ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 5, с. 558–572

УДК 569.722+57.072+574.2+574.9

К ВОПРОСУ О ВРЕМЕНИ И СРЕДЕ ОБИТАНИЯ *STEPHANORHINUS KIRCHBERGENSIS* JÄGER 1839 (MAMMALIA, RHINOCERATIDAE) НА АЛТАЕ И СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2021 г. И. В. Кириллова[a], *, А. О. Вершинина[b], **, Э. П. Зазовская[a], *, О. Г. Занина[c], ****, С. Катлер[b, d], *****, П. А. Косинцев[e], ******, Е. Г. Лаптева[e], *******, О. Ф. Чернова[f], ********, Б. Шапиро[b, d], *********

[a]*Институт географии РАН, Старомонетный переулок, 29, Москва, 119017 Россия*

[b]*Факультет Экологии и Эволюционной Биологии, Университет Калифорнии Санта Круз, Калифорния, 95064 США*

[c]*Институт физико-химических и биологических проблем РАН, Институтская ул., 2, Пущино, Московская область, 142290 Россия*

[d]*Медицинский Институт Ховарда Хью, Университет Калифорнии Санта Круз, Калифорния, 95064 США*

[e]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия*

[f]*Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия*

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

***e-mail: avershin@ucsc.edu*

****e-mail: zaszovsk@gmail.com*

*****e-mail: oksanochka_zet@mail.ru*

******e-mail: scutler@ucsc.edu*

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

********e-mail: lapteva@ipae.uran.ru*

*********e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com*

**********e-mail: bashapir@ucsc.edu*

Поступила в редакцию 20.02.2020 г.
После доработки 18.03.2020 г.
Принята к публикации 20.09.2020 г.

Остатки хорошо изученного в Западной Европе вымершего носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839)) на территории России редки. Однако, благодаря работам ряда исследователей, география находок и реконструированный ареал вида значительно расширены. Временем оптимального существования носорога Мерка в Якутии сейчас признается средний плейстоцен; наиболее поздние находки, датируемые началом позднего плейстоцена, известны с юго-востока Западной Сибири. Мы приводим новые данные. Две впервые сделанные радиоуглеродные датировки по корню зуба и костной ткани ранее не изученной нижней челюсти носорога Мерка с Алтая (AltR) совпадают на значении около 40 тыс. лет, что соответствует каргинскому времени (МИС 3), и являются самыми молодыми для вида на территории России. Спорово-пыльцевой спектр из грунта, заполнявшего канал кости, характеризует растительные сообщества открытых ландшафтов с лесными участками на плакоре или в пойме и отражает либо локальные особенности среды, либо сообщества холодного этапа внутри каргинского интерстадиала. Время жизни носорога Мерка с реки Чондон (ChR), череп которого найден на крайнем северо-востоке Якутии, предыдущие исследователи определяли в двух предполагаемых неперекрывающихся диапазонах: 45–70 тыс. лет и начало среднего плейстоцена. По нашему мнению, он мог обитать во время последнего – казанцевского – межледниковья (МИС 5e) и позже. Обе находки, AltR и ChR, расширяют временно́й диапазон существования вида. Генетический анализ подтверждает идентификацию AltR по морфологии. Филогения ныне существующих и вымерших носорогов определяет носорога Мерка сестринским видом шерстистому носорогу.

Ключевые слова: носорог Мерка, возраст, среда, Алтай, северо-восток России, древняя ДНК

DOI: 10.31857/S0044513421050068

Носорог Мерка (“тандемный” носорог *Dicerorhinus merckii*, в современной систематике *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839)) – вымерший представитель одного из трех родов крупных плейстоценовых носорогов (*Coelodonta*, *Elasmotherium*, *Stephanorhinus*), остатки которого редки на территории современной России. В Западной Европе приуроченность их к межледниковым отложениям определила его как межледникового, или “лесного”, носорога (Алексеева, 1977; Burkanova et al., 2020). Длительное время специальные публикации по этому виду опирались преимущественно на западноевропейские материалы. Несмотря на довольно большое количество находок почти полный скелет впервые был обнаружен только в 2016 г. на территории Польши (Kotowski et al., 2017).

Первая находка в России известна с территории Иркутской области (Черский, 1874). Позже остатки описаны из местонахождений Русской равнины в составе хазарского фаунистического комплекса (Громова, 1932; Беляева, 1939). С начала 21 века интерес к носорогу Мерка возобновился. Опубликована серия статей, включающих ревизию и описание новых находок на территории России (Billia, 2007, 2008, 2008a, 2010, 2014; Shpansky, Billia, 2012; Шпанский, 2016).

Реконструированный ареал этого носорога, прежде охватывавший большую часть Европы и значительную часть Азии, за исключением ее южной и северной территорий (Billia, Zervanová, 2015), значительно расширен к северу в связи с находкой на реке Чондон, северная Якутия (Kirillova et al., 2016), в Приморье (Kosintsev et al., 2020) и ревизией более ранних находок (Шпанский, Боескоров, 2018). Самое позднее время его существования на территории России определено для Якутии средним плейстоценом (Шпанский, 2017), а для юго-востока Западной Сибири – началом позднего плейстоцена МИС 5 (Шпанский, 2017; Шпанский, Боескоров, 2018).

На территории России находки носорога Мерка in situ единичны; соотнесение подъемных образцов с геологическими слоями при запредельном 14C возрасте, как в случае чондонского носорога, затруднительно.

На юге Сибири остатки носорога Мерка происходят с р. Чумыш, Алтайский край (Васильев и др., 2014, 2015; Шпанский, 2016) из позднеплейстоценовых отложений, широко представленных на этой территории.

Цель данной работы – уточнить пространственно-временны́е границы и условия существования этого экзотического носорога по двум находкам из удаленных друг от друга регионов России: р. Чумыш на Алтае и р. Чондон на Северо-Востоке России (рис. 1).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

1) Череп взрослой особи носорога Мерка с р. Чондон в северной Якутии, образец F–4160, далее – чондонский носорог (ChR), описан ранее (Kirillova et al., 2016, 2017).

2) Нижняя челюсть взрослой особи носорога Мерка (рис. 2), образец F–887, далее – алтайский носорог (AltR). Найдена в 2005 г. на бечевнике р. Чумыш около села Победа Целинного р-на Алтайского края. Сохранность хорошая; отсутствуют резцовая часть и диастема; заметна окатанность. Внутренний канал кости содержал грунт (желтый среднезернистый песок с пылеватой составляющей), из которого выделены споры и пыльца.

Оба образца хранятся в Национальном альянсе Шидловского “Ледниковый период”.

Морфометрия. Промеры нижней челюсти и зубов сделаны в соответствии с общепринятыми методиками (van der Made, 2010; von den Driesch, 1976) электронным штангенциркулем с точностью до 1 мм. Обозначения щечных зубов (премоляры и моляры): P и M – верхние, p и m – нижние.

Микроповреждения эмали. Исследование проведено при помощи оборудования Центра коллективного пользования (ЦКП) “Инструментальные методы в экологии” при ИЭЭ РАН. При изучении зубов AltR использованы макро- и микроскопические морфологические методы. Изображения получены с различным увеличением с помощью цифровой камеры Sony Alpha 5000 (“Sony Corporation”, Япония) и цифрового микроскопа Keyence Digital Microscope VHX-1000 (“Keyence Corporation”, Япония). Они отредактированы с помощью компьютерной программы “Adobe Photoshop Elements 11” (Adobe Systems, Inc., США). Измерения ширины эмали и микрорельефных изображений проведены с помощью программы “TESCAN ATLAS” (TESCAN, Chezh Republic). Промеры некоторых элементов эмали обработаны методами вариационной статистики.

Спорово-пыльцевой анализ. Лабораторная обработка грунта из канала нижнечелюстной кости выполнена в Лаборатории континентальных экосистем мезозоя и кайнозоя Томского государственного университета (Томск) методом разделения органической и неорганической фракций тяжелой жидкостью на основе солевых растворов KJ и CdJ_2 (Гричук, 1940) в модификации с дополнительной ультразвуковой обработкой. Аналитическое изучение палиноостатков проведено в Институте экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург). Пыльца и споры определены во временны́х глицериновых препаратах с помощью микроскопа Olympus BX51 с увеличением 400×, с использованием эталонной коллекции современных пыльцы и спор Института экологии растений и животных УрО РАН и атласа-определи-

Рис. 1. Места находок изученных остатков носорога Мерка: AltR – алтайский носорог, образец F–887; ChR – чондонский носорог, образец F–4160.

теля (Beug, 2004). Подсчет проведен до 500 пыльцевых зерен наземных растений, при параллельной регистрации спор высших споровых растений и непыльцевых палиноморф. Сумма пыльцы деревьев, кустарников и трав принята за 100%.

Выделение и анализ древней ДНК. Мы приготовили одноцепочечную ДНК библиотеку из ДНК экстракта по модифицированному протоколу (Troll et al., 2019). Количественная ПЦР в растворе 1× Maxima SYBR Green показала, что оптимальное число ПЦР циклов для амплификации – 12. Мы амплифицировали ДНК библиотеку в растворе 1X Amplitaq Gold полимеразы согласно этому числу циклов. После амплификации мы очистили ДНК библиотеку на магнитных частицах Sera-Mag Magnetic SpeedBeads в растворе полиэтиленгликоля (18% PEG 8000).

Мы обогатили ДНК библиотеку митохондриальными ДНК-фрагментами с помощью набора биотинилированных РНК-проб, специально созданного для захвата митохондриальных геномов млекопитающих (подробнее в Kirillova et al., 2017, Supplementary Table 1). Следуя версии протокола 4.01 от производителя Arbor Biosciences (Ann Arbor, MI), мы гибридизовали библиотеку с РНК пробами в течение 36 ч при 65°C. Затем мы амплифицировали ее с помощью 2X KAPA HIFI полимеразного микса и секвенировали в Университете Калифорнии Санта-Круз на Illumina MiSeq (парными прочтениями, по 75 нуклеотидов каждый). С помощью парных коротких прочтений (ридов) мы собрали целый митогеном по протоколу Вершининой с соавторами (Vershinina et al., 2019). Мы использовали *Stephanorhinus* cf. *kirchbergensis* в качестве референса (ГенБанк: KX646743.1, табл. 1) для сборки митогенома.

Радиоуглеродное датирование AltR проведено дважды, по корню зуба (дентин) и ткани нижнечелюстной кости, в ЦКП “Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии” Института географии РАН (лабораторный индекс $IGAN_{AMS}$), с использованием ускорительной масс-спектрометрии (AMS). Выделение коллагена для AMS-датирования соответствовало стандартному протоколу (Brown et al., 1988), который был дополнен ультрафильтрацией (Bronk Ramsey et al., 2004). Графитизация образцов выполнена с использованием системы AGE3, совмещенной с элементным анализатором vario ISOTOPE select (Elementar, Великобритания) и precisiON IRMS (Isoprime, Великобритания) (Nemec et al., 2010; Wacker et al., 2010). Определение изотопного состава и графитизация исследуемого коллагена сделаны из одной навески. Полученные графиты спрессованы в мишени NEC пневматическим прессом (PSP, Ionplus). Измерение радиоуглеродного возраста проведено в Центре прикладных изотопных исследований Университета Джорджии, США (CAIS). Соотношение $^{14}C/^{13}C$ в графите измерено на 0.5 MeV тандемной системе ускоритель-масс-спектрометр 1.5SDH-1 Pelletron AMS. Все измерения проведены относи-

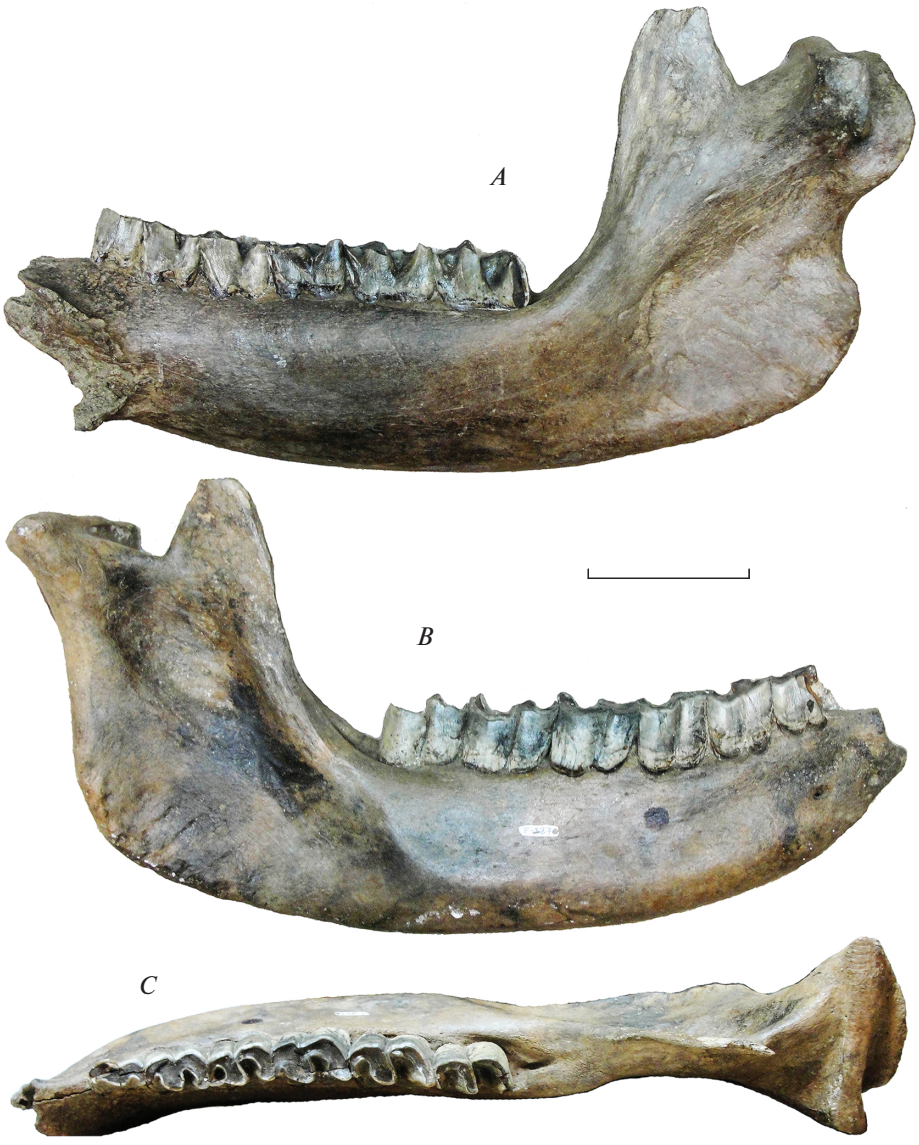

Рис. 2. Нижняя челюсть носорога Мерка с р. Чумыш (Алтай), образец F–887. Вид: *A* – лингвально, *B* – буккально, *C* – сверху. Фото. Масштаб 1 см. Национальный альянс Шидловского “Ледниковый период”.

тельно OXII стандарта, радиоуглеродный возраст рассчитан с использованием значения периода полураспада Либби 5568 лет. Даты скорректированы для естественного изотопного фракционирования. Калибровка произведена в программе CALIB 7.1 с использованием калибровочной кривой IntCal13 (Reimer et al., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нижняя челюсть AltR, образец F–887 (рис. 2), принадлежавшая взрослой особи, имеет хорошую сохранность, прокрашена неравномерно до темно-бурого, местами черного цвета, включая губчатую ткань кости. Эмаль зубов местами с поверхности коричневато-серая. Зубной ряд полный, передняя часть p2 повреждена. Все зубы прорезались и затронуты стиранием, m3 начал стираться недавно. Морфологические признаки AltR (слабая изогнутость вентральной части, овальная форма поперечного сечения и постоянная толщина горизонтальной ветви нижнечелюстной кости; коронки моляров наклонены вперед; зубы относительно высоты кости крупные; общие размеры кости крупные), зубная эмаль с поверхности гладкая (Громова, 1932; Billia, 2008; Kosintsev et al., 2020) указывают на принадлежность носорогу Мерка. Размеры приведены в табл. 2.

Нижняя челюсть AltR сопоставима по длине с образцами из других регионов России, хотя не-

Таблица 1. ГенБанк-номера митохондриальных геномов образцов, использованных для молекулярно-филогенетического анализа

Видовое название	ГенБанк номер
Суматранский носорог (*Dicerorhinus sumatrensis*)	NC_012684.1
Шерстистый носорог (*Coelodonta antiquiatis*)	NC_012681.1
Белый носорог (*Ceratotherium simum*)	NC_001808.1
Черный носорог (*Diceros bicornis*)	NC_012682.1
Индийский носорог (*Rhinoceros unicornis*)	NC_001779.1
Яванский носорог (*Rhinoceros sondaicus*)	NC_012683.1
Носорог Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis*), образец F–4160	KX646743.1
Малайский тапир (*Tapirus indicus*)	NC_023838.1

сколько крупнее мус-хаяинской (образец 400 с р. Яна, северная Якутия: табл. 2). Однако небольшое количество образцов пока не позволяет выявить половой диморфизм, индивидуальную и географическую изменчивость.

