимися к средним и крупным копытным и лишь одной костью хищника – волка. Все образцы

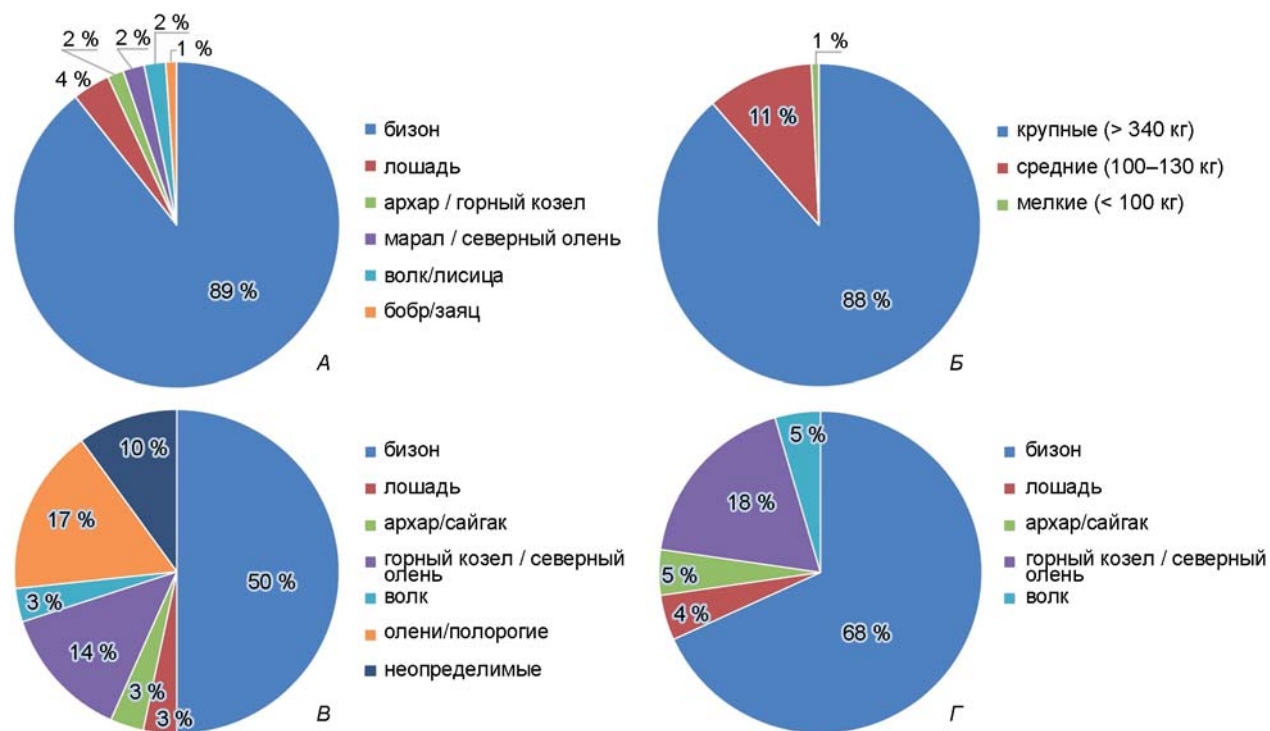


Рис. 2. Соотношение костных остатков со следами разделки из слоя бв Чагырской пещеры.

А – определимые до вида/рода животных по морфологическим признакам; Б – определимые до размерной категории животных; В – результаты анализа ZooMS морфологически неопределимых костных остатков (30 экз.); Г – результаты анализа ZooMS морфологически неопределимых костных остатков (исключая образцы с идентификацией до уровня семейства и шире) (22 экз.).

имеют древние порезы и, следовательно, связаны с разделкой туш животных неандертальцами. Если учесть все проанализированные образцы, включая те, где коллагена оказалось недостаточно для проведения таксономических определений, то доля бизона составляет 50 % выборки (рис. 2, В). Однако без учета образцов с плохой сохранностью коллагена (3 экз.) и тех, для которых удалось провести определения лишь на уровне семейств Cervidae и Bovidae (5 экз.), позволяющие соотнести их практически со всеми видами копытных, чьи остатки представлены в коллекции, то доля бизона возрастает до 68 % (рис. 2, Г).

