

УДК 569.325.1+591.4+56.074.6

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭКОЛОГИИ ИСКОПАЕМОГО ДОНСКОГО ЗАЙЦА (*LEPUS TANAITICUS* [GUREEV, 1964])

© 2024 г. М. Р. Павлова^{1,*}, Г. Г. Боескоров², М. Ю. Чепрасов^{3,4}, Г. П. Новгородов³,
Рекомендовано академиком РАН Д. С. Павловым

Поступило 15.12.2023 г.

После доработки 12.01.2024 г.

Принято к публикации 15.01.2024 г.

Впервые проведено палинологическое исследование содержимого желудочно-кишечных трактов и отложений, вмещавших замороженные мумии ископаемого донского зайца, обнаруженных в отложениях ледового комплекса верхнего плейстоцена в Верхоянском районе Якутии. Датирование по радиоуглероду (C^{14}) выявило, что найденные зайцы обитали во время каргинского интерстадиала позднего плейстоцена, 32.5 тыс. лет назад (калиброванная дата). В результате расширены представления об экологии вымершего *Lepus tanaiticus*: этот вид обитал в холодных степях с доминированием ксерофитных сообществ, а также на лугах злаково-разнотравных и осоково-разнотравных; в отличие от современного зайца-беляка *L. timidus*, питающегося в зимнее время в основном ветками и корой древесных растений и кустарников, рацион донских зайцев зимой главным образом состоял из травянистых растений.

Ключевые слова: вымерший донской заяц, *Lepus tanaiticus*, замороженные мумии, вмещающие отложения, желудочно-кишечный тракт, спорово-пыльцевой метод, экология, Якутия, поздний плейстоцен.

DOI: 10.31857/S2686738924020205, EDN: WDXRHZ

Якутия является одним из регионов в мире, где распространена реликтовая мерзлота, в которой сохранились многочисленные остатки животных мамонтового биота позднего плейстоцена. Наиболее частыми находками являются замороженные трупы крупных млекопитающих, таких как мамонты, шерстистые носороги, древние лошади, степные бизоны, и более редкими — находки мелких млекопитающих, таких как зайцеобразные и грызуны. Одним из важных аспектов исследования трупов вымерших животных является получение информации об их экологии (среде обитания, особенностях рациона, палеомикрофлоре и т.д.).

Недавно сообщалось о находке замороженного трупа вымершего вида — донского зайца (*Lepus tanaiticus* [Gureev, 1964]) позднплейстоценового возраста на территории Абыйского райо-

на Республики Саха (Якутия) [1]. В 2016 г. местными жителями в Верхоянском районе Якутии на местонахождении Юнюген (среднее течение р. Яна) в многолетнемерзлых отложениях верхнего плейстоцена обнаружены в одном захоронении два трупа зайцев и задняя часть туловища третьей особи с ногами (рис. 1а–в). При первоначальном обследовании шерсти ископаемых зайцев было установлено, что она имеет серовато-коричневый, сероватый и грязно-белый цвет вследствие загрязнения рыхлыми отложениями, вмещавшими мумии (рис. 1). Шерсть, отмытая от загрязнения, имеет белый цвет, что характерно для современного зайца-беляка *Lepus timidus* [Linnaeus, 1758] в зимнее время. Заяц № Уп-2/16 сохранился лучше всего (рис. 1а), шерстный покров на нем сохранился почти полностью и на теле поврежденных не выявлено.

Заяц № Уп-3/16 (см. рис. 1б) сохранился хуже: на его черепе имеются разломы, позвоночник сломан. У обеих мумий сохранились внутренние органы и остатки желудочно-кишечных трактов. От зайца № ММ-F29 (см. рис. 1в) сохранилась задняя половина тела с ногами и частью кишечника. Упомянутые находки были переданы в Музей мамонта им. П. А. Лазарева СВФУ им. М. К. Аммосова (г. Якутск), где хранятся в замороженном виде.