14C возраст алтайского носорога

Полученные нами датировки AltR: 43000–44000 cal BP (табл. 3) на текущий момент являются самыми молодыми для носорога Мерка с территории России.

Микроструктура зуба алтайского носорога и микроповреждения

Размеры исследованного фрагмента p3 со стороны жевательной поверхности составляют 20.26 × × 11.4 мм. Его поверхность отполирована, содержит хорошо различимые слои эмали и дентина (рис. 3*A*). Толщина слоя эмали колеблется от 2.9 до 3.1 мм. Внутренний слой эмали толщиной 1.4–1.5 мм (примерно 70% всей толщины эмали) содержит регулярно расположенные эмалевые призмы шириной 162.9 ± 22.4 (119.7–185.8) мкм и длиной 1195.5 ± 269.6 (782.8–1616.4) мкм ($n = 10$) рис. 3*B*). Расстояние между призмами 193.1 ± 60.5 (140.4–315.6) мкм (табл. 4). Мы сравнили степень развития эмалевых призм у двух носорогов Мерка: p3 AltR и ранее изученного нами M2 ChR (Kirillova et al., 2017, fig. 6). Оказалось, что статистически достоверные различия между длиной и шириной эмалевых призм у сравниваемых образцов отсутствуют ($p > 0.1$), но у M2 ChR ширина промежутков между призмами разная ($p < 0.1$) и расположены призмы реже, чем у p3 AltR (табл. 4). Однако недостаточное количество сравнительного материала не позволяет выявить различия в топографии и размерах эмалевых призм, обусловленные типом зуба, возрастом особи, а также характером питания и условиями обитания зверя. Такие маркеры могут быть весьма полезными. На поверхности эмали и дентина встречаются немногочисленные, но довольно крупные (76 × 74; 100 × 90 мкм) продолговатые или округлые ямки с неровными краями (рис. 3*B*, стрелки).

Размеры фрагмента со сколотой эмалью 32.3 × × 10.4 мм, толщина эмали 1.9–2.0 мм (рис. 3*C*). Поверхность дентина изрыта многочисленными продолговатыми и округлыми ямками, самые крупные из которых достигают 556 × 405 и 657 × × 408 мкм (рис. 3*D*, стрелка).

Пыльцевой спектр из вмещающей породы AltR и общая реконструкция среды

Пыльца и споры из образца AltR имеют типичную сохранность для аллювиальных отложений: зерна с тонкой экзиной, слегка окатанной. Минерализованных форм не обнаружено, но имеются неидентифицируемые скелетированные и деформированные пыльцевые зерна с нечеткой морфологической структурой. Переотложенных пыльцевых зерен и спор не обнаружено.

В спорово-пыльцевом спектре доминируют травянистые растения (68.2%), среди которых преобладает полынь (*Artemisia* sp. 26.6%), розоцветные (Rosaceae 11.6%), маревые (Chenopodiaceae 9.6%) и злаки (Poaceae 7.2%) (рис. 4, табл. 5).

Суммарное содержание пыльцы разнотравья (группа Herbetum mixtum) составляет 11%, включая Asteraceae, Polygonaceae, Apiaceae, Fabaceae и пыльцы неопределенной таксономической принадлежности (Pollen gen. indet.). Доля деревьев и кустарников 31.8%, причем преобладают ель (*Picea* sp. 14%) и кустарниковые березы (*Betula* sect. Nanae 9%). В небольшом количестве есть пыльца сосен (*Pinus* s/g Diploxylon и Haploxylon) и берез (*Betula* sect. Albae). Споры папоротников Polypodiophyta и копрофильных грибов Sordariaceae единичны, есть один экземпляр зеленой водоросли рода *Pediastrum*.

Присутствуют ксерофитные (*Artemisia* sp., Chenopodiaceae, Poaceae и др.), бореальные (*Picea* sp., *Pinus* sp., *Betula* sect. Albae) и аркто-бореальные (*Betula* sect. Nanae) таксоны. Такое сочетание характерно для финала межстадиальных или начала стадиальных интервалов.

По соотношению основных таксонов спорово-пыльцевой спектр отражает растительность

Таблица 2. Промеры (мм) нижней челюсти носорога Мерка (значения округлены до целых чисел)

Промеры	Алтай, р. Чумыш	Шпанский, 2016	Шпанский, Боескоров, 2018, табл. 3	
	F–887	Киндал, Томская обл.	Мус-Хая, № 400	Черный Яр (Громова, 1935)
Длина от переднего края альвеолы p2 до заднего края восходящей ветви (№ 5[1])	495	510	488	478–510
Длина от заднего края альвеолы m3 до заднего края восходящей ветви (№ 3[1])	236	221	211	210–250
Длина зубного ряда p2-m3 (по альвеолам) (№ 7[1])	280	289	266	255–283
Длина ряда p2-4 (по альвеолам) (№ 9[1])	119	116	108	108–118
Длина ряда m1-3 (по альвеолам) (№ 8[1])	159	171	158	151–163
Высота между m1 и m2 (№ 6[2])	103	108	111	
Высота позади m3 max (№ 8[2])	115	115	123	121–129
Толщина горизонтальной ветви под m3 (№ 36[2])	72	66	63	62–77
Ширина заднего края углового отдела	75	(54)	66	68–72
Ширина и поперечник суставной фасетки pr. condilaris (№14[2] и 21[2])	122/30	124/32	118/28	112–134
Высота восходящей ветви до верхнего края pr. condylaris (№ 15[2])	247	~270	282	260–290
Промеры зубов				
Длина/ширина p2	–/21		29/21	
Длина/ширина p3	38/30	40/30	34/27	
Длина/ширина p4	42/32	44/35	44/32	41/33
Длина/ширина m1	50/37	54/38	48/37	45/33
Длина/ширина m2	57/36	58/36	52/38	52–53/35–40
Длина/ширина m3	53/35	60/36	55/36	59–62/35–40

[1] № признака по: von den Driesch, 1976; [2] № признака по: van der Made, 2010.

Таблица 3. Результаты радиоуглеродного датирования образца F–887 (AltR)

№	Лабораторный номер	Ткань	^{14}C, BP (1σ)	δ^{13}C, ‰	δ^{15}N, ‰	cal BP[i]
1	IGAN$_{AMS}$6919	Дентин	40350 ± 150	20.51	6.00	68.3 (1 sigma) cal BP 43696–44166 1.000 95.4 (2 sigma) cal BP 43478–44372 1.000 Median Probability: 43931
2	IGAN$_{AMS}$7224	Кость	40230 ± 180	20.49	6.53	68.3 (1 sigma) cal BP 43555–44060 1.000 95.4 (2 sigma) cal BP 43345–44298 1.000 Median Probability: 43813

открытых ландшафтов с лесными участками на плакоре и/или в пойме реки. Марево–полынные группировки чередовались с разнотравно–злаковыми сообществами; локальные лесные сообщества формировала ель с участием древесных берез. Судя по незначительной доле сосен и древесных берез, имел место дальний занос их пыльцы.

Филогения

Обогащение ДНК библиотеки митохондриальными пробами позволило собрать полный митогеном AltR со средним покрытием 49.86x. Филогенетический анализ полных митохондриальных геномов вымерших и ныне существующих носорогов поместил геном AltR вместе с ранее