Сравнение выборок. Во всех трех выборках костей со следами разделки наибольшую долю составили костные остатки крупных копытных (72–93 %). Среди определимых костей с порезами, как и в случайной выборке для анализа ZooMS, количественно доминируют остатки бизона, составившие 89 и 68 % (рис. 2) соответственно. В выборке костей, определимых до размерной категории животного, преобладает доля остатков крупных копытных животных (88 %), к которым относятся бизон, лошадь и марал. Учитывая видовой спектр слоя бв, согласно которому половина определимых остатков принадлежат бизону, а лошадь и марал составляют менее 10 %, можно заключить, что большинство этих костей принадлежат бизону, как и в двух других выборках. Следует отметить, что в третьей выборке, согласно результатам анализа ZooMS, доля остатков средних копытных выше (ок. 19 %), чем в двух других (6 и 11 %).

Заключение

Полученные результаты подтверждают интерпретацию Чагырской пещеры как стоянки древних охотников, специализированных на добыче крупных копытных, в первую очередь степного бизона. Низкая представленность других видов в морфологически определимой выборке костей с порезами свидетельствует о второстепенной роли этих таксонов в рационе неандертальцев. Одновременно с этим результаты анализа ZooMS указывают на более высокую долю средних копытных, в первую очередь горного козла и/или северного оленя (ок. 19 % выборки), по сравнению с их представленностью среди определимых остатков с порезами (менее 2 % для каждого вида). Это расхождение может быть обусловлено несколькими факторами. Во-первых, малый объем ZooMS-выборки (30 экз.) относительно двух других выборок (188 и 1 358 экз.) увеличивает статистическую погрешность. Во-вторых, методологические различия между традиционным морфологическим анализом и масс-спектрометрией проявляются в критериях отбора образцов: для анализа ZooMS целенаправленно отбирались наиболее фрагментированные костные остатки, не поддающиеся морфологической идентификации даже до размерного класса. Такие мелкие фрагменты

с большей вероятностью могут происходить от костей средних копытных, которые характеризуются меньшей толщиной кортикального слоя и, следовательно, более подвержены интенсивной фрагментации в результате тафономических процессов и антропогенного воздействия при разделке туш. Тем не менее бизон остается количественно доминирующим промысловым видом. Низкая представленность лошади и других крупных травоядных, обладающих сопоставимым с бизоном количеством мяса и жира, а также низкая доля костей со следами разделки, принадлежащих другим копытным животным, хищникам и мелким млекопитающим, свидетельствуют об их второстепенной роли в рационе неандертальцев и отражают эпизодическую охоту древних обитателей Чагырской пещеры на этих животных на фоне охотничьей специализации на бизоне.

Успешная идентификация 90 % образцов (27 из 30 экз.) с хорошей сохранностью коллагена продемонстрировала высокую эффективность метода ZooMS для определения таксономического спектра добычи древних охотников. Метод позволил выявить потенциальную недостаточную представленность средних копытных в видовом составе добычи, определенном по морфологическим признакам костей, что открывает перспективы для более детального исследования роли этой размерной категории животных в рационе неандертальцев Чагырской пещеры.

Финансирование

Исследование проведено при финансовой поддержке проекта РНФ № 25-28-00605 «Стратегии использования животных ресурсов неандертальцами Чагырской пещеры в позднем среднем палеолите Алтая».

Благодарности

Авторы выражают благодарность канд. биол. наук С. К. Васильеву за предоставление данных видовых определений фаунистических остатков из Чагырской пещеры и д-ру ист. наук К. А. Колобовой за помощь в работе с текстом статьи.

Список литературы

- Колобова К. А., Маркин С. В., Чабай В. П. Костяные ретушеры в среднепалеолитических комплексах Чагырской пещеры // Теория и практика археологических исследований. – 2016. – № 4 (16). – С. 35–39.
- Колясникова А. С., Рендю У., Колобова К. А., Маркин С. В. Охота неандертальцев Чагырской пещеры на бизонов: отбор и транспортировка добычи // *Camera praehistorica*. – 2025. – Т. 15, № 2. – Р. 8–25.
- Междисциплинарные исследования Чагырской пещеры – стоянки среднего палеолита Алтая / А. П. Деревянко, С. В. Маркин, К. А. Колобова, В. П. Чабай, Н. А. Рудая, Б. Виола, А. П. Бужилова, М. Б. Медникова, С. К. Васильев, В. С. Зыкин, В. С. Зыкина, В. С. Зажигин, А. О. Вольвах,

Р. Г. Робертс, З. Якобс, Б. Ли. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2018. – 468 с.

Шалагина А. В., Колобова К. А., Чистяков П. В., Кривошапкин А. И. Применение трехмерного геометрико-морфометрического анализа для изучения артефактов каменного века // *Stratum plus. Археология и культурная антропология*. – 2020. – № 1. – С. 343–358.

Baryshnikov G., Hoffecker J. F. Mousterian hunters of the NW Caucasus: preliminary results of recent investigations // *J. of Field Archaeology*. – 1994. – Vol. 21, N 1. – P. 1–14.

Binford L. R. *Bones: Ancien Men and Modern Myths. Studies in Archaeology*. – San Diego (Californie): Academic Press, 1981. – 312 p.

Brown S., Hebestreit S., Wang N., Boivin N., Douka K., Korzow K., Richter K. Zooarchaeology by Mass Spectrometry (ZooMS) for bone material – Acid insoluble protocol v1 (preprint) // *Protocols. IO*. – 2020. – doi:10.17504/protocols.io.bf43jqyn

Buckley M., Collins M., Thomas-Oates J., Wilson J. C. Species identification by analysis of bone collagen using matrix-assisted laser desorption/ionisation time-of-flight mass spectrometry // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. – 2009. – Vol. 23, N 23. – P. 3843–3854. – doi:10.1002/rcm.4316

Bunn H. T. Meat-eating and human evolution: Studies on the diet and subsistence patterns of Plio-Pleistocene hominids in East Africa. PhD thesis. – Department of Anthropology, Univ. of California, Berkeley, 1982. – 1028 p.

Farizy C., David F., Jaubert J., Eisenmann V. Hommes et bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne). – Paris: CNRS éditions, 1994. – 267 p.

Gicqueau A., Maureille B., Costamagno S., Kolobova K., Rendu W., Markin S., Viola B. The dentognathic material of the Neanderthals from Chagyrskaya (Altai, Russia): Morphology and paleobiology // *J. of Human Evol.* – 2026. – Vol. 212. – 103808.

Salazar-García D. C., Power R. C., Rudaya N., Kolobova K., Markin S., Krivoschapkin A., Henry A. G., Richards M. P., Viola B. Dietary Evidence from Central Asian Neanderthals: a Combined Isotope and Plant Microremains Approach at Chagyrskaya Cave (Altai, Russia) // *J. of Human Evol.* – 2021. – Vol. 156. – P. 102985.

Schild R., Tomaszewski A. J., Sulgostowska Z., Gautier A., Bluszcz A., Bratlund B., Mojski J. The Middle Palaeolithic kill-butcher site of Zwolen, Poland // *Toward Modern Humans: the Yabrudian and Micoquian 400–50 kyears ago*. Oxford: Archaeopress, 2000. – P. 189–207.

Valensi P., Psathi E. Faunal exploitation during the Middle Palaeolithic in south-eastern France and north-western Italy // *Intern. J. of Osteoarchaeology*, 2004. Vol. 14, N 3–4. P. 256–272.

References

Baryshnikov G., Hoffecker J. F. Mousterian hunters of the NW Caucasus: preliminary results of recent investigations. *J. of Field Archaeology*, 1994. Vol. 21, No. 1. P. 1–14.

Binford L. R. *Bones: Ancien Men and Modern Myths. Studies in Archaeology*. San Diego (Californie): Academic Press, 1981. 312 p.

Brown S., Hebestreit S., Wang N., Boivin N., Douka K., Korzow K., Richter K. Zooarchaeology by Mass Spectrometry

(ZooMS) for bone material – Acid insoluble protocol v1 (preprint). *Protocols. IO*. 2020. doi:10.17504/protocols.io.bf43jqyn

Buckley M., Collins M., Thomas-Oates J., Wilson J. C. Species identification by analysis of bone collagen using matrix assisted laser desorption/ionisation time of flight mass spectrometry. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2009. Vol. 23 (23). P. 3843–3854. doi:10.1002/rcm.4316

Bunn H. T. Meat-eating and human evolution: Studies on the diet and subsistence patterns of Plio-Pleistocene hominids in East Africa: PhD thesis. Univ. of California, Berkeley, 1982. 1028 p.

Derevianko A. P., Markin S. V., Kolobova K. A., Chabai V. P., Rudaja N. A., Viola B., Buzhilova A. P., Mednikova M. B., Vasiliev S. K., Zykin V. S., Zykina V. S., Zazhigin V. S., Volvakh A. O., Roberts R. G., Jakobs Z., Li B. Mezhdisciplinarnye issledovaniya Chagyrskoj peshchery – stojanki srednego paleolita Altaja. Novosibirsk: IAET SB RAS Publ., 2018. (In Russ.).

Farizy C., David F., Jaubert J., Eisenmann V. Hommes et bisons du Paléolithique moyen à Mauran (Haute-Garonne). – Paris: CNRS éditions, 1994. – 267 p.

Gicqueau A., Maureille B., Costamagno S., Kolobova K., Rendu W., Markin S., Viola B. The dentognathic material of the Neanderthals from Chagyrskaya (Altai, Russia): Morphology and paleobiology. *J. of Human Evol.*, 2026. Vol. 212. 103808.

Kolobova K. A., Markin S. V., Chabai V. P. Bone retouchers in the Middle Paleolithic complexes of Chagyrskaya cave. *Theory and practice of archaeological research*, 2016. No. 4 (16). P. 37–42. (In Russ.).

Koliasnikova A. S., Rendu W., Markin S. V., Kolobova K. A. Prey Selection and Transport Patterns in Neanderthal Bison Hunting: Evidence from Chagyrskaya Cave. *Camera praehistorica*. 2025. Vol. 15, No. 2. P. 8–25. (In Russ.).

Salazar-García D. C., Power R. C., Rudaya N., Kolobova K., Markin S., Krivoschapkin A., Henry A. G., Richards M. P., Viola B. Dietary Evidence from Central Asian Neanderthals: a Combined Isotope and Plant Microremains Approach at Chagyrskaya Cave (Altai, Russia). *J. of Human Evol.*, 2021. Vol. 156. 102985.

Schild R., Tomaszewski A. J., Sulgostowska Z., Gautier A., Bluszcz A., Bratlund B., Mojski J. The Middle Palaeolithic kill-butcher site of Zwolen, Poland. In *Toward Modern Humans: the Yabrudian and Micoquian 400–50 kyears ago*. Oxford: Archaeopress, 2000. P. 189–207.

Shalagina A. V., Kolobova K. A., Chistyakov P. V., Krivoschapkin A. I. Primenenie trekhmernogo geometriko-morfometricheskogo analiza dlya izucheniya artefaktov kamennogo veka. *Stratum plus. Arheologiya i kul'turnaya antropologiya*. – 2020. – No. 1. – S. 343–358.

Valensi P., Psathi E. Faunal exploitation during the Middle Palaeolithic in south-eastern France and north-western Italy. *Intern. J. of Osteoarchaeology*, 2004. Vol. 14, No. 3–4. P. 256–272.

Колясникова Анастасия С.

<https://orcid.org/0000-0002-6356-3738>

Колясникова Анна С. <https://orcid.org/0000-0003-2278-5948>

Срывкина Ю. В. <https://orcid.org/0009-0007-4532-5860>

Баранова С. В. <https://orcid.org/0000-0001-9228-3025>

Дата сдачи рукописи: 30.05.2026 г.