¹Институт мерзлотоведения им. П. И. Мельникова
СО РАН, Якутск, Россия

²Институт геологии алмаза и благородных металлов
СО РАН, Якутск, Россия

³Северо-Восточный федеральный университет им.
М. К. Аммосова, Якутск, Россия

⁴г. Якутский научный центр СО РАН, Якутск, Россия

*E-mail: nigaer@yandex.ru

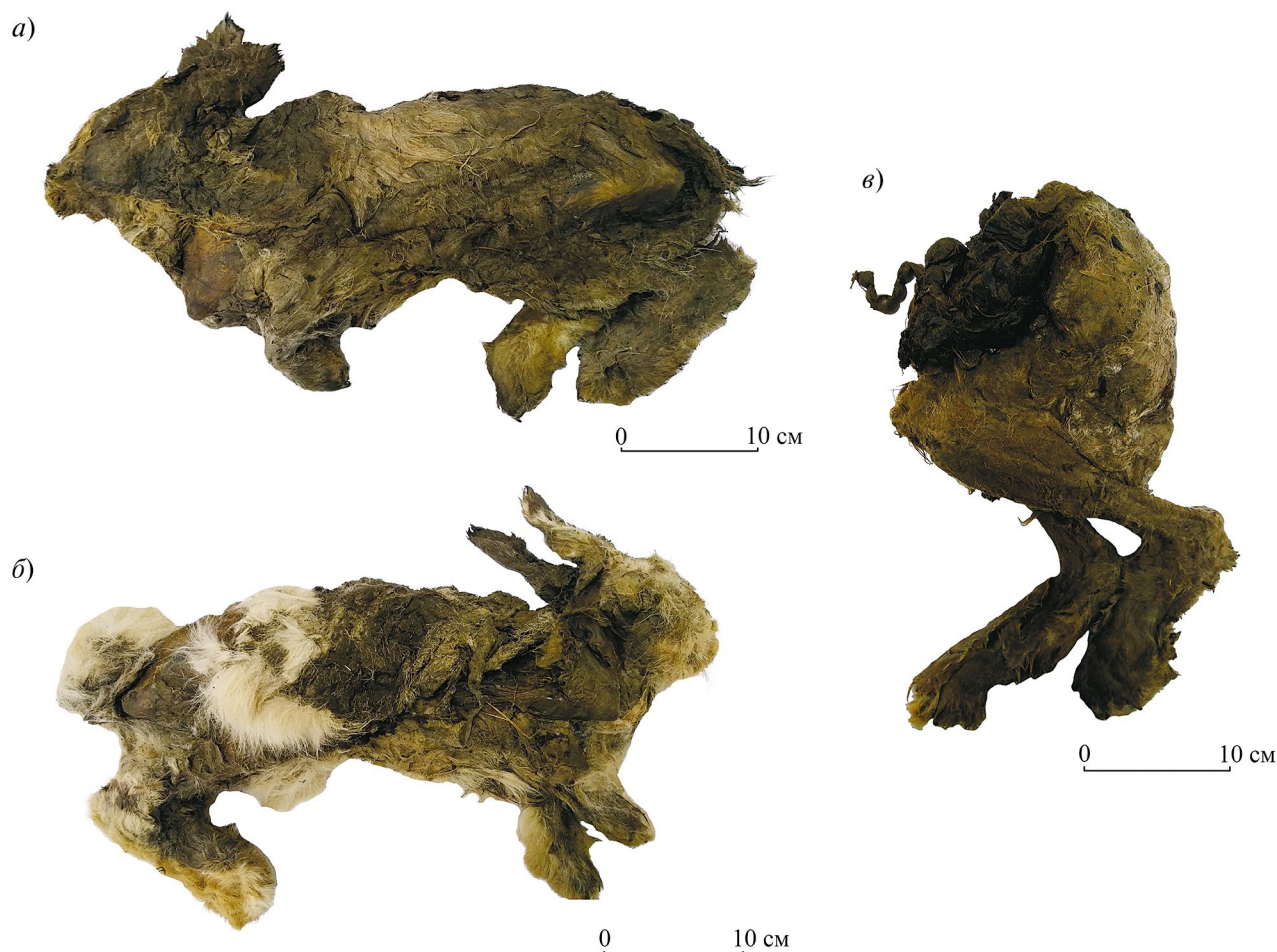


Рис. 1. Мумии донских зайцев с местонахождения Юнйюген: а — № Yn-2/16; б — Yn-3/16; в — MM-F29.

Изучение полных митохондриальных геномов зайцев с Юнйюгена показало, что, с одной стороны, они филогенетически близки митогеномам голоценовых *L. tanaiticus* с Северного Урала (датированных 6–3 тыс. лет назад), а с другой стороны — митогеномам рецентных *L. timidus* [2], что свидетельствует об активном формообразовании среди *L. tanaiticus* в конце плейстоцена, приведшем к появлению зайца-беляка.

Согласно данным радиоуглеродного датирования зайцы с Юнйюгена обитали в конце каргинского интерстадиала позднего плейстоцена [2] — $28\,360 \pm 170$ ^{14}C лет назад (32500 ± 340 калиброванных лет назад (кал. л. н.)).

В целях изучения особенностей состава растительности ландшафтов во время существования ископаемых донских зайцев, а также состава их питания проведено палинологическое исследование вмещающих их мумии отложений и желудочно-кишечных трактов (ЖКТ) животных.

Спорово-пыльцевой анализ проведен для трех проб содержимого желудочно-кишечных трактов

(ЖКТ) от трех зайцев с Юнйюгена и двух образцов вмещающих отложений. Химическая подготовка препаратов выполнена по адаптированной методике, основанной на методах В. П. Гричук [3] и К. Фаегри — Дж. Иверсена [4]. Определение пыльцы составляло не менее 300 зерен, также подсчитывались споры, угольки, грибы, остатки амёб, водоросли и другие непыльцевые палиноморфы. Микрофотографии некоторых пыльцевых зерен и спор, отмеченные в препаратах, приведены на рис. 2.

Во всех исследованных пробах в общем составе палинологических спектров отмечается преобладание пыльцы травянистых растений и кустарничков — 90.7–99.8% (рис. 3) с доминированием полыней *Artemisia* (28.8–58.3%) и злаковых *Poaceae* (29.9–49.7%). По морфологическим признакам среди пыльцы *Poaceae* выделяются четыре разновидности, но определить до видовой принадлежности не представляется возможным. Содержание пыльцы древесно-кустарниковых растений варьируется от 0 до 1.2%, спор — от 0.2 до 2.6%.

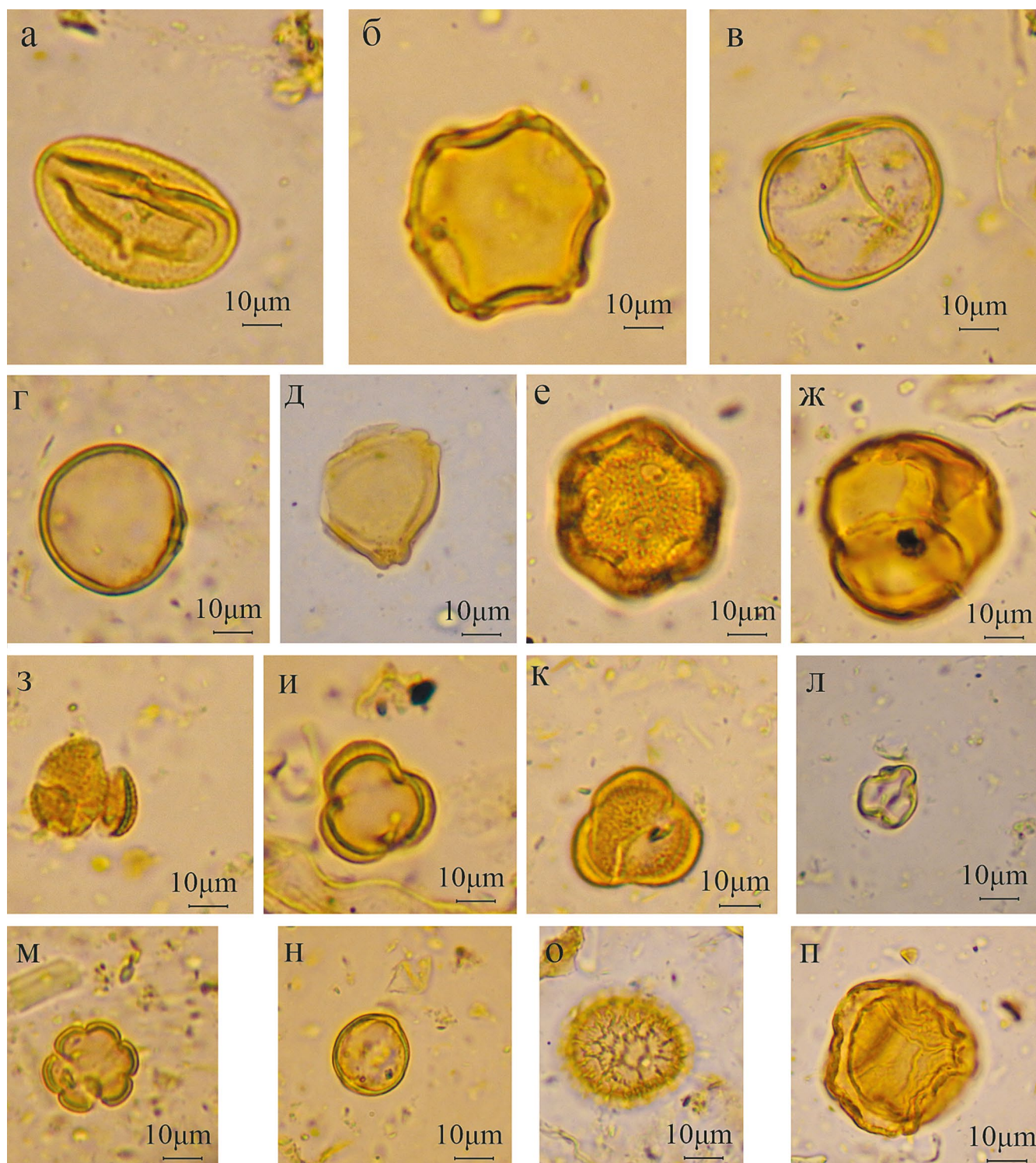


Рис. 2. Фотографии некоторой пыльцы растений и спор в пробах донских зайцев, местонахождение Юнйюген: а – *Salix*, б – *Alnus*, в, з – *Rosaceae*, д – *Betula* sect. *Fruticosa*, е – *Caryophyllaceae*, ж – *Ericales*, з – *Brassicaceae*, и, к – *Artemisia*, л – *Rosaceae*, м – *Sanguisorba*, н – *Polygonaceae*, о – *Lycopodium pungens*, п – *Selaginella rupestris*.

Спорово-пыльцевые спектры из желудочно-кишечных трактов *Lepus tanaiticus* содержат пыльцевые зерна разнотравья, принадлежащие степным и лугово-степным растительным сообществам. В спек-

трах преобладают розоцветные – *Rosaceae* gen. sp., *Sanguisorba* – до 5.8 %. От 0.5 до 1% отмечаются крестоцветные *Brassicaceae*, от 0.4 до 0.6% – гвоздичные *Caryophyllaceae*, от 0.2 до 0.6% осоковые *Cyperaceae*;

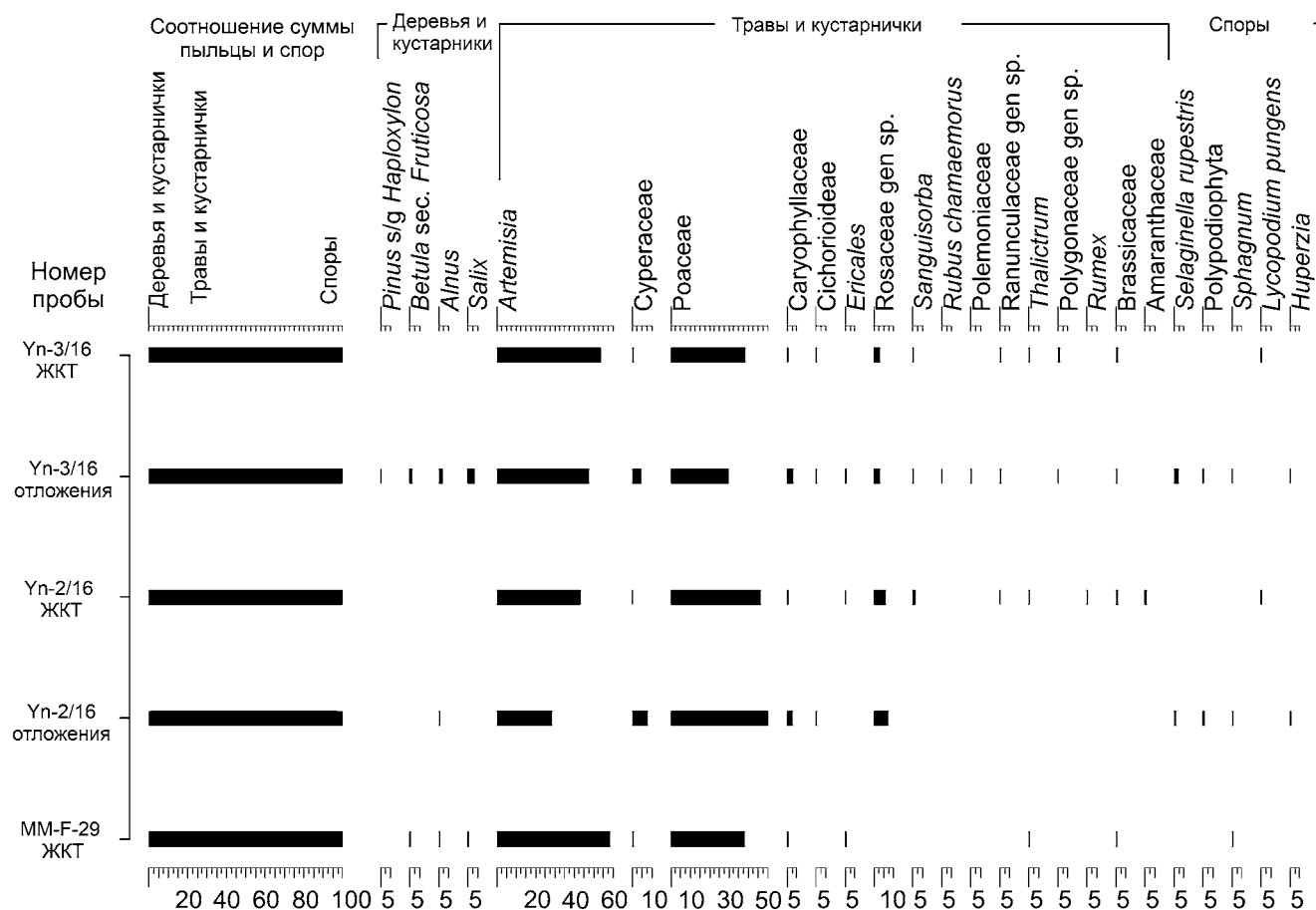


Рис. 3. Результаты подсчета пыльцы и спор в пробах донских зайцев, в %.

единично — амарантовые *Amaranthaceae*, лютиковые (*Ranunculaceae* gen. sp., *Thalictrum*), гречишные (*Polygonaceae* gen. sp., *Rumex*), цикориевые *Cichorioideae*, верескоцветные *Ericales*. Древесно-кустарниковые растения почти не отмечаются, только в образце № MM-F29 зафиксировано несколько зерен кустарниковых видов берез *Betula* sect. *Fruticosa*, ивы *Salix* и ольхи *Alnus*. Споры представлены *Lycopodium pungens*, *Huperzia* и *Sphagnum*.

Спектры вмещающих отложений также включают пыльцевые зерна степных и лугово-степных сообществ, но процентное содержание их выше. Доминирует пыльца *Rosaceae* gen. sp. до 7.5%, *Caryophyllaceae* 2.6–3.3%, *Cyperaceae* 4.7–7.8%. Присутствуют синюховые *Polemoniaceae*, *Polygonaceae* gen. sp., *Brassicaceae*, кустарнички — морозника обыкновенная *Rubus chamaemorus* и *Ericales*. Содержание древесно-кустарниковых растений (*Betula* sect. *Fruticosa*, *Alnus*, *Salix*) в сравнении с образцами зайцев больше и составляет до 6.7% (проба № Yn-3/16_отложения). Отмечена единичная пыльца *Pinus* s/g *Haploxylon*, возможно, кедрового стланика *Pinus pumila*. Споры (*Selaginella rupestris*, *Sphagnum*, *Polypodiophyta*) составляют до 2.6%.

В образцах зайцев (№ Yn-3/16_ЖКТ, № Yn-2/16_ЖКТ и № MM-F29_ЖКТ) выявлено большое количество фрагментов спиралевидной формы, что является признаком на наличие растительных волокон кормофитов, но без возможности определения конкретного типа растительности [5], или спиралевидные трахеиды (*Cormophyta*), предположительно из корней осоковых (*Cyperaceae*) [6]. В образцах присутствуют споры разнообразных грибов, но неопределенного типа, только в пробах № Yn-3/16_отложения, № Yn-2/16_отложения инфицирован копрофильный гриб *Glomus*, а также угольки.

Полученные данные позволяют установить, что преобладающее место в питании *Lepus tanaiticus* занимали разнообразные виды злаков и разнотравье, главным образом гвоздичные и розовоцветные, некоторые виды осоковых и молодые ветки ольхи. Отмеченное большое количество в спектрах пыльцевых зерен *Artemisia* указывает на то, что, возможно, в рацион зайцев входили некоторые виды этих растений. Вероятно, частично пыльца полыней иногда попадала в корм с другой пищей, так как она имеет повышенную пыльцевую продуктивность и в спектрах степных сооб-

шеств нередко преобладает и суммарно подавляет пыльцу ведущих доминантов растительных сообществ — злаковых и разнотравья.

Палинологические данные хорошо соотносятся со спорово-пыльцевым материалом, полученным из вмещающих пород, где были обнаружены тушки и фрагменты зайцев. Палиноспектры и данные радиоуглеродного датирования (32500 ± 340 кал. л. н.) указывают на то, что исследованные зайцы обитали в сухих и очень холодных условиях в период коношельского похолодания каргинского интерстадиала, который зафиксирован в интервале 33–30 тыс. л. н. [7]. В долине среднего течения р. Яны имелось широкое распространение открытых ландшафтов, вероятно, доминировали холодные степи с преобладанием ксерофитных видов, например таких, как *Artemisia* и *Caryophyllaceae*. Отмечались также злаково-разнотравные и осоково-разнотравные луга, участки без почвенно-растительного покрова. Местами были развиты участки ерниковых зарослей из кустарниковых видов берез, ольхи и ивы, кустарничков *Ericales* и травянистых сообществ.

Присутствие в палиноспектрах пыльцевых зерен *Rosaceae*, предположительно часть которых относится к криоксерофитному таксону *Dryadoideae*, и спор плаунка *Selaginella rupestris* подтверждают также данный факт, потому что наличие их в спорово-пыльцевых спектрах очень характерно для холодных периодов верхнего плейстоцена Сибири [8].

Установлено, что юнгуенские донские зайцы имели характерную белую окраску шерсти, и с большой долей вероятности они все погибли в холодное время года. Спорово-пыльцевые спектры из ЖКТ зайцев отражают особенности их зимнего питания, а палиноспектры из вмещающих отложений — особенности растительного покрова в холодный период года в местах их обитания в среднем течении р. Яна в конце каргинского времени.

Полученные результаты позволяют впервые уточнить местообитание донского зайца: ландшафты открытого типа, представленные холодными степями с доминированием ксерофитных сообществ, луга злаково-разнотравные и осоково-разнотравные, а также впервые уточнить особенности его зимнего рациона: он в основном состоял из травянистых растений (90.7–99.8%). Согласно литературным данным [9, 10] *L. tanaiticus*, по всей видимости, питался более грубыми кормами, чем современный *L. timidus*, так как у первого вида зубы крупнее и челюсти мощнее, чем у второго вида. Хотя в то время состав кормов донского зайца не был определен, но Н. Д. Оводов высказал предположение, что донские зайцы питались жесткой степной травянистой растительностью [11].

Выявленная особенность состава зимнего питания позднплейстоценовых зайцев вида *Lepus tanaiticus* коренным образом отличается от такового близкого им вида — современного зайца-беляка *L. timidus*, который зимой по всему ареалу преимущественно питается ветками и корой древесных растений и кустарников [12]. Частота поедания древесно-кустарниковых растений зайцем-беляком зимой обычно превышает 80 %. Например, в Якутии она составляет до 83% [13], в Московской области — 95.3%; в Волжско-Камском крае — более 80% [14], в Северном Казахстане — до 80–90% и более [15]. В теплый период года *L. timidus*, как в тайге, так и в тундре, преимущественно питается травянистыми растениями. В снежный же период года даже в тундре этот заяц сохраняет зимний тип питания, концентрируясь исключительно в пойменных участках рек, заросших кустарниками [12]. Донские зайцы, будучи обитателями арктической степи, очевидно, были специализированы на питании травами во все сезоны года, и их вымирание было обусловлено изменениями климата в конце плейстоцена — начале голоцена, повлекшими за собой увеличение глубины снежного покрова, деградацию гиперзоны холодных степей и замену ее на тундровую и таежную зоны.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Палинологические исследования Павловой М. Р. выполнены за счет средств научно-исследовательского проекта № 122011800064-9 “Строение и ключевые этапы эволюции континентальной криолитозоны в неоплейстоцене и голоцене”. Работа остальных соавторов выполнена за счет средств госзадания ИГАБМ СО РАН (Боескоров Г. Г.) и СВФУ (Чепрасов М. Ю., Новгородов Г. П.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие конфликтов интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ И СТАНДАРТОВ

Все этические стандарты и нормы авторами соблюдены. Получение разрешения на проведение исследования с участием людей и/или животных в данном исследовании не требовалось, так как в нем не принимали участие живые организмы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Боескоров Г.Г., Чернова О.Ф., Шелчкова М.В. Первая находка замороженной мумии ископаемого донского зайца *Lepus tanaiticus* (Leporidae, Lagomorpha) из плейстоцена Якутии // Докл. РАН. Науки о Земле. 2023. Т. 510. № 1. С. 71–76.

2. *Sharko F., Slobodova N., Boulygina E., et al.* Ancient DNA of the Don-hares assumes the existence of two distinct mitochondrial clades in NorthEast Asia // *Genes*. 2023. V. 14. № 3. 700. P. 1–11.
3. Пыльцевой анализ / под ред. И. М. Покровской. М.: Гостеоиздат, 1950. 570 с.
4. *Faegri K., Iversen J.* Textbook of Pollen Analysis. Chichester: John Wiley & Sons, 1989. 328 p.
5. *Prager A., Theuerkauf M., Couwenberg J., et al.* Pollen and non-pollen palynomorphs as tools for identifying alder carr deposits: A surface sample study from NE-Germany // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2012. V. 186. P. 38–57.
6. *Barthelmes A., de Klerk P., Prager A., et al.* Expanding NPP analysis to eutrophic and forested sites: Significance of NPPs in a Holocene wood peat section (NE Germany) // *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 2012. V. 186. P. 22–37. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.07.007>
7. Позднечетвертичные растительность и климаты Сибири и Российского Дальнего Востока (палинологическая и радиоуглеродная база) / под ред. П.М. Андерсон, А.В. Ложкина. Магадан: изд-во СВНЦ ДВО РАН, 2002. 369 с.
8. *Гитерман Р.Е.* История растительности северо-востока СССР в плиоцене и плейстоцене. М.: Наука, 1985. 95 с.
9. *Гуреев А.А.* Зайцеобразные (Lagomorpha) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. 1964. Вып. 10. С. 187–188.
10. *Аверьянов А.О.* Позднеплейстоценовый заяц *Lepus tanaiticus* (Lagomorpha, Leporidae) Сибири // Исследования по плейстоценовым и современным млекопитающим. СПб.: ЗИН РАН, 1995. С. 121–162 (Тр. ЗИН РАН. Т. 263).
11. *Оводов Н.Д.* Позднеплейстоценовые зайцы Сибири. К вопросу о филетической эволюции внутри рода *Lepus* // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий (Мат-лы годовой сессии ИАиЭ СО РАН). Новосибирск: Изд-во ИАиЭ СО РАН, 2006. Т. XII. Ч. I. С. 212–217.
12. *Соколов В.Е., Иваницкая Е.Ю., Груздев В.В., Гептнер В.Г.* Млекопитающие России и сопредельных регионов. Зайцеобразные. М.: Наука, 1994. 272 с.
13. *Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г. и др.* Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.
14. *Наумов С.П.* Экология зайца-беляка. М.: МЛИП, 1947. 207 с.
15. *Слудский А.А., Бернштейн А.Д., Шубин И.Г., Страутман И.Г.* Млекопитающие Казахстана. Т. 2. Зайцеобразные. Алма-Ата: Наука, 1980. 236 с.

NEW DATA ON THE ECOLOGY OF THE FOSSIL DON HARE (*LEPUS TANAITICUS* [GUREEV, 1964])

**M. R. Pavlova^{a, *}, G. G. Boeskorov^b, M. Yu. Cheprasov^{c, d}, G. P. Novgorodov^c,
Presented by Academician of the RAS D. S. Pavlov**

^a *Melnikov's Permafrost Institute, Siberian Branch of RAS, Yakutsk, Russian Federation*

^b *Diamond and Precious Metals Geology Institute, Siberian Branch of RAS, Yakutsk, Russian Federation*

^c *M. K. Ammosov's North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russian Federation*

^d *Yakutsk Scientific Center,
Siberian Branch of RAS, Yakutsk, Russian Federation*

^{*} *E-mail: nigaer@yandex.ru*

A spore-pollen research of the contents of the gastrointestinal tracts and sediments containing frozen mummies of the fossil Don hare, discovered in the sediments of the Upper Pleistocene ice complex in the Verkhoyansk region of Yakutia, was carried out for the first time. Radiocarbon dating (C^{14}) revealed that the found hares lived during the Karginian Interstadial of the Late Pleistocene, 32.5 thousand years ago (calibrated date). As a result, the understanding of the extinct *Lepus tanaiticus* ecology has been expanded: this species lived in cold steppes dominated by xerophytic communities, as well as in grass-forb and sedge-forb meadows; unlike the modern mountain hare *L. timidus*, which feeds during winter time mainly on branches and bark of woody plants and shrubs, the diet of Don hares in winter previously consisted of herbaceous plants.

Keywords: extinct Don hare, *Lepus tanaiticus*, frozen mummies, enclosing sediments, gastrointestinal tract, spore-pollen method, ecology, Yakutia, Late Pleistocene.