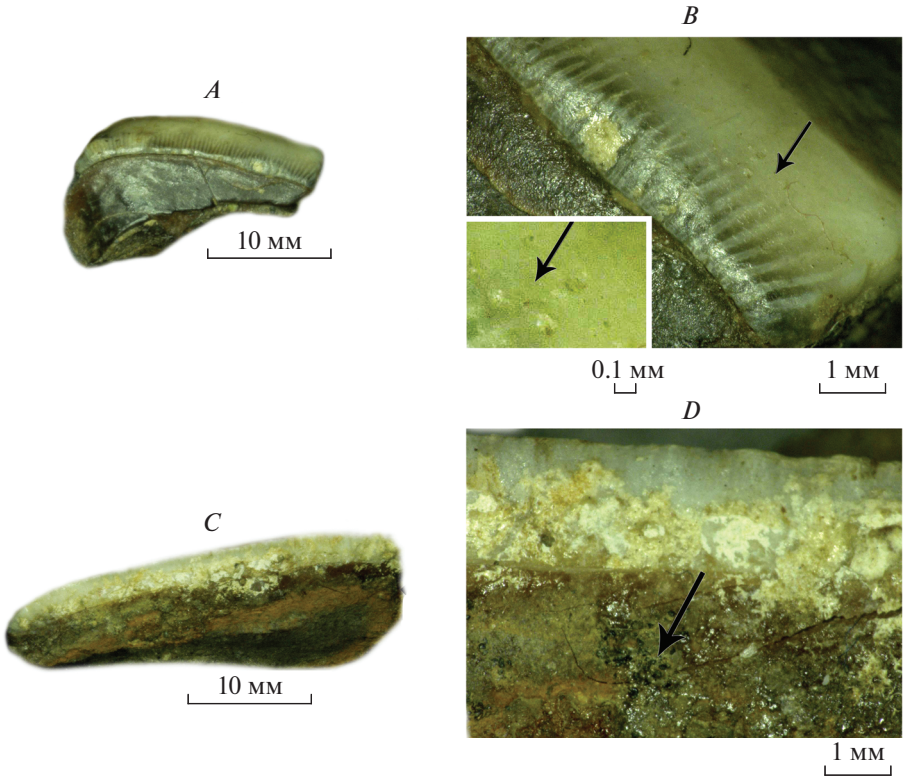

Рис. 3. Микроструктура и микроповреждения эмали на двух фрагментах p3, образец F–887. *A*, *B* – жевательная поверхность со слоем эмали с хорошо различимыми эмалевыми призмами и редкими ямками (указаны стрелками). *C*, *D* – боковая поверхность со сколотой эмалью, с хорошо различимым слоем дентина с многочисленными ямками (стрелка). Микрофото.

опубликованным митохондриальным геномом чондонского носорога Мерка; таксономическая принадлежность, выявленная генетически, не противоречит идентификации нижней челюсти по морфологическим признакам. Оба образца являются сестринскими генетическими линиями, принадлежащими *Stephanorhinus kirchbergensis* (рис. 5, табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

В последние годы исследования вымерших носорогов в России изменяют сложившиеся представления об их распространении и времени существования. Например, *Elasmotherium sibiricum* J. Fischer 1809 дожил, как оказалось, до позднего, а не до среднего плейстоцена (Kosintsev et al., 2019). Носорог Мерка обитал вплоть до побережья арктических морей, что сдвинуло северную границу его реконструированного ареала на несколько сотен километров к северу (Kirillova et al., 2016; Шпанский, Боескоров, 2018), а безрогий носорог хилотерий (*Chilotherium*) населял не только территории южной Европы, центральной и восточной Азии, но и южную часть Русской равнины (Titov, Tesakov, 2013). Сопряженные методы

Таблица 4. Промеры ($M \pm m$ (limits), $n = 10$, мкм) эмалевых элементов на зубах *Stephanorhinus kirchbergensis*: на p3 алтайского носорога (AltR, образец F–887) и на M2 чондонского носорога (ChR, образец F–4160)

Образец	*L*	*W*	*D**
AltR, F–887, p3	1195.5 ± 269.6 (782.8–1616.4)	162.9 ± 22.4 (119.7–196.1)	193.1 ± 60.5 (140.4–315.6)
ChR, F–4160, M2	1122.5 ± 99.1 (926.9–1244.5)	150.8 ± 27.8 (102.9–191.7)	132.1 ± 15.7 (102.9–158.4)

Примечания. *L* – длина эмалевой призмы, *W* – ширина эмалевой призмы, *D* – расстояние между эмалевыми призмами. *n* – число промеров.
* различия статистически достоверны.

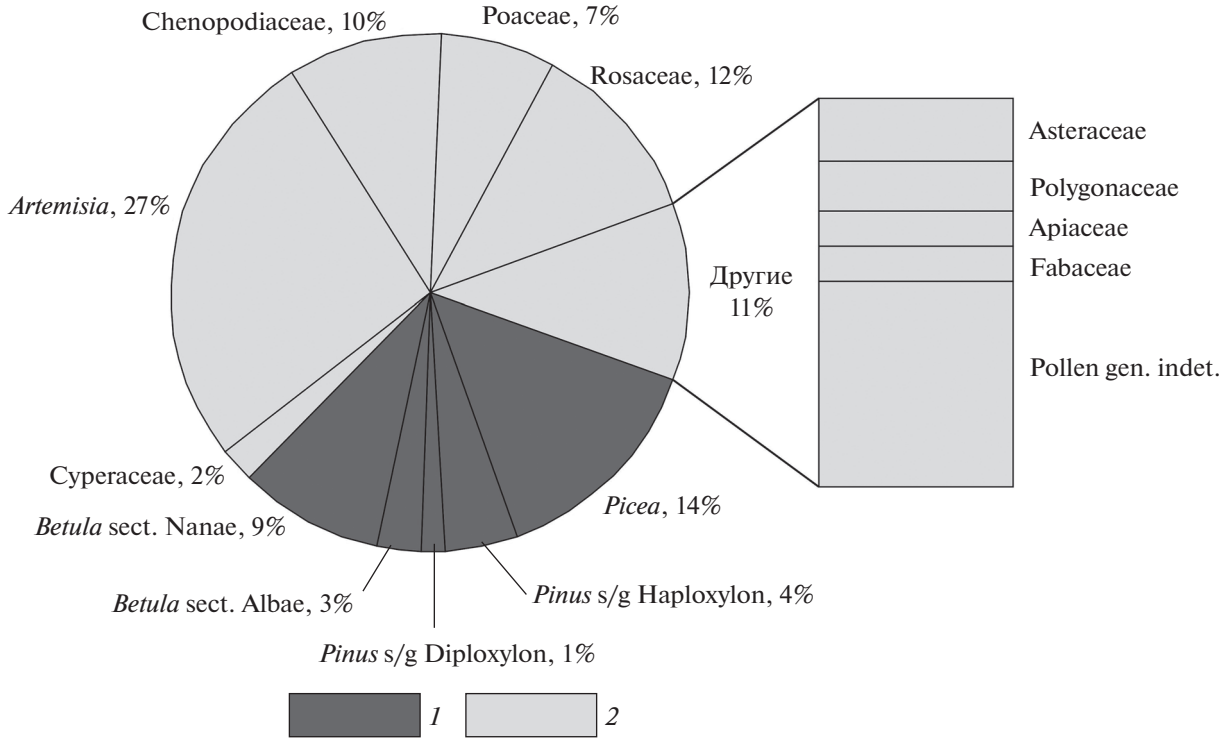

Рис. 4. Спорово-пыльцевой спектр из грунта, заполнявшего полость нижней челюсти AltR, образец F–887: *1* – травянистые растения, *2* – древесные растения.

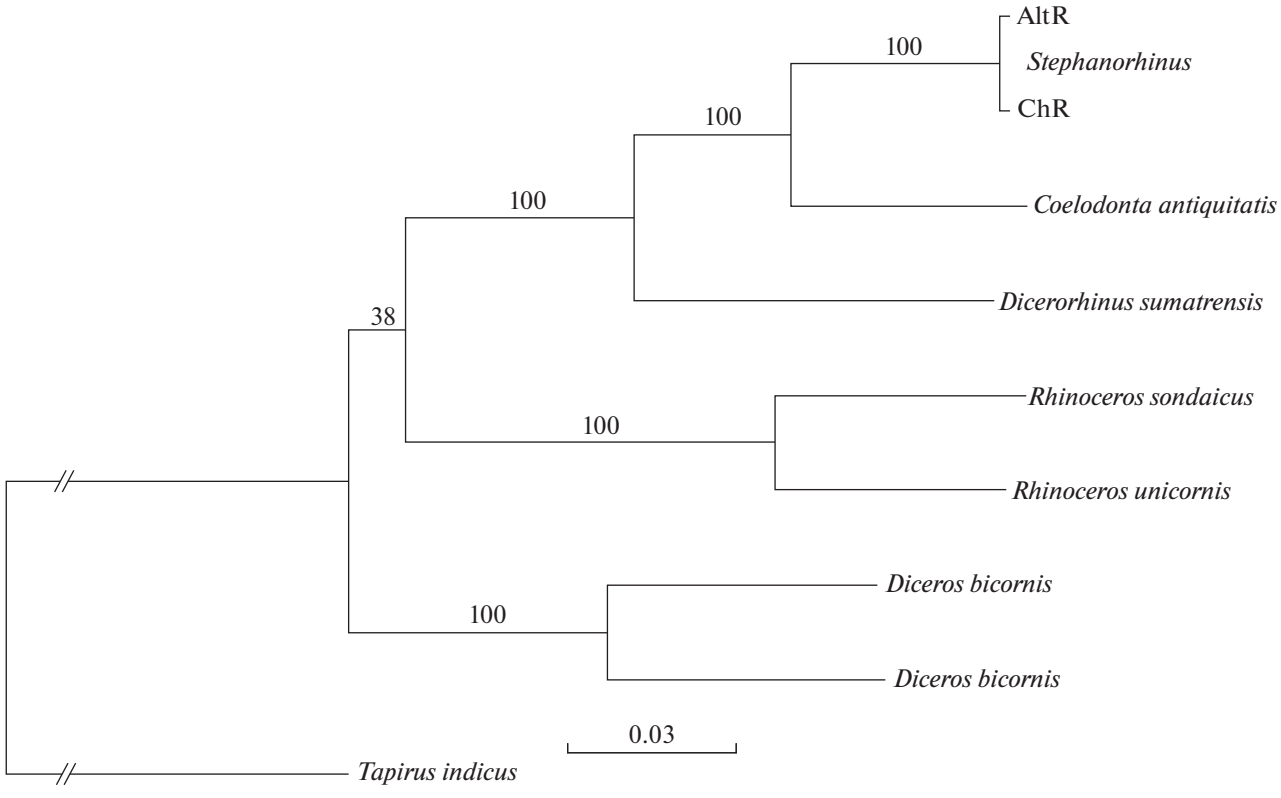

Рис. 5. Филогения вымерших и ныне живущих представителей семейства Rhinocerotidae, основанная на молекулярном анализе их полных митохондриальных геномов. Цифры – значения поддержки в узлах дерева, полученные с помощью анализа максимального правдоподобия и 500 бутсреп-реплик. Масштаб обозначает генетическую дистанцию между последовательностями.

Таблица 5. Состав и доля пыльцы и спор в грунте из образца F–887 (AltR)

Палинотаксоны	Число	%
Сумма пыльцы деревьев и кустарников	159	31.8
Picea	70	14.0
Pinus s/g Haploxylon	23	4.6
Pinus s/g Diploxylon	7	1.4
Betula sect. Albae	14	2.8
Betula sect. Nanae	45	9.0
Сумма пыльцы кустарничков и трав	341	68.2
Cyperaceae	11	2.2
Poaceae	36	7.2
Chenopodiaceae	48	9.6
Artemisia	133	26.6
Rosaceae	58	11.6
Asteraceae	9	1.8
Polygonaceae	7	1.4
Apiaceae	5	1.0
Fabceae	5	1.0
Pollen gen. indet.	29	5.8
Сумма пыльцы	500	100.0
Polypodiophyta	3	0.6
Sordariaceae	18	3.6
Pediastrum	1	0.2

исследования позволили получить бóльшую информацию о распространении и среде обитания этих редких ископаемых носорогов.

Природная среда во время существования алтайского носорога

Обе АМС-даты для AltR соответствуют каргинскому интерстадиалу, МИС 3, позднего плейстоцена Западной Сибири (Унифицированная региональная стратиграфическая схема..., 2000). Палеоэкологические данные для этого периода свидетельствуют о мозаичности растительности и климата юга Сибири как на протяжении всего времени МИС 3, так и в пределах других временны́х интервалов позднего плейстоцена (Зыкин и др., 2003; Лаухин и др., 2006 и др.), вплоть до современности (Chytrý et al., 2019). Это было обусловлено локальными географическими особенностями. Согласно ранее опубликованным палинологическим данным, в МИС 3 большую часть региона занимала лесная растительность, преимущественно таежные леса с преобладанием ели, ареал которых был смещен южнее современных лесов на 5° (Лаухин и др., 2006, 2015).

На Алтае спорово-пыльцевые спектры из отложений в интервале 44–34 тыс. 14С лет характеризуют леса со значительной примесью широколиственных пород: граба, вяза, липы, лещины и др. (Лаухин и др., 2015). Изучение серии разрезов позднеплейстоценовых отложений в долине верхнего течения р. Оби и ее притоков в пределах Предалтайской равнины (Архипов, Вотах, 1973; Панычев, 1979) выявило различия в содержании пыльцы ведущих таксонов древесной и травянистой групп, что отражает изменения в соотношении лесной и луговой растительности как в отдельные хронологические интервалы каргинского интерстадиала (40–24 тыс. 14С лет), так и для последующего сартанского стадиала (24–10.3 тыс. 14С лет) (табл. 6).

Сорово-пыльцевые спектры из отложений возрастом 35–40 тыс. лет, соответствующие времени обитания AltR, показывают преобладание пыльцы древесных растений (50–80%): *Picea* sp. (доминант), *Pinus sylvestris* L., *P. sibirica* (Loud.) Mayr, *Salix* sp. и *Betula* sp., при участии трав (Cyperaceae, Poaceae, Chenopodiaceae, Brassicaceae и др.). Подобные сообщества, вероятно, формировались в условиях достаточно влажного, умеренно прохладного климата при господстве лесной растительности (Панычев, 1979). Полученный же нами данные характеризует, скорее всего, растительные сообщества холодного этапа внутри каргинского интерстадиала, когда сохранялись лишь локальные лесные сообщества среди

Таблица 6. Соотношение ведущих палинотаксонов в спорово-пыльцевых спектрах из отложений верхнего плейстоцена р. Оби и ее притоков в пределах Предалтайской равнины

Таксоны	Архипов, Вотах, 1973; Панычев, 1979						Наши данные
	р. Обь					р. Чумыш	
	1	2	3	4	5	6	7
Пыльца деревьев (AP)	15	88	15	80	60	<5	32
Пыльца трав (NAP)	75	10.5	80	15	40	90	68
Picea	18	2.8	15	100	30	50	44
Pinus sylvesrtis	<5	6.1	40	–	60	20	4.4
Pinus sibirica	<5	42	20	–	<5	20	14.5
Betula sect. Albae	75	5.4	10	–	<5	10	8.8
Betula sect. Nanae	<5	–	<5	–	–	–	28.3
Ephedra	<5	–	–	–	–	<5	–
Artemisia	25	–	10	<5	–	60	39
Chenopodiaceae	25	<5	20	<5	–	20	14.1
Poaceae	30	<5	30	<5	<5	<5	10.6
Cyperaceae	–	<5	<5	<5	30	<5	3.2
Herbetum mixtum	15	<5	25	<5	10	17	31.1

Примечания. Спорово-пыльцевой спектр: 1 – из суглинков разреза отложений I надпойменной террасы р. Сузун, возраст 10950 ± 150 14С лет (СОАН-54); 2 –из глин разреза террасы р. Бия у с. Турочак, 13750 ± 70 14С лет (СОАН-576); 3 – из разреза отложений Красный Яр, р. Обь, 30870 ± 300 14С лет (СОАН-1457); 4 – из суглинков разреза р. Обь у с. Каргополово, 32275 ± 420 14С лет (СОАН-1254), 32400 ± 2000 14С лет (СОАН-23) и 33450 ± 550 14С лет (СОАН-744); 5 – из отложений разреза р. Большая Речка, 35980 ± 720 14С лет (СОАН-436) и 37340 ± 660 14С лет (СОАН-1258); 6 – из синих глин разреза у с. Кытманово, возраст 24240 ± 2700 14С лет (СОАН-31); 7 – образец F–887.

кустарниковых зарослей и ксерофитной растительности.

Диета алтайского и чондонского носорогов

Нами обнаружены следующие особенности микроповреждений эмали жевательной поверхности зуба AltR:

1) Отсутствие толстых бороздок и тонких хаотично расположенных царапин, которые обычно встречаются на зубах копытных.

2) Немногочисленность ямок на эмали и их обилие на поверхности дентина.

3) Продолговатая конфигурация и крупные размеры ямок.

Скорее всего, в последние несколько недель перед гибелью AltR питался веточным кормом.

Изотопные данные (азот, углерод) (табл. 3) близки к данным, полученным по шерстистым носорогам Якутии (Bocherens, 2015). Это не противоречит нашим данным, с учетом вынужденного разнообразия диеты даже у “специализированных” ископаемых носорогов (Asperen, Kahlke, 2015).

О геологическом возрасте чондонского носорога

Время существования ChR первоначально было определено с учетом двух маркеров: запредельности радиоуглеродной датировки, с одной стороны, и геологического возраста отложений, “обычно насыщенных остатками млекопитающих в регионе” (Ломаченков, 1956), с другой (Kirillova et al., 2017). Этот “вычисленный” диапазон, вероятно, ошибочен, что было отмечено позже Шпанским (Шпанский, Боескоров, 2018) – одним из авторов публикации по носорогу Мерка. Однако с предложенным в этой публикации геологическим возрастом мы не можем согласиться по следующим причинам:

1) время существования носорога Мерка в Якутии обозначено средним плейстоценом, но без подтверждения другими методами: “По нашему мнению, все находки на территории Якутии ... можно отнести к первой половине среднего неоплейстоцена (МИС 11–9), экологически наиболее благоприятному времени существования этого специализированного животного“ (Шпанский, Боескоров, 2018, с. 108)”.

Наибольшее экологическое благоприятствование не всегда является показателем для процветания какого-либо вида, а отсутствие оного не всегда признак неподходящих условий. Важно учитывать пластичность и умение приспособиться к разным типам питания даже у таких специализированных к веточному корму “лесных” носорогов Мерка и к травянистому корму “степного” *Coelodonta antiquitatis*. Изучение микроповреждений на эмали жевательной поверхности зубов по-

казало, что питание носорога Мерка могло быть как лиственно-веточным, так и травяным, в зависимости, очевидно, от сезона, ландшафтов и других факторов (Asperen, Kahlke, 2015), т.е. эти носороги потребляли то, что было в наличии. Пастбища ChR включали луга с травяно-разнотравными, моховыми сообществами и лиственничные леса, возможно, разреженные (Kirillova et al., 2017). Растительный покров тундры гетерогенен, что связано с микрорельефом, наличием многолетнемерзлых пород и связанных с ними криогенных процессов в активном слое почвы. Но даже в экстремальных условиях, при разреженном растительном покрове, по берегам озер и рек встречаются более продуктивные травянистые и кустарничковые интразональные ассоциации. Логично предположить, что носорог Мерка, как и современные виды, кормился в наиболее богатых кормом местах в долинах рек и вблизи водоемов.

2) Верхний маркер времени существования ChR (запредельная 14C-дата) отсекает период времени моложе 45 тыс. лет. Запредельная дата подразумевает любой возраст старше этого. Однако есть еще общие геологические и палеоботанические данные. Рубеж в 70 тыс. лет мы здесь пересматриваем, следуя принятой парадигме, что носорог Мерка жил в (относительно более теплые) межледниковые периоды и тяготел к лесным ландшафтам (чему не противоречат остатки ветвей лиственницы в зубных полостях ChR). Однако такие условия были не только в среднем плейстоцене. Подробная палинологическая характеристика отложений позднеплейстоценового (казанцевского) межледниковья Ойогосского Яра, в проливе Дмитрия Лаптева (Andreev et al., 2011), позволила реконструировать превышение температуры июля над современной на 9–10°C (Kienast et al., 2011). В соседнем регионе, на побережье Восточно-Сибирского моря, реконструированная температура по палеоботаническим и изотопным данным в это время была выше современной по меньшей мере на 8°C (Kirillova et al., 2020).

Таким образом, “приемлемые” по температуре условия для ChR были не только в среднем плейстоцене; относительно теплолюбивая растительность существовала на крайнем севере Якутии в казанцевское межледниковье, МИС 5e. Соответственно, нельзя исключить поздний плейстоцен как время существования носорога Мерка в районе р. Чондон.

3) “В течение молотковского времени (МИС 3) на этой территории были распространены тундровые ландшафты, которые были непригодны для обитания *S. kirchbergensis*” (Шпанский, Боескоров, 2018, стр. 108). Стадия МИС 3 верхнего плейстоцена, имеющая региональные названия каргинский (молотковский) горизонт, в Сибири в наиболее полных разрезах стратиграфически имеет пятичленное строение. По палинологическим данным, в это время три потепления перемежались двумя похолоданиями, из которых последнее потепление было самым слабым, а второе похолодание – самым интенсивным. Следы климата, близкого к современному или более мягкого, даже в северных разрезах каргинского горизонта, особенно для раннекаргинского времени, отмечены многими исследователями (Гитерман, 1985; Волкова, 2001; Schirrmeister et al., 2002; Lozhkin, Anderson, 2011; Andreev et al., 2011). Неоднократные изменения климата в течение МИС 3, как в сторону похолодания, так и в сторону потепления, подтверждают в т.ч. и палеопедологические исследования (Губин, Занина, 2013, 2014). Кроме того, ландшафты плейстоцена отличала мозаичность, локально сохранившаяся в современных как высокоширотных ландшафтах, так и в условиях горных стран (Chytrý et al., 2019). Тундровая, лесотундровая и лесная растительность могли сочетаться в пределах одного географического пояса, занимая разные участки водоразделов и долин. В каргинское (и не только) время природные события имели свои локальные особенности (Лаухин и др., 2012, 2015). Таким образом, чисто формально, каргинский межстадиал, температурные условия которого были близки современным, нельзя отвергать как теоретически возможное время для обитания носорога Мерка в регионе, и находка его остатков этого времени не удивит.

4) Условия существования ChR восстановлены по растительным остаткам, но вывод о том, что подобная “растительность для этой широты была характерна в начале среднего неоплейстоцена (МИС 9–11)” (Шпанский, Боескоров, 2018, стр. 108), нам представляется декларативным, поскольку убедительные палеоботанические и другие доказательства цитируемыми авторами не приведены. Растительный покров начала среднего плейстоцена представлял собой лиственнично-березовую лесотундру (редколесья). Значительные площади были заняты озерами и болотами, на что указывают находки многочисленных остатков водных растений. В течение второй фазы в условиях сурового резко континентального климата распространялись тундровые группировки с господством злаков и полыней. Начало фазы МИС 3 многими исследователями признается теплым, с лиственнично-березовыми лесами типа северной редкостойной тайги с кустарниковой березой, ольховником, кедровым стлаником, широким развитием болотных сфагновых и зеленых мхов (Гитерман, 1985). В целом, в теплые периоды среднего и позднего плейстоцена растительность была довольно схожей.

5) Наконец, “специализированный на поедании веточного корма” лесной носорог Мерка не является показателем исключительно лесных ландшафтов, он был “смешанным” едоком, см. выше (Asperen, Kahlke, 2015). Следует также отметить, что лиственница, остатки веток которой обнаружены в полостях зубов ChR, в настоящее время доходит до оз. Оротко, расположенного севернее среднего течения реки Чондон (Ломаченков, 1956), а также до устьев рек Индигирки, Яны и Колымы (Поздняков, 1975).

Конечно, наиболее надежно было бы определить время существования ChR (и любых других запредельных по 14C образцов) по инситным находкам из достоверно датированных отложений. Однако такая возможность предоставляется далеко не всегда.

Филогенетическая позиция

Реконструированные филогении указывают шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach 1799) сестринской группой носорогу Мерка, а ближайший ныне живущий родственник этой группы – суматранский носорог (*Dicerorhinus sumatrensis* Fischer 1814). Полученные данные по AltR согласуются с ранее реконструированной филогенией этой группы (Kirillova et al., 2017).

ВЫВОДЫ

Проведенное нами исследование позволило дополнить информацию о времени и среде обитания носорога Мерка в России. Находка AltR возрастом около 40 тыс. лет с р. Чумыш “продлевает” время существования вида, на данный момент соотносимое с казанцевским межледниковьем, МИС 5 (Шпанский, 2017), до конца позднего плейстоцена – МИС 3, и это наиболее поздняя на сегодняшний день находка для территории России. Согласно ранее опубликованным палинологическим данным, 40 тыс. лет назад здесь была широко распространена лесная растительность: ель с участием березы и кустарников; луговые фитоценозы формировали ксерофитные и мезофитные травы (Архипов, Вотах, 1973; Панычев, 1979). Полученные нами данные спорово-пыльцевые спектры характеризуют ограниченные лесные сообщества среди кустарниковых зарослей и ксерофитной растительности и отражают либо локальные ландшафтные особенности, либо сообщества холодного этапа внутри каргинского интерстадиала. Судя по микроповреждениям эмали зубов, основным кормом AltR были ветви деревьев и кустов.

Вполне вероятно, что ChR, обитавший в условиях открытых лиственничных лесов и травяных пастбищ и “продвинувший” северную границу ареала носорога Мерка далеко за Северный Полярный Круг, расширяет и временны́е рамки обитания на Северо-Востоке России до позднего плейстоцена (по меньшей мере, до МИС 5e, или даже позже). Дальнейшие исследования позволят внести ясность в вопросы существования и вымирания загадочного носорога Мерка.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Ф.К. Шидловскому за предоставленную для изучения нижнюю челюсть носорога Мерка (AltR) и E. Billia за консультацию.

Спорово-пыльцевой анализ выполнен по Государственному заданию (ГЗ) Института экологии растений и животных УрО РАН № АААА-А19-119031890086-0. Анализ результатов радиоуглеродного датирования и изотопного состава выполнен в рамках ГЗ Института географии РАН № 0148-2019-0006. Работы выполнены при частичной финансовой поддержке РФФИ (18-04-00982).

Авторы благодарны редакторам “Зоологического журнала” и рецензентам, несомненно, улучшившим нашу рукопись.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Л.И., 1977. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука. 214 с.

Архипов С.А., Вотах М.Р., 1973. История растительности в среднем-позднем вюрме и голоцене в долине Верхней Оби // Плейстоцен Сибири и смежных областей. К IX конгрессу INQVA (Новая Зеландия, 1973). С. 130–143.

Беляева Е.И., 1939. Об остатках ископаемого носорога из окрестностей г. Рыбинска // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. Т. 5. С. 69–92.

Васильев С.К., Лобачев Ю.В., Лобачев А.Ю., 2014. Новые данные по местонахождениям позднеплейстоценовой мегафауны на реках Чумыш и Чик (Алтайский край и Новосибирская область) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Т. 20. С. 15–18.

Васильев С.К., Середнев М.А., Милютин К.И., Слюсаренко И.Ю., Козликин М.Б., Чеха А.М., 2015. Сборы палеотериологического материала на реке Чумыш (Алтайский край) и на реке Обь в районе поселка Бибиха (Новосибирская область) в 2015 году // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Т. XXI. С. 36–40.

Волкова В.С., 2001. Палеогеография каргинского межледниковья (межстадиала) в Западной Сибири 50(55)–23 тыс. лет назад // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. № 64. С. 89–93.

Гитерман Р.Е., 1985. История растительности Северо-Востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М.: Наука. 96 с.

Гричук В.П., 1940. Методика обработки осадочных пород бедных органическими остатками, для целей пыльцевого анализа // Проблемы физической географии. Т. 8. С. 53–58.

Громова В., 1932. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья и по истории млекопитающих восточной Европы и северной Азии вообще // Труды Комиссии по изучению Четвертичного периода. Т. 2. С. 69–184.

Громова В.И., 1935. Об остатках носорога Мерка (*Rhinoceros mercki* Jaeg.) с Нижней Волги // Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 4. С. 91–136.

Губин С.В., Занина О.Г., 2013. Изменение почвенного покрова в ходе формирования отложений ледового комплекса на Колымской низменности (часть 1) // Криосфера Земли. Т. 17. № 4. С. 48–56.

Губин С.В., Занина О.Г., 2014. Изменение почвенного покрова в ходе формирования отложений ледового комплекса на Колымской низменности (часть 2) // Криосфера Земли. Т. 18. № 1. С. 77–82.

Зыкин В.С., Зыкина В.С., Орлова Л.А., 2003. Реконструкция изменений природной среды и климата позднего плейстоцена на юге Западной Сибири по отложениям котловины озера Аксор // Археология, этнография и антропология Евразии. № 4. С. 2–16.

Лаухин С.А., Пушкарь В.С., Черепанова М.В., 2012. Современное состояние реконструкций природной среды на севере Сибири в каргинское время (поздний плейстоцен) // Бюллетень Московского Общества испытателей природы. Отд. геол. Т. 87. № 6. С. 37–48.

Лаухин С.А., Пушкарь В.С., Черепанова М.В., 2015. Опыт корреляции природных событий каргинского времени плейстоцена (аналоги МИС-3) от Приобья до Охотского моря // Бюллетень Московского Общества испытателей природы. Отд. Геол. Т. 90. Вып. 2. С. 23–34.

Лаухин С.А., Шилова Г.Н., Величкевич Ф.Ю., 2006. Палеоботаническая характеристика и палеоклиматы каргинского времени на Западно-Сибирской равнине // Вестник археологии, антропологии и этнографии. Т. 7. С. 203–225.

Ломаченков В.С., 1956. Геологическое строение и рельеф междуречий низовьев р. Омолой, р. Яны и р. Чондона // Отчет НИИ Геология Арктики НПО “Севморгео”. М.: Росгеолфонд.

Панычев В.А., 1979. Радиоуглеродная хронология аллювиальных отложений Предалтайской равнины. Новосибирск: Наука. 103 с.

Поздняков Л.К., 1975. Даурская лиственница. М.: Наука. 312 с.

Черский И.Д., 1874. Описание черепа носорога, отличного от *Rh. tichorinus* (*Rh. Merkii* Jaeg.) // Записки Императорской Академии Наук. Т. XXV. С. 65–74.

Шпанский А.В., 2016. Новые находки носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jager 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) в Томском Приобье // Геосферные исследования. № 1. С. 24–39.

Шпанский А.В., 2017. Вопросы палеозоогеографии носорога Мерка (*Stephanorhinus kirchbergensis* Jäger 1839) (Rhinocerotidae, Mammalia) // Геосферные исследования. № 3. С. 73–89.

Шпанский А.В., Боескоров Г.Г., 2018. Самая северная находка носорога Мерка *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger) и таксономический статус *Coelodonta jacuticus russanov* (Mammalia, Rhinocerotidae) // Палеонтологический журнал. Т. 4. С. 92–110.

Унифицированная региональная стратиграфическая схема четвертичных отложений Западно-Сибирской равнины, 2000. Новосибирск: СНИИГИМС. 64 с. + 8 лист.

Andreev A.A., Schirrmeister L., Tarasov P.E., Ganopolski A., Brovkin V., Siegert C., Wetterich S., Hubberten H.-W., 2011. Vegetation and climate history in the Laptev Sea region (Arctic Siberia) during Late Quaternary inferred from pollen records // Quaternary Science Reviews. V. 30. P. 2182–2199. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.12.026

Asperen E.N., Kahlke R.-D., 2015. Dietary variation and overlap in central and northwest European *Stephanorhinus kirchbergensis* and *S. hemitoechus* (Rhinocerotidae, Mammalia) influenced by habitat diversity // Quaternary Science Reviews. V. 107. P. 47–61.

Beug H.-J., 2004. Leitfaden der Pollen bestimmung für Mitteleuropa and angrenzende Gebiete. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 542 p.

Billia E.M.E., 2007. First records of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Kuznetsk Basin (Kemerovo, Kuzbass area, southeast of western Siberia) // Bollettino della Paleontologica Italiana. V. 46. P. 95–100.

Billia E.M.E., 2008. Revision of the fossil material attributed to *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) preserved in the museum collections of the Russian Federation // Quaternary International. V. 179. P. 25–37.

Billia E.M.E., 2008a. The skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Irkutsk region (southwest eastern Siberia) // Quaternary International. V. 179. P. 20–24.

Billia E.M.E., 2010. The famous *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839) “Irkutsk skull” (Mammalia, Rhinocerotidae) from eastern Siberia briefly compared with those from Krapina and Warsaw (Eastern Europe) // Muzeul Olteniei Craiova. Oltenia. Studii şi comunicări. Ştiinţele Naturii. V. 26. P. 296–302.

Billia E.M.E., 2014. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from European Russia: a new, detailed inventory of sires and referred material // Central European Geology. V. 57/2. P. 165–195.

Billia E.M.E., Zervanovà J., 2015. New *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) records in Eurasia. Addenda to a previous work // Geologia, Paleontologia, Paletnologia. V. 36. P. 55–68.

Bocherens H., 2015. Isotopic tracking of large carnivore palaeoecology in the mammoth steppe // Quaternary Science Reviews. V. 117. P. 42–71.

Bronk Ramsey C., Higham T., Bowles A., Hedges R., 2004. Improvement to the pretreatment of bone at Oxford // Radiocarbon. V. 46. № 1. P. 155–163.

Brown T.A., Nelson D.E., Vogel J.S., Southon J.R., 1988. Improved collagen extraction by modified Longin method // Radiocarbon. V. 30. P. 171–177.

Burkanova E.M., Billia E.M.E., Persico D., 2020. *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Po valley (Lombardia, Northern

Italy): possible diet/nutrition and living conditions // Quaternary International. V. 554. P. 164–169. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.07.031

Chytrý M., Horsák M., Danihelka J., Ermakov N., German D.A., Hájkev M., Hájková P., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Nekola J.C., Pvelková Ričánková V., Preislerová Z., Resl P., Valachović M., 2019. A modern analogue of the Pleistocene steppe-tundra ecosystem in southern Siberia // Boreas. V. 48. P. 36–56. https://doi.org/10.1111/bor.12338.ISSN0300-9483

Dabney J., Knapp M., Glocke I., Gansauge M.-T., Weihmann A., Nickel B., Valdiosera C., Garcia N., Paabo S., Arsuaga J.-L., Meyer M., 2013. Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 110. P. 15758–15763.

Edgar R.C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // Nucleic Acids Research. V. 32. P. 1792–1797.

