

УДК 599.74:551.782.2(470.61)

## ХИЩНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ХАПРОВСКОГО ФАУНИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© 2002 г. М. В. Сотникова\*, В. С. Байгушева\*\*, В. В. Титов\*\*\*

\* Геологический институт РАН, 109017 Москва

\*\* Азовский краеведческий музей, 346740 Азов

\*\*\* Палеонтологический институт РАН, Москва

Поступила в редакцию: 19.01.2000 г., получена после доработки 23.08.2000 г.

Проведена ревизия хищных млекопитающих хапровского фаунистического комплекса, который обычно рассматривается как аналог средневиллафранкской фауны Западной Европы (поздний плиоцен, MN17). Детально описаны представители девяти родов Carnivora, пять из которых в составе комплекса названы впервые. Хищники в хапровском комплексе представлены: *Nyctereutes megamastoides* (Pomel), *Canis* cf. *senezensis* Martin, *Lutra* sp., *Pannonictis nestii* (Martelli), *Pliocrocota perrieri* (Croizet et Jobert), *Pachycrocota brevirostris* (Aumard), *Homotherium crenatidens* (Fabrini), *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert) и *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert). В хапровской ассоциации хищников присутствуют формы, характерные для евразийских позднелиоценовых фаун. Нижний стратиграфический предел распространения этой ассоциации определяется началом среднего виллафранка по *Homotherium crenatidens*, который имеет более продвинутые зубные характеристики, чем гомотерии из нижнего виллафранка Евразии. Присутствие *Nyctereutes megamastoides*, находки которого не встречаются выше средневиллафранкского уровня, ограничивает верхний стратиграфический диапазон хапровских Carnivora. “Canis-event” и “Pachycrocota-event” считаются важными событиями, имевшими место в Европе вблизи границы среднего и верхнего виллафранка. В Западной Европе присутствие *Canis senezensis* характеризует финальную стадию среднего, а распространение *Pachycrocota brevirostris* начало позднего виллафранка, в то время как в Азии волкоподобные формы рода *Canis* и *Pachycrocota* появляются немного раньше. В целом для хапровского фаунистического комплекса характерно некоторое сходство с азиатскими аналогами средневиллафранкских фаун.

**Ключевые слова.** Плиоцен, виллафранк, хапровский фаунистический комплекс, Россия, Приазовье, Carnivora, морфология, стратиграфия, корреляция.

### ВВЕДЕНИЕ

Хапровская песчано-галечная толща, содержащая фауну млекопитающих, широко распространена по побережью Азовского моря между Ростовом-на-Дону и Таганрогом. Она с размывом залегает на морских миоценовых отложениях и представляет собой аллювий древней 30–40-метровой террасы реки Дон.

Остатки крупных млекопитающих в хапровской толще собирались, начиная с 1932 г., из четырех точек: в Хапровском и Ливенцовском карьерах в районе Ростова-на-Дону, и в местонахождениях Морская и Воловая балка вблизи Таганрога (рис. 1). Во всех указанных выше точках, ископаемые остатки происходят в основном из нижней части аллювиальной толщи, однако в Ливенцовке отдельные кости встречаются и в более высоких частях разреза.

Исходя из геологических и тафономических наблюдений и по данным палеонтологического анализа, большинство исследователей полагало, что накопление фауны крупных млекопитающих

в хапровской толще соответствует времени формирования единого седиментационного цикла. Эта фауна была выделена В.И. Громовым (1948) в хапровский фаунистический комплекс, возраст которого был определен в пределах позднего плиоцена.

Наиболее полная информация о крупных млекопитающих из Ливенцовского карьера представлена в работах В.С. Байгушевой (1971, 1994), а по всему хапровскому комплексу в монографии Л.И. Алексеевой (1977).

В хапровской ассоциации млекопитающих преобладают остатки *Archidiskodon gromovi* (Garutt et Alexeeva) и крупных лошадей стеновой группы. По крупным млекопитающим хапровский фаунистический комплекс сопоставляется с фаунами среднего виллафранка Центральной и Западной Европы (Алексеева, 1977; Вангенгейм, Зажигин, 1982). Однако в Ливенцовке в аллювиальных отложениях хапровской толщи мощностью около 20 м по мелким млекопитающим выделяется несколько фаунистических горизонтов. Нижние



Рис. 1. Местонахождения хищных млекопитающих хазровского фаунистического комплекса. 1 – Ливенцовка; 2 – Хапры; 3 – Морская; 4 – Воловая балка.

слон, содержащие мегафауну, характеризуются ассоциацией грызунов, которая коррелируется с нижней частью зоны MN17, средний виллафранк. В целом же микротериофауна из Ливенцовского разреза охватывает широкий интервал, который укладывается в пределы доолдудейской части палеомагнитной эпохи Матюяма (Tesakov, 1995).

Представители отрядов непарнокопытных Perissodactyla и парнокопытных Artiodactyla из хазровского фаунистического комплекса описывались и неоднократно обсуждались в литературе, в то время как Carnivora из этой фауны до сих пор были представлены только в виде списков или краткой информации о находках. По данным В.И. Громова (1948), В.С. Байгушевой (1971) и Л.И. Алексеевой (1977) сводный список хищных млекопитающих, найденных в хазровских песках, первоначально выглядел следующим образом: *Canis* sp., *Nyctereutes megamastoides* (Pomel), *Mustelidae* gen., *Meles* sp., *Lutra* sp., *Ursus* cf. *etruscus* Cuv., *Crocota* sp., *Machairodus* sp., *Lynx* sp., *Felidae* gen. (крупная форма). Судя по этому списку, хищники из хазровского аллювия таксономически гетерохронны: *Machairodus* – миоценовая форма, *Nyctereutes megamastoides* – плиоценовая, *Crocota* – плейстоценовая. Несомненно, необходима была ревизия и детальное описание хищников хазровского фаунистического комплекса. Результаты этой работы представлены в настоящей статье.

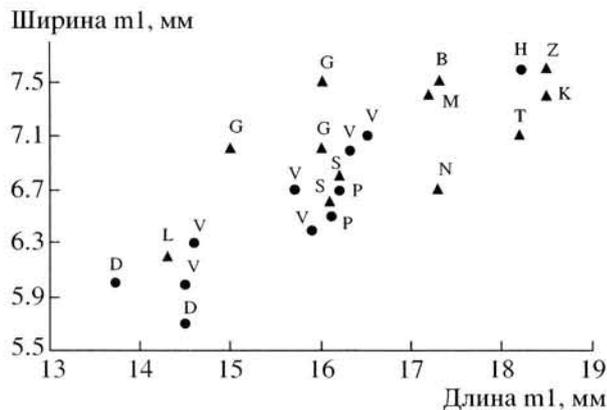
Описанные в статье остатки хищников происходят из четырех местонахождений: Ливенцовка, Хапры, Морская и Воловая балка (табл. 1). Они хранятся в Областном музее краеведения г. Ростов-на-Дону, Азовском краеведческом музее, Геологическом институте РАН и в Государственном геологическом музее им. Вернадского РАН (ГТМВ) в Москве. Оригиналы нижних челюстей

*Canis* из местонахождения Хапры утеряны, поэтому материал описан по слепкам из ГТМВ. Остатки рода *Ursus* в настоящее время в коллекции не представлены.

При сопоставлении ассоциации хазровских хищников с европейскими аналогами использовались подразделения западноевропейской континентальной шкалы: русциний, виллафранк и галлерий, а также фаунистические уровни ("Faunal Units") виллафранка: Сен-Валье, Коста С. Джакомо (= "Sèneze Faunal Unit" in Rook, Torre, 1996), Оливола и Тассо. В итальянской стратиграфической шкале поздний виллафранк начинается с фаунистического уровня Оливола. По палеомаг-

Таблица 1. Распределение остатков хищных млекопитающих хазровского фаунистического комплекса по местонахождениям

Таксоны	Ливенцовка	Хапры	Морская	Воловая балка
<i>Nyctereutes megamastoides</i>				×
<i>Canis</i> cf. <i>senezensis</i>	×	×		
<i>Lutra</i> sp.	×			
<i>Pannonictis nestii</i>	×			
<i>Pliocrocota perrieri</i>	×	×	?	
<i>Pachycrocota brevirostris</i>	×			
<i>Lynx issiodorensis</i>	×			
<i>Acinonyx pardinensis</i>	×		×	
<i>Homotherium crenatidens</i>	×			



**Рис. 2.** Соотношение длины и ширины нижних m1 у *Nyctereutes megamastoides* и *N. sinensis* из позднелипленовых местонахождений Евразии.

Европа: Н – Воловая балка, ГИН 302/1; D – Дафнеро (Koufos, Kostopoulos, 1997); P – Пуэбла де Вальверде (Kurtén, Crusafont, 1977); V – Вилларроя (Soria, Aguirre, 1976); Азия: G – Квабеби (Векуа, 1972); K – Куруксай (Шарапов, 1981); Z – Зильфи; T – Тутак, коллекция ГИН; B – Береговая, коллекция ГИН; S – Шамар; M – Дзагско-Хайрхан-3, коллекция ГИН; L – Лиужиагоу (Tedford, Qiu, 1991, fig. 1); N – Нихэвань (Teilhard de Chardin, Riveteau, 1930). Кружки – европейские местонахождения; треугольники – азиатские местонахождения.

нитным данным фауна Оливола попадает в верхи эпизода Олдувей, а Коста С. Джакомо коррелируется с доолдувейской частью эпохи Матуяма (Torre et al., 1993; Sardella et al., 1998).

Сокращения, обозначающие институты, коллекции и промеры, которые использованы в тексте и в таблицах<sup>1</sup>.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

Отряд: *Carnivora* Bowdich, 1821

Семейство *Canidae* Gray, 1821

Род *Nyctereutes* Temmnick, 1838

*Nyctereutes megamastoides* (Pomel, 1842)

Табл. I, фиг. 1, 2.

<sup>1</sup> РАН – Российская Академия наук; ГИН – Геологический институт РАН, Москва; ПИН – Палеонтологический институт РАН, Москва; ГГМВ – Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, Москва; РГУ – Ростовский государственный университет, Ростов-на-Дону; РОМК – Ростовский областной музей краеведения, Ростов-на-Дону; AMNH – Американский музей естественной истории, Нью-Йорк; F – AM – коллекция Фрика в AMNH; QSV – Музей естественной истории в Лионе, коллекция Сен-Валье; IGF – Музей геологии и палеонтологии, Флоренция; ОГУ – Одесский государственный университет, Одесса; ПМК – Палеонтологический музей Киева. L – длина; W – ширина; D – глубина; H – высота; T – толщина; al – альвеола; LМt – длина метастилия; Мd – средние значения. Все промеры даны в мм.

*Nyctereutes megamastoides*: Алексеева, 1977, табл. 1, фиг. 5–6

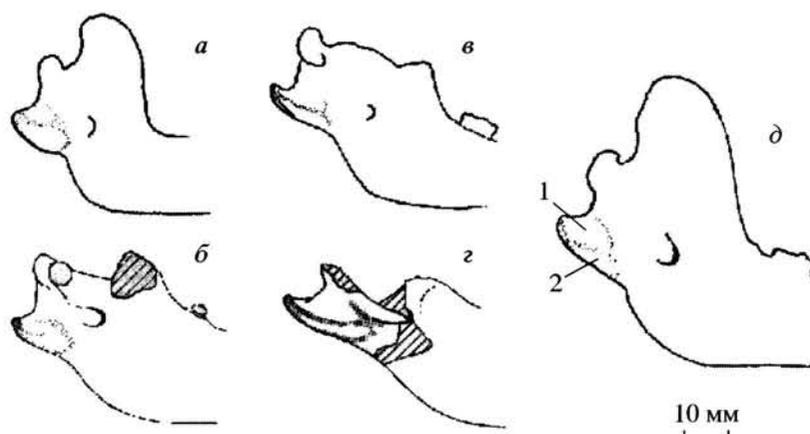
**Материал.** Левая ветвь нижней челюсти с хорошо сохранившейся восходящей ветвью. i1–p3 отсутствуют, m3 представлен альвеолой, талонидные бугорки на m1 и m2 стертые. Коллекция ГИН 302/1.

**Местонахождение.** Воловая балка. Хапровская толща.

**Описание и сравнение.** Енотовидная собака из хапровского аллювия отличается от *N. donezani* (Depéret) и *N. tingii* Tedford et Qiu присутствием в челюсти хорошо развитой подугловой лопасти. Наличие этого признака сближает ее с более продвинутыми формами *N. megamastoides* и *N. sinensis* (Schlosser) из виллафранка Евразии. По размерам *Nyctereutes* из Воловой балки является одной из самых крупных форм среди ископаемых енотовидных собак. Высота челюсти в венечном отростке H = 64.5; глубина мандибулы за m1 D = 21.5; длина от m1 до сочленовного отростка L = 72.5. Расстояние от заднего края m2 до углового отростка у экземпляра ГИН 302/1 равняется 49.5, в то время как в популяции *N. megamastoides* из Сен-Валье этот промер находится в пределах 37.0–44.0 (Martin, 1971). Размеры m1 у хапровского *Nyctereutes* близки к азиатским плиоценовым аналогам, в то время как европейские формы имеют в среднем меньшие размеры (рис. 2).

Угловой отросток у экземпляра ГИН 302/1 увеличен, его верхний конец без крючка. Подобное строение ангулярного отростка наблюдается у *N. megamastoides* и *N. sinensis*. У позднелипленового *Nyctereutes* sp. из Чжоукоутянь-1 и современного *N. procyonoides* (Gray) этот отросток увеличен еще в большей степени. На медиальной стороне углового отростка дорсальная ямка для верхней ветви внутреннего птеригонидного мускула отчетливо крупнее вентральной ямки для нижней ветви этого мускула. Подобное строение внутренней области углового отростка является полной противоположностью структуре этой области у *N. procyonoides*, у которого вентральная ямка крупнее дорсальной. Соотношение размеров мускульных ямок у *Nyctereutes* из хапровского фаунистического комплекса (рис. 3) отличается от *N. sinensis* из формации Мазегоу (Tedford, Qiu, 1991) и соответствует строению этой области углового отростка у *N. megamastoides* из Сен-Валье (Martin, 1971).

*Nyctereutes* из хапровской толщи, подобно другим енотовидным собакам, имел р4 с низкой коронкой и без дополнительных бугорков. Коронка не расширялась в задней части, в противоположность тому, что наблюдается у раннеплиоценовой *N. donezani* из Веже (Czyżewska, 1969, fig. 3, p. 446). Нижний первый моляр имел относительно крупный гипоконулидный шельф, метастилид



**Рис. 3.** Расположение ямок для прикрепления пteryгоидной мышцы на медиальной поверхности углового отростка нижней челюсти у некоторых *Nuctereutes*.

*a* – *N. procyonoides*, коллекция зоомузея МГУ; *б* – *N. sinensis*, Люцзягоу, формация Мазегоу, Китай, F:AM 97007 (Tedford, Qiu, 1991); *в* – *N. megamastoides*, Сен-Валье, Франция, QSV-100 (Martin, 1971); *з* – *N. tingii*, Люцзягоу, формация Мазегоу, Китай, F:AM 97029 (Tedford, Qiu, 1991); *д* – *N. megamastoides*, Воловая балка, Приазовье, ГИН 302/1.

1 – Верхняя пteryгоидная ямка; 2 – нижняя пteryгоидная ямка.

у него отсутствовал. Стертый *m2*, по-видимому, имел параконид и простой талонид.

Размеры зубов:  $L/W\ p4 = 11.4 / 5.0$ ;  $L/W\ m1 = 18.4 / 7.6$ ;  $L/W\ m2 = 9.2 / 7.2$ .

**Обсуждение.** Позднеплиоценовые *N. megamastoides* из Евразии и *N. sinensis* из Китая морфологически сходны и их часто предлагают рассматривать, как географические разновидности одного вида (Viret, 1954; Soria, Aguirre, 1976; Tedford, Qiu, 1991). Азиатские *Nuctereutes* по размерам в среднем крупнее европейских, однако, этот признак отражает скорее популяционные характеристики, чем географическую изменчивость. Например, енотовидные собаки из Шамара (Монголия) и Квабеби (Грузия) метрически близки к европейским популяциям из Виллароя, Сен-Валье и Пуэбла де Вальверде, в то время как *Nuctereutes* из хапровского аллювия представляет собой очень крупный экземпляр, по размерам сопоставимый с *Nuctereutes* из Таджикистана, Забайкалья и местонахождения Нихэвань в Китае (рис. 2).

Изменчивость в строении внутренней стороны углового отростка нижней челюсти еще недостаточно изучена у ископаемых енотовидных собак, хотя этот признак является очень важным при филогенетических построениях в подсемействе *Caninae*. Увеличенный ангулярный отросток с расширенной нижней пteