

УДК 595.32;562

## НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА СТАРЫЕ ОБРАЗЦЫ: ОСТАТКИ ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С МУМИФИЦИРОВАННЫМИ ТУШАМИ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КВАРТЕРА

© 2019 г. А. А. Котов<sup>a, b, \*</sup>, А. Н. Неретина<sup>a, \*\*</sup>, А. А. Жаров<sup>a, c, \*\*\*</sup>, Е. И. Изюмова<sup>a, \*\*\*\*</sup>,  
Г. Г. Боескоров<sup>d, \*\*\*\*\*</sup>, П. А. Косинцев<sup>e, \*\*\*\*\*</sup>, Ф. К. Шидловский<sup>f, \*\*\*\*\*</sup>

<sup>a</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Москва 119071, Россия

<sup>b</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань 420008, Россия

<sup>c</sup>Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва 119334, Россия

<sup>d</sup>Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск 677980, Россия

<sup>e</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург 620144, Россия

<sup>f</sup>ООО “Наш Ледниковый Период”, Москва 129223, Россия

\*e-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru

\*\*e-mail: neretina-anna2017@yandex.ru

\*\*\*e-mail: antzhar.ipee@yandex.ru

\*\*\*\*e-mail: izymova\_e@mail.ru

\*\*\*\*\*e-mail: gboeskorov@mail.ru

\*\*\*\*\*e-mail: kpa@ipae.uran.ru

\*\*\*\*\*e-mail: ikirillova@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.02.2019 г.

После доработки 03.03.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.

Одним из важных источников знаний о природной среде квартера являются сохранившиеся в вечной мерзлоте северной Сибири и севера Северной Америки остатки трупов млекопитающих с сохранившимися мягкими тканями. Однако потенциал этого источника информации еще далеко не исчерпан. Цель данной работы – выявить и изучить остатки пресноводных беспозвоночных из шерсти и кишечника крупных плейстоценовых млекопитающих, образцы которых хранятся в музейных коллекциях. Нами исследовано содержимое кишечника двух мамонтов, шерсть двух других мамонтов, одного шерстистого носорога, четырех бизонов и двух лошадей. Остатки беспозвоночных найдены в содержимом кишечника двух мамонтов, шерсти двух мамонтов и шерстистого носорога, в то время как в шерсти бизонов и лошадей ничего обнаружено не было. Среди остатков микроскопических животных наибольшим разнообразием отличаются остатки жаброногих ракообразных, а именно: эфиппиумы *Daphnia* sp., *Simoccephalus* sp., головные щиты и створки Chydoridae (Cladocera) и мандибулы щитней (Notostraca). На современном уровне знаний мы способны определить весьма ограниченный набор плейстоценовых жаброногих ракообразных. Исследования современных таксонов с целью создания ключей для определения данных групп могут значительно расширить возможности палеоэкологического анализа.

**Ключевые слова:** плейстоцен, Сибирь, мамонтовая фауна, Branchiopoda, Cladocera

**DOI:** 10.1134/S0044513419100088

Среди объектов палеоэкологических изысканий на севере Евразии и Северной Америки особое место занимают замороженные трупы и остатки трупов млекопитающих мамонтовой фауны, сохранившиеся в многолетнемерзлых породах (Черский, 1891; Шер, 1971; Верещагин, 1979; Верещагин, Михельсон, 1981; Соколов, 1982; Верещагин, Тихонов, 1990; Lister, Sher, 2015). Они

являются “точкой роста” знаний по палеообстоятельствам квартера (Guthrie, 1990) и привлекают внимание как ученых различной специализации, так и ненаучной публики, к четвертичной проблематике.

Каждая из находок представителей мамонтовой фауны изучается самым подробным образом усилиями специалистов из разных областей. Ре-

зультаты таких исследований входят в научный оборот в виде статей (Kosintsev et al., 2012, Kosintsev et al., 2012a; Спасская и др., 2012; Боевский и др., 2013; Boeskorov et al., 2016, 2018) и периодически становятся темой специальных монографий (Верещагин, Михельсон, 1981; Соколов, 1982; Guthrie, 1990; Боевский и др., 2007). В последнее время широко применяются молекулярно-генетические (Shapiro et al., 2004; Barnes et al., 2007; Brown, Barnes, 2015; Lynch et al., 2015), биохимические (Guil-Guerrero et al., 2015) и палеоботанические (Rudaya et al., 2015) методы. Особое внимание уделяется строению волос и шерстного покрова (Чернова и др., 2015), а также содержанию кишечников плейстоценовых млекопитающих (Горлова, 1982; Guthrie, 1990; Косинцев и др., 2010; Van Geel et al., 2011. Kosintsev et al., 2012a). Признан полезным для палеоэкологических реконструкций анализ экскрементов, хотя подобные публикации не столь многочисленны для животных мамонтовой фауны (Van Geel et al., 2011; Kirillova et al., 2016). Находки изучаются с позиций паразитологии и патологии (Гламаздин и др., 2014; Leshchinskiy, 2017; Кириллова, Шидловский, 2018; Сердюк, Машенко, 2018).

В данной публикации мы пытаемся развить подход, который может придать новый импульс изучению остатков млекопитающих из многолетнемерзлых пород Северо-Востока Евразии, хранящихся в различных музейных коллекциях. Начало было положено изучением остатков беспозвоночных из шерсти двух мамонтов, найденных в северо-восточной Якутии (Кириллова и др., 2015; Kirillova et al., 2016a; Котов и др., 2018). Сами туши животных не сохранились; прямые радиоуглеродные датировки показали разновозрастность шерсти и различных органических остатков в ней и, как следствие, ограниченную ценность остатков для реконструкции среды обитания мамонтов. Однако изучение собственно остатков беспозвоночных привело к интересным результатам (Кириллова и др., 2015; Kirillova et al., 2016a; Котов и др., 2018).

Цель данной работы – выявить и изучить пресноводных беспозвоночных из шерсти и кишечника крупных млекопитающих квартала, хранящихся в музейных коллекциях в течение различного, иногда длительного, времени.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили шерсть нескольких мамонтов *Mammuthus* sp. (скорее всего, шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* (Blumenbach))); шерсть шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach)), бизона *Bison* sp. и лошади *Equus* sp. из коллекции Музея Ледникового периода (Национальный альянс Шидловского “Наш Ледниковый период”),

Москва, Института проблем экологии и эволюции РАН, Москва, Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, и Геологического музея им. Н.В. Черского Института геологии алмаза и благородных металлов Сибирского Отделения РАН, Якутск (табл. 1).

Для отбора органических остатков шерсть прочесывали гребнями различного размера, вытряхивая содержимое на листы писчей бумаги (рис. 1). Растительный детрит, заключенный в колтунах, извлекали путем распутывания последних, и высыпания их содержимого на писчую бумагу. Материал не фиксировали и не подвергали никакой предварительной химико-физической обработке. Выборку и предварительный анализ остатков беспозвоночных из образцов проводили с помощью стереомикроскопа Leica MZ 7.5 при различных увеличениях.

Помимо шерсти, мы повторно изучили остатки пресноводных беспозвоночных из содержимого кишечника Монгоченского мамонта и мамон-тенка Люба (присутствие которых отмечено ранее, см. Kosintsev et al., 2012, 2012a) для их точной идентификации.

Пять образцов, в которых найдены остатки беспозвоночных, перечислены в табл. 1. При этом в семи образцах шерсти позднеплейстоценовых и раннеголоценовых млекопитающих никаких остатков беспозвоночных найдено не было:

(1) МЛП F-2362/2. Шерсть мамонта: среднее течение р. Б. Чукочьа, Республика Саха (Якутия);

(2) МЛП F-3246/1. Туша бизона: устье реки Рачуа, северо-западная Чукотка, Чукотский АО, 9100–8640 л.н. (Кириллова и др., 2013; Kirillova et al., 2015);

(3) МЛП F-2884. Дистальная часть задней конечности бизона с мумифицированными мягкими тканями и шерстью; бассейн р. Алазея в р-не пос. Андрюшкино, Республика Саха (Якутия);

(4) МЛП F-117. Шкура бизона: нижнее течение р. Тирехтях, бассейн р. Индигирка, Республика Саха (Якутия);

(5) ИПЭЭ MS-705. Шерсть Мылахчинского бизона: урочище Мылахчын в 45 км ниже пос. Белая Гора Абыйского р-на, на правом берегу р. Индигирка, Республика Саха (Якутия) (Флеров, 1977; Сумина, 1977);

(6) МЛП F-200. Билибинская лошадь, передняя часть жеребенка с шерстью: р. Омолон в районе Мандрикова, прииск Ангарка в 200 км к ЮВ от пос. Билибино, Билибинский р-н., Чукотский АО (Шер и др., 2007; Спасская и др., 2012);

(7) МЛП F-181. Часть задней конечности лошади с мумифицированными мягкими тканями и шерстью: р. Филипповка, бассейн р. Колымы, Чукотский АО.

**Таблица 1.** Остатки пресноводных ракообразных в шерсти и содержимом желудков позднеплейстоценовых и раннеголоценовых млекопитающих мамонтовой фауны

| № | Образец                                                                                                                                                                                                                               | Место находки                                                                                                 | Описание образца                               | Остатки беспозвоночных                                                                                                                                                                                             |
|---|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1 | ИЭРЖ-1591. Содержимое желудка Монгоченского мамонта. Шерсть: $17125 \pm 70$ л.н. (ОхА-17116) и $16690 \pm 70$ л.н. (GrA-35614); содержимое толстого кишечника: $18370 \pm 350$ л.н. (JE-8664). MIS-2                                  | Бассейн р. Монгоче-Яха на северо-востоке Гыданского п-ова, Ямало-Ненецкий Автономный Округ Красноярского Края | Kosintsev et al., 2012                         | Cladocera: <i>Daphnia</i> ( <i>Daphnia</i> ) cf. <i>longispina</i> , <i>Simocephalus</i> sp.                                                                                                                       |
| 2 | ИЭРЖ-1947. Содержимое пищеварительного тракта мамонтенка Люба. Целая мумия. Шерсть: $37150 + 280/-250$ л.н. (GrA-35859); кость: $41910 + 550/-450$ л.н. (GrA-41246); содержимое кишечника: $41700 + 700/-550$ л.н. (GrA-41861). MIS-3 | Верхнее течение р. Юрибей, Гыданский п-ов, Ямало-Ненецкий АО                                                  | Van Geel et al., 2011; Kosintsev et al., 2012a | Cladocera: <i>Daphnia</i> ( <i>Daphnia</i> ) cf. <i>pulex</i>                                                                                                                                                      |
| 3 | ИПЭЭ MS-706. Шерсть Юрибейского мамонта. $10000 \pm 70$ л.н. MIS-1                                                                                                                                                                    | Верхнее течение р. Юрибей, Гыданский п-ов, Ямало-Ненецкий АО                                                  | Соколов, 1982                                  | Cladocera: <i>Daphnia</i> ( <i>Daphnia</i> ) cf. <i>longispina</i> , <i>Acroperus angustatus</i> , <i>Alona quadrangularis</i> , <i>Chydous</i> cf. <i>sphaericus</i>                                              |
| 4 | МЛП F-308. Мамонт, фрагмент туши с шерстью                                                                                                                                                                                            | р. Тирехтях, правый приток р. Индигирка в ее среднем течении                                                  | Не опубликовано                                | Cladocera: <i>Daphnia</i> ( <i>Daphnia</i> ) cf. <i>longispina</i>                                                                                                                                                 |
| 5 | ИГАБМ № 2114. Чурапчинский носорог. Шерсть обнаружена рядом с полным скелетом и мумифицированными остатками мягких тканей. $19500 \pm 120$ л.н. (ГИН-9594). MIS-2                                                                     | Поселок Чурапча, Чурапчинский Улус, Республика Саха                                                           | Лазарев, Тирская, 1975; Гарутт, Боесков, 2001  | Cladocera: <i>Daphnia</i> ( <i>Ctenodaphnia</i> ) <i>magna</i> , <i>Daphnia</i> ( <i>Daphnia</i> ) cf. <i>pulex</i> , <i>D. (D.)</i> cf. <i>longispina</i> ; Notostraca: <i>Lepidurus</i> sp. Ostracoda: gen. sp.? |

Условные обозначения: ИГАБМ — Геологический музей им. Н.В. Черского Института геологии алмаза и благородных металлов Сибирского Отделения РАН, Якутск; ИПЭЭ — Лаборатория исторической экологии, Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва; ИЭРЖ — Институт экологии растений и животных — УрО РАН, Екатеринбург; МЛП — Коллекция ООО “Национальный альянс Шидловского “Ледниковый период”, Москва. MIS — Морская изотопная стадия.

Часть найденных остатков беспозвоночных приклеивали на алюминиевые столики на двусторонний скотч, напыляли золотом и изучали под сканирующими электронными микроскопами Jeol JSM-840A (Jeol, Япония) и CAMSCAN MB 2300 (TESCAN, Чехия).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксономический состав обнаруженных остатков ископаемых беспозвоночных из шерсти и из содержимого кишечника двух мамонтов приведен в табл. 1. Среди остатков микроскопических животных наибольшим разнообразием отлича-

ются таковые жаброногих ракообразных, а именно, эфиппиумы *Daphnia* sp. sp., *Simocephalus* sp., головные щиты и створки Chydoridae (Cladocera) и мандибулы щитней (Notostraca). Помимо них, обнаружены створки Ostracoda, статобласты мшанок и неопределимые фрагменты насекомых (рис. 2, 3).

В изученных образцах шерсти бизонов и лошадей остатки беспозвоночных не обнаружены.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В шерсти плейстоценовых мамонтов и носорога обнаружены многочисленные остатки пресно-

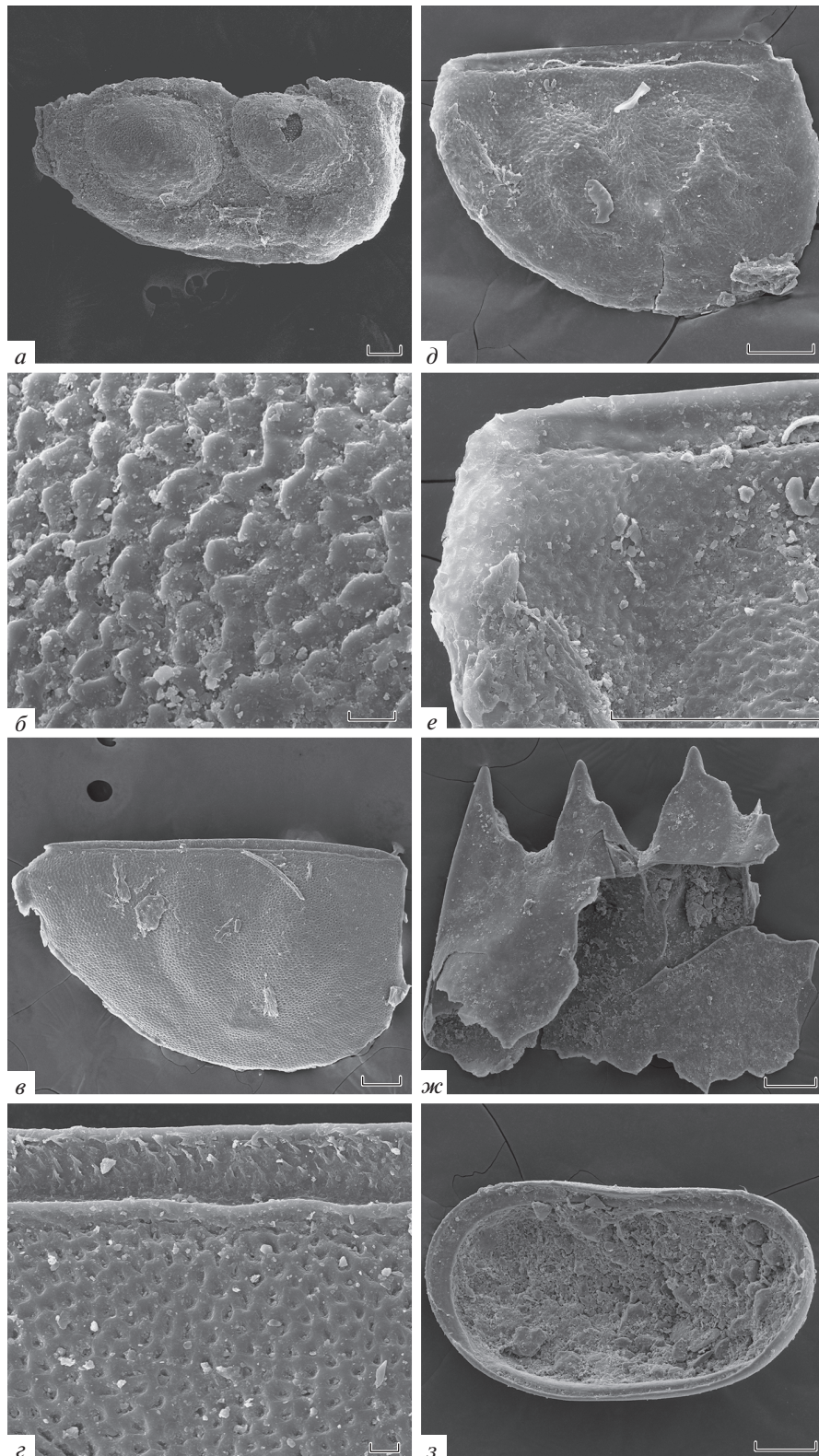


**Рис. 1.** Объекты данного исследования: *а* — исследование содержимого колтунов шерсти мамонта с реки Б. Чукотья, материала для первой публикации по данной тематике (Кириллова и др., 2015); *б* — современное состояние образцов шерсти Юрибейского мамонта, законсервированных с 80-х годов (Соколов, 1982); *в* — мамонтенок Люба (Kosintsev et al., 2012a); *г* — скелет Чурапчинского носорога (Лазарева, Тирская, 1975), шерсть хранится отдельно от скелета; *д* — Билибинская лошадь (Шер и др., 2007), изучение образца С.Б. Селезнёвым, А.В. Шером и Н.Н. Спасской в 2006 г. Все использованные фотографии оригинальны, фотографии *а*, *д* предоставлены И.В. Кирилловой.

водных беспозвоночных различных систематических групп, в первую очередь, жаброногих ракообразных. В то же время, несмотря на значительные приложенные усилия, найти их в шерсти

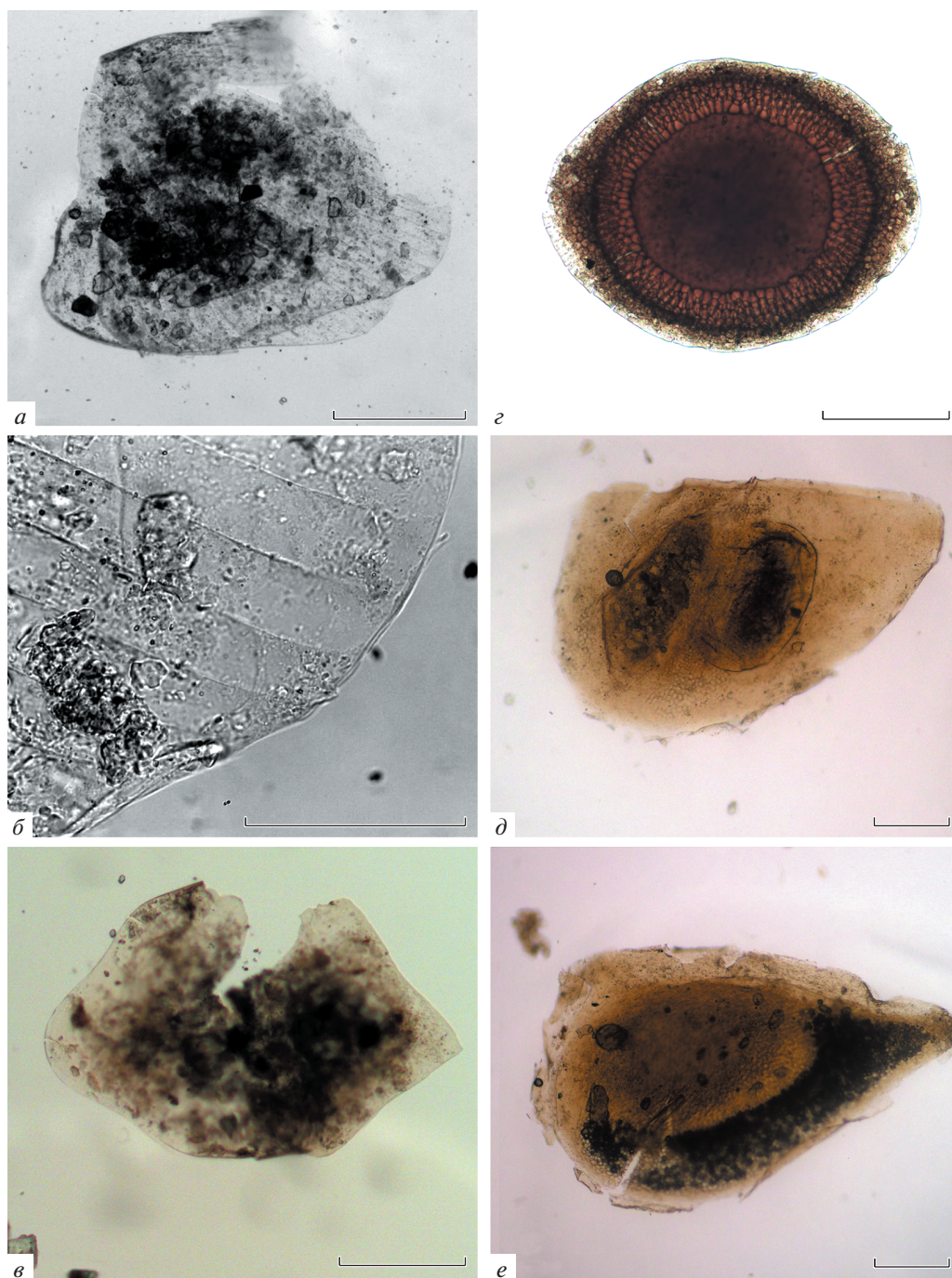
ископаемых бизонов и лошадей успехом не увенчались, хотя в случае бизона с реки Тирехтях и Суторохского бизона был просмотрен значительный объем шерсти. Зачастую отсутствие остатков





**Рис. 2.** Фотографии остатков ракообразных из шерсти Чурапчинского носорога, выполненные при помощи сканирующего электронного микроскопа: *a* – эфиппиум *Daphnia* (*Stenodaphnia*) *magna*; *б* – его скульптура с чешуйками, наличие которых является диагностическим признаком таксона; *в* – эфиппиум *Daphnia* (*Daphnia*) группы *pulex*; *г* – его скульптура с многочисленными шипиками на спинной пластинке, присутствие которых является диагностическим признаком группы; *д* – эфиппиум *Daphnia* (*Daphnia*) группы *longispina*; *е* – его скульптура без шипиков на спинном крае, отсутствие которых является диагностическим признаком группы; *ж* – мандибула щитня (*Notostraca*); *з* – створка *Ostracoda*, вид изнутри. Масштаб (мкм): *a, u, д–з* – 100; *б, г* – 10.





**Рис. 3.** Фотографии остатков беспозвоночных из шерсти Юрибейского (*a–c*) и содержимого кишечника Могоченско-го (*d–e*) мамонтов, выполненные при помощи оптического микроскопа: *a* – створка *Acroperus angustatus*; *b* – она же под большим увеличением, строение зубчиков является диагностическим признаком таксона; *c* – головной щит *Alona quadrangularis*, головной щит; *d* – статобласт мшанки *Plumatella* sp.; *e* – эфиппиум *Daphnia* (*Daphnia*) группы *longispina*; *e* – эфиппиум *Simocephalus* sp. Масштаб (мкм): *a–c* – 100.

в шерсти является отражением способа ее извлечения: вымывания туши мощной мотопомпой (Федоров, 1977), как в случае Суторохского бизона. При таком способе извлечения образца возможные остатки беспозвоночных в шерсти явно теряются, а могут и быть привнесены из окружа-

ющих пород и водоемов. Однако большинство образцов МЛП было извлечено вручную после оттаивания вмещающих пород.

В целом густая и длинная шерсть мамонта и шерстистого носорога является более перспективным объектом для подобных исследований.

Не вызывает сомнения, что на многих других образцах из многолетнемерзлых пород можно найти остатки беспозвоночных. Данный подход возобновляет интерес к уникальным объектам (например, Чурапчинскому носорогу), изучение которых завершено много лет назад.

Органические остатки в шерсти ископаемых млекопитающих могут оказаться разновозрастными, и это потребует усилий для реконструкции сценария формирования палеоценоза, как например, было с находкой с реки Б. Чукочьа (Kirillova et al., 2016a). Однако для шерсти с разных туш отмечен различный таксономический состав остатков беспозвоночных. Эти различия могут свидетельствовать не только о разнообразных тафономических сценариях, но и о различиях в фаунистическом составе водоемов в разных районах и кватерных хроносрезках Северо-Востока РФ.

В целом шерсть является аккумулятором остатков пресноводных беспозвоночных, живших в плейстоцене и раннем голоцене на некоем интервале времени. Такой подход позволяет выявить таксоны, которые ныне отсутствуют или слабо представлены в водоемах региона, но были обычными в течение предшествующих эпох. В данном сообщении речь идет о группах, представители которых относительно редко точно определяются палеоэкологами. При этом наши находки показывают, что отдельные таксоны жаброногих ракообразных, в том числе, таксоны с известным индикаторным значением, были относительно обильны в позднем плейстоцене.

В частности, в данном сообщении нами указана находка *D. (C.) magna* из шерсти Чурапчинского носорога, жившего во времена максимума последнего оледенения. Это — второй случай обнаружения данного “современного” таксона в плейстоценовых слоях после нашей предыдущей находки (см. Котов и др., 2018). Недавно этот таксон найден также в раннеголоценовых многолетнемерзлых отложениях центральной Якутии (Ulrich et al., 2017), недалеко от Чурапчинского улуса, где был найден вышеупомянутый носорог. На основании этих находок можно сделать вывод о значительно большей распространенности представителей *Daphnia (Ctenodaphnia)* в позднем плейстоцене по сравнению с современностью — поскольку они ныне отсутствуют в бассейне Яны и более восточных районах Евразии (Котов и др., 2018) и в их относительной общности в Центральной Якутии, где она встречается и поныне. Эти ракообразные встречались в Берингии и в период максимума последнего оледенения. При этом *D. magna* — один из наиболее известных индикаторных видов зоопланктона в целом, обитатель преимущественно мелких, часто временных,

безрыбных водоемов, данный таксон более обычен в степной зоне Евразии (Benzie, 2005).

Но на современном уровне знаний мы способны определить весьма ограниченный набор подобных остатков. К сожалению, невозможно определение видов и даже родов щитней (Notostraca) по их мандибулам, голых жаброногов (Anostraca) и “конхострак” (Spinicaudata, Laevicaudata) по мандибулам и покоящимся яйцам (Котов и др., 2018). Исследования современных таксонов с целью создания ключей для определения данных групп могут значительно расширить возможности палеоэкологического анализа, поскольку остатки этих животных многочисленны в плейстоценовых слоях, однако не принимаются в расчет палеоэкологами.

Количественный анализ состава подобных образцов, в принципе, возможен, в частности, при помощи пересчета числа экземпляров и таксонов на объем просмотренной шерсти, однако методика подобной работы должна быть специально разработана и обоснована. В первую очередь, данное сообщение имеет целью привлечь внимание специалистов по экологии кватерра к новому источнику информации по палеобиоте.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Статья посвящена 80-летию Андрея Владимировича Шера (1971). Авторы выражают глубокую признательность И.В. Кирилловой за помощь в работе в коллекции МЛП, ценные консультации и фотографии, воспроизведенные выше.

Исследования остатков пресноводных жаброногих ракообразных поддержаны РФФИ (18-04-00398-а). Исследование остатков, не принадлежащих ракообразным, выполнено в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров и государственного задания ИПЭЭ РАН № 0109-2018-0076 (AAAA-A18-118042490059-5). Все работы на сканирующем электронном микроскопе выполнены в Центре коллективного пользования “Инструментальные методы в экологии” ИПЭЭ РАН. Работа Г.Г. Боевского по изучению остатков млекопитающих выполнена в рамках проекта по госзаданию ИГАБМ СО РАН № 0381-2019-0002.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боевский Г.Г., Протопопов А.В., Машенко Е.Н., Потанова О.Р., Кузнецова Т.В., и др., 2013. Новые находки ископаемых млекопитающих уникальной сохранности в многолетней мерзлоте Якутии // Доклады Академии наук. Т. 452. № 4. С. 461–461.
- Боевский Г.Г., Тихонов А.Н., Сузуки Н. (ред.), 2007. Юкагирский мамонт. СПб.: Изд-во СПбГУ. 251 с.

- Верецагин Н.К., 1979. Почему вымерли мамонты? Л.: Наука. 195 с.
- Верецагин Н.К., Михельсон В.М. (ред.), 1981. Магаданский мамонтонок. Л.: Наука. 296 с.
- Верецагин Н.К., Тихонов А.Н., 1990. Экстерьер мамонта. Якутск: Издание института мерзлотоведения СО АН СССР. 39 с.
- Гарутт Н.В., Боесков Г.Г., 2001. Шерстистые носороги: к истории рода // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. Отв. ред. Розанов А.Ю. М.: ГЕОС. С. 157–167.
- Гламаздин И.Г., Сердюк Н.В., Панова О.А., Тихонов А.Н., Мащенко Е.Н., 2014. Паразитологические исследования органов и тканей сопкаргинского мамонта (*M. primigenius*) (Таймыр, Россия) // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. № 15. С. 73–76.
- Горлова Р.Н., 1982. Растительные макроостатки, обнаруженные в желудочно-кишечном тракте юрибейского мамонта // Юрибейский мамонт. Отв. ред. Соколов В.Е. М.: Наука. С. 37–43.
- Кириллова И.В., Занина О.Г., Косинцев П.А., Кулькова М.А., Лаптева Е.Г., и др., 2013. Первая находка мерзлой туши голоценового бизона (*Bison priscus* Vojanus, 1827) на Чукотке // Доклады Академии наук, Серия Общая биология. Т. 452. № 4. С. 466–469.
- Кириллова И.В., Котов А.А., Трофимова С.С., Занина О.Г., Лаптева Е.Г., и др., 2015. Ископаемая шерсть как новый источник данных о ледниковой биоте // Доклады Академии наук, Серия Общая биология. Т. 460. № 5. С. 613–616.
- Кириллова И.В., Шидловский Ф.К., 2018. Аберрантные остатки шерстистого мамонта в коллекции Музея ледникового периода // Труды Зоологического института РАН. Т. 322. № 3. С. 285–305.
- Косинцев П.А., Лаптева Е.Г., Трофимова С.С., Занина О.Г., Тихонов А.Н., и др., 2010. Содержимое кишечника детеныша мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) с реки Юрибей (полуостров Ямал) // Доклады Академии Наук, Серия общая Биология. Т. 432. № 4. С. 556–558.
- Котов А.А., Жаров А.А., Чернова О.Ф., Неретина А.Н., Гололобова М.А., и др., 2018. Жаброногие ракообразные (Crustacea: Branchiopoda) в комплексе органических остатков из шерсти мамонта // Зоологический журнал. Т. 97. № 10. С. 1300–1314.
- Лазарев П.А., Тирская Н.Ф., 1975. Об остатках шерстистого носорога в селе Чурапча (Центральная Якутия) и о спорово-пыльцевых спектрах вмещающих их отложений // Палинологические материалы к стратиграфии осадочных отложений Якутии. Отв. ред. Томская А.И. Якутск: ЯФСО АН СССР. С. 60–65.
- Сердюк Н.В., Мащенко Е.Н., 2018. Обзор известных паразитов шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) // Труды Зоологического института РАН. Т. 322. № 3. С. 306–314.
- Соколов В.Е. (отв. ред.), 1982. Юрибейский мамонт. М.: Наука. 160 с.
- Спаская Н.Н., Кузнецова Т.В., Шер А.В., 2012. Морфометрическое исследование черепа позднплейстоценовой мумии Билибинской лошади с Западной Чукотки // Палеонтологический журнал. № 1. С. 89–89.
- Сумина Е.Б., 1977. Гистологическое строение кожи бизона, найденного в вечной мерзлоте на берегу реки Индигирки // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 73. С. 56–59.
- Федоров С.Е., 2017. История исследований млекопитающих четвертичного периода в Якутии (XVIII–XX вв.). Дис. ... канд. биол. наук. Якутск: Северо-Восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова. 245 с.
- Флеров К.К., 1977. Бизоны Северо-Восточной Сибири // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 73. С. 39–56.
- Чернова О.Ф., Кириллова И.В., Боесков Г.Г., Шидловский Ф.К., 2015. Идентификация волос шерстистого мамонта *Mammuthus primigenius* и шерстистого носорога *Coelodonta antiquitatis* методом сканирующей электронной микроскопии // Доклады Академии Наук. Т. 463. № 3. С. 368–373.
- Черский И.Д., 1891. Описание коллекции послетретичных млекопитающих животных, собранных ново-сибирской экспедицией в 1885–1886 гг. // Записки Императорской Академии наук. Т. 65. Приложение 1. С. 1–734.
- Шер А.В., 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М.: Наука. 310 с.
- Шер А.В., Вайнсток Дж., Кузнецова Т.В., Спаская Н.Н., Ветошкина Г.А., и др., 2007. О находке мумии жеребенка в многолетней мерзлоте Западной Чукотки (Билибинская лошадь) // IV Международная мамонтовая конференция. Россия, Якутск 18–22 июня 2007 г., Тезисы докладов, Якутск. С. 48–49.
- Barnes I., Shapiro B., Lister A., Kuznetsova T., Sher A., et al., 2007. Genetic structure and extinction of the woolly mammoth, *Mammuthus primigenius* // Current Biology. V. 17. P. 1072–1075.
- Benzie J.A.H., 2005. The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphniidae) // Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. V. 21. Leiden: Kenobi Productions, Ghent & Backhuys Publishers. 376 p.
- Boeskorov G.G., Potapova O.R., Protopopov A.V., Plotnikov V.V., Kirikov K.S., et al., 2016. The Yukagir Bison: analysis of a complete frozen mummy of the bison, *Bison priscus* from the early Holocene of Northern Eurasia // Quaternary International. V. 406. P. 94–110.
- Boeskorov G.G., Potapova O.R., Protopopov A.V., Plotnikov V.V., Maschenko E.N., et al., 2018. A study of a frozen mummy of a wild horse from the Holocene of Yakutia, East Siberia, Russia // Mammal Research. V. 63. № 3. P. 307–314.
- Brown T.A., Barnes I.M., 2015. The current and future applications of ancient DNA in Quaternary science // Journal of Quaternary Science. V. 30. P. 144–153.
- Guil-Guerrero J.L., Rodríguez-García I., Kirillova I., Shidlovskiy F., Ramos-Bueno R.P., et al., 2015. The PUFA-enriched fatty acid profiles of some frozen bison from the Early Holocene found in the Siberian Permafrost // Scientific Reports. V. 5. e 7926.
- Guthrie R.D., 1990. Frozen fauna of the Mammoth Steppe: The Story of Blue Babe. Chicago, London: The University of Chicago Press. 323 p.
- Kirillova I.V., Argant J., Lapteva E.G., Korona O.M., Van der Plicht J. et al., 2016. The diet and environment of mammoths in North-East Russia reconstructed from the contents of their feces // Quaternary International. V. 406. P. 147–161.



- Kirillova I.V., Van der Plicht J., Gubin S.V., Zanina O.G., Chernova O.F., et al., 2016a. Taphonomic phenomenon of ancient hair from Glacial Beringia: perspectives for palaeoecological reconstructions // *Boreas*. V. 45. № 3. P. 1–15.
- Kirillova I.V., Zanina O.G., Chernova O.F., Lapteva E.G., Trofimova S.S., et al., 2015. An ancient bison from the mouth of the Rauchua River (Chukotka, Russia) // *Quaternary Research*. V. 84. P. 232–245.
- Kosintsev P.A., Lapteva E.G., Korona O.M., Zanina O.G., 2012. Living environments and diet of the Mongochon mammoth, Gydan Peninsula, Russia // *Quaternary International*. V. 276–277. P. 253–268.
- Kosintsev P.A., Lapteva E.G., Trofimova S.S., Zanina O.G., Tikhonov A.N., van der Plicht J., 2012a. Environmental reconstruction inferred from the intestinal contents of the Yamal baby mammoth Lyuba (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) // *Quaternary International*. V. 255. P. 231–238.
- Leshchinskiy S.V., 2017. Strong evidence for dietary mineral imbalance as the cause of osteodystrophy in Late Glacial woolly mammoths at the Berelyokh site (Northern Yakutia, Russia) // *Quaternary International*. V. 445. P. 146–170.
- Lister A.M., Sher A.V., 2015. Evolution and dispersal of mammoths across the Northern Hemisphere // *Science*. V. 350. P. 805–809.
- Lynch V.J., Bedoya-Reina O.C., Ratan A., Sulak M., Drautz-Moses D.I., et al., 2015. Elephantid genomes reveal the molecular bases of woolly mammoth adaptations to the Arctic // *Cell Reports*. V. 12. P. 217–228.
- Rudaya N., Protopopov A., Trofimova S., Plotnikov V., Zhilich S., 2015. Landscapes of the ‘Yuka’ mammoth habitat: A palaeobotanical approach // *Review of Palaeobotany and Palynology*. V. 214. P. 1–8.
- Shapiro B., Drummond A.J., Rambaut A., Wilson M.C., Matheus P.E., et al., 2004. Rise and fall of the Beringian steppe bison // *Science*. V. 306. P. 1561–1565.
- Ulrich M., Wetterich S., Rudaya N., Frolova L., Schmidt J., et al., 2017. Rapid thermokarst evolution during the mid-Holocene in Central Yakutia, Russia // *The Holocene*. V. 27. P. 1899–1913.
- Van Geel B., Fisher D.C., Rountrey A.N., Van Arkel J., Duivenvoorden J.F., et al., 2011. Palaeo-environmental and dietary analysis of intestinal contents of a mammoth calf (Yamal Peninsula, northwest Siberia) // *Quaternary Science Reviews*. V. 30. P. 3935–3946.

## A NEW GLANCE AT OLD SAMPLES: REMAINS OF FRESHWATER INVERTEBRATES ASSOCIATED WITH MUMMIFIED CARCASSES OF LARGE QUATERNARY MAMMALS

A. A. Kotov<sup>1, 2, \*</sup>, A. N. Neretina<sup>1, \*\*</sup>, A. A. Zharov<sup>1, 3, \*\*\*</sup>, E. I. Izyumova<sup>1, \*\*\*\*</sup>,  
G. G. Boeskorov<sup>4, \*\*\*\*\*</sup>, P. A. Kosintsev<sup>5, \*\*\*\*\*</sup>, F. K. Shidlovskiy<sup>6, \*\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

<sup>2</sup>Kazan Federal University, Kazan 420008, Russia

<sup>3</sup>Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow 119334, Russia

<sup>4</sup>Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Yakutsk 677980, Russia

<sup>5</sup>Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia

<sup>6</sup>Shidlovskiy “Ice Age” National Alliance, Moscow 129223, Russia

\*e-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru

\*\*e-mail: neretina-anna2017@yandex.ru

\*\*\*e-mail: antzhar.ipee@yandex.ru

\*\*\*\*e-mail: izyumova\_e@mail.ru

\*\*\*\*\*e-mail: gboeskorov@mail.ru

\*\*\*\*\*e-mail: kpa@ipae.uran.ru

\*\*\*\*\*e-mail: ikirillova@yandex.ru

Carcasses of mammals with well-preserved soft tissues from the permafrost of Siberia and northern North America are among the most important sources of our knowledge on Quaternary environments. Yet the potential of this information source is underutilized. The objective of the present investigation is to reveal and describe the remains of freshwater invertebrates in the hair and gut contents of large Pleistocene mammals long stored in museum collections. We have studied the gut contents of two mammoths, as well as the hair of two other mammoths, one woolly rhinoceros, four bison and two horses. Remains of invertebrates were found in the gut contents of both mammoths, as well as in the hair of two mammoths and the woolly rhinoceros, while no remains were detected in the bison and horse hair. Among the remains of microscopic invertebrates, the most common ones are branchiopod crustaceans, namely the ephippia of *Daphnia* sp., *Simocephalus* sp., the head shields and valves of Chydoridae (Cladocera), and the mandibles of triopsids (Notostraca). Based on the current level of our knowledge, we are able to identify only a limited number of Pleistocene branchiopods. Studies on Recent taxa with the aim to develop identification keys to the above groups are needed, as they could significantly expand the capacities of palaeoecological analyses.

**Keywords:** Pleistocene, Siberia, Mammoth fauna, Branchiopoda, Cladocera