Kienast F., Wetterich S., Kuzmina S., Schirrmeister L., Andreev A.A., Tarasov P., Nazarova L., Kossler A., Frolova L., Kunitsky V.V., 2011. Paleontological records indicate the occurrence of open woodlands in a dry inland climate at the present-day Arctic coast in western Beringia during the Last Interglacial // Quaternary Science Reviews. V. 30. P. 2134–2159. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.11.024

Kirillova I.V., Chernova O.F., Kukarskikh V.V., Shidlovskiy F.K., Zanina O.G., 2016. The first finding of a *rhinoceros* of the genus *Stephanorhinus* in Arctic Asia // Doklady Biological Sciences. V. 471. P. 300–303.

Kirillova I.V., Chernova O.F., van der Made J., Kukarskih V.V., Shapiro B., van der Plicht J., Shidlovskiy F.K., Heintzman P.D., Kolfschoten T., Zanina O.G., 2017. Discovery of the skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839) above the Arctic Circle // Quaternary Research. V. 3. P. 537–550.

Kirillova I.V., Borisova O.K., Chernova O.F., van Kolfschoten T., van der Lubbe J.(H.). J.L., Panin A.V., Pečnerová P., van der Plicht J., Shidlovskiy F.K., Titov V.V., Zanina O.G., 2020. "Semi-dwarf" woolly mammoths from the East Siberian Sea coast (continental Russia) // Boreas. https://doi.org/10.1111/bor.12431

Kosintsev P., Mitchell K.J., Devièse T., van der Plicht J., Kuitems M., Petrova E., Tikhonov A., Higham T., Comeskey D., Turney C., Cooper A., van Kolfschoten T., Stuart A.J., Lister A.M., 2019. Evolution and extinction of the giant rhinoceros *Elasmotherium sibiricum* sheds light on late Quaternary megafaunal extinctions // Nature Ecology & Evolution. V. 3. № 1. P. 31–38. www.nature.com/natecolevol

Kosintsev P.A., Zykov S.V., Tiunov M.P., Shpansky A.V., Gasilin V.V., Gimranov D.O., Devjashin M.M., 2020. The First Find of Merck's Rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae, *Stephanorhinus kirchbergensis* Jager, 1839) remains in the Russian Far East // Doklady Biological Sciences. V. 491. P. 47–49.

Kotowski A., Badura J., Borówka R.K., Stachowicz-Rybka R., Hrynowiecka A., Tomkowiak J., Bieniek B., Przybylski B., Ciszek D., Ratajczak U., Urbański K., Shpansky A.V., Stefaniak K., 2017. *Stephanorhinus kirchbergensis* from Gorzow Wielkopolski (Poland) – preliminary data and perspectives // Quaternary Stratigraphy and Hominids around Europe: Tautavel (Eastern Pyrenees). INQUA_ SEQS 2017. Tautavel-Ufa. 32.

Lozhkin A.V., Anderson P.M., 2011. Forest or no forest: implications of the vegetation record for climatic stability in Western Beringia during Oxygen Isotope Stage 3 // Quaternary Science Reviews. V. 30. P. 2160–2181.

Nemec M., Wacker L., Hajdas I., Gaggeler H., 2010. Alternative Methods for cellulose preparation for AMS measurement // Radiocarbon. V. 55. № 2–3. P. 1358–1370.

Reimer P.J., Bard E., Bayliss A., Beck J.W., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Buck C.E., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Haflidason H., Hajdas I., Hatt C., Heaton T.J., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer R.W., Richard D.A., Scott E.M., Southon J.R., Turney C.S.M. and van der Plicht J., 2013. IntCal13 and MARINE13 radiocarbon age calibration curves 0–50000 years calBP // Radiocarbon. V. 55. № 4. P. 1869–1887.

Shapiro B., Hofreiter M. (Eds), 2012. Ancient DNA – Methods and Protocols. Springer. 247 p.

Schirrmeister L., Siegert C., Kuznetsova T., Kuzmina S., Andreev A., Kienast F., Meyer H., Bobrov A., 2002. Paleoenvironmental and Paleoclimatic Records from Permafrost Deposits in the Arctic region of Northern Siberia // Paleoenvironmental and paleoclimatic records from permafrost deposits in the Arctic region of Northern Siberia // Quaternary International. V. 89. P. 97–118.

Shpansky A.V., Billia E.M.E., 2012. Records of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Ob' River at Krasny Yar (Tomsk region, southeast of Western Siberia) // Russian Journal of Theriology. V. 1. P. 47–55.

Stamatakis A., 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies // Bioinformatics. V. 30. P. 1312–1313.

Titov V.V., Tesakov A.S., 2013. Late Miocene (Turolian) vertebrate faunas of the southern European Russia // Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology. X. Wang, L.J. Flynn, and M. Fortelius (Eds). New York: Columbia University Press. P. 536–543.

Troll C.J., Kapp J., Rao V., Harkins K.M., Cole C., Naughton C., Morgan J.M., Shapiro B., Green R.E., 2019. A ligation-based single-stranded library preparation method to analyze cell-free DNA and synthetic oligos. BMC Genomics. V. 20(1). № 1023. P. 1–14.

Vershinina A.O., Kapp J.D., Baryshnikov G.F., Shapiro B., 2019. The case of an arctic wild ass highlights the utility of ancient DNA for validating problematic identifications in museum collections // Molecular Ecology Resources. https://doi.org/10.1111/1755-0998.13130

Van der Made J., 2010. The rhinos from the Middle Pleistocene of Neumark-Nord (Saxony-Anhalt) // Veröffentlichungen des Landesamtes für Denkmalpflege und Archäologie. B. 62. P. 433–500.

Von den Driesch A., 1976. A guide to the measurement of animals bones from archaeological sites. Peabody Museum Bulletin 1. Harvard University. 137 p.

Wacker L., Němec M., Bourquin J., 2010. A revolutionary graphitisation system: fully automated, compact and simple // Nuclear Instruments and Methods in Physics Research. V. 268. № 7–8. P. 931–934.

ON THE TIME AND ENVIRONMENT OF *STEPHANORHINUS KIRCHBERGENSIS* JÄGER 1839 (MAMMALIA, RHINOCERATIDAE) IN THE ALTAIS AND NORTHEASTERN RUSSIA

I. V. Kirillova[1, *], A. O. Vershinina[2, **], E. P. Zazovskaya[1, *], O. G. Zanina[3, ****], S. Cutler[2, 4, *****], P. A. Kosintsev[5, ******], E. G. Lapteva[5, *******], O. F. Chernova[6, ********], B. Shapiro[2, 4, *********]**

[1]Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Staromonetny Lane, Bldg 29, Moscow, 119017 Russia

[2]Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Santa Cruz, CA 95064 USA

[3]Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Institutskaya Str. 2, Pushchino, Moscow region, 142290 Russia

[4]Howard Hughes Medical Institute, University of California Santa Cruz, Santa Cruz, CA 95064 USA

[5]Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 202, 8 Marta Str., Ekaterinburg, 620144 Russia

[6]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskiy Prospekt, Bldg 33, Moscow, 119071 Russia

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

***e-mail: avershin@ucsc.edu*

****e-mail: zaszovsk@gmail.com*

*****e-mail: oksanochka_zet@mail.ru*

******e-mail: scutler@ucsc.edu*

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

********e-mail: lapteva@ipae.uran.ru*

*********e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com*

**********e-mail: bashapir@ucsc.edu*

Merck's rhino (*Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger 1839)), one of the extinct members of the Pleistocene megafauna, is scarce in Russia's geological record. According to the previous research paradigm, that large rhinoceros inhabited forest environments during interglacials, consumed mostly branch- and leaf-containing food, and went extinct across most of its range during the Middle Pleistocene, still persisting in southern Siberia until the Late Pleistocene. No direct evidence of this species associated with Late Pleistocene deposits and based on 14C dating has hitherto been obtained in Russia. Our studies on the mandible of Merck's rhino from the South of western Siberia confirm that the species was present in the Altai region until the second half of the Late Pleistocene (MIS3), but much later than previously thought, until about 40000 years before present. Tooth enamel microwear shows that this rhino ate branches and leaves of various trees and shrubs. Merck's rhino from the Chondon River (North of the Indigirka-Kolyma Lowlands) inhabited open larch forests and grassland landscapes. Considering the habitats, this species had a chance to survive there at least until the beginning of the Late Pleistocene (MIS5e), that is, their time lasted longer than previously thought. A phylogenetic analysis of complete mitochondrial genomes of extinct and extant rhinoceroses confirms the taxonomic morphological identification of the Altai and Chondon rhinos.

Keywords: Merck's rhinoceros, age, environment, Altais, northeastern Russia, ancient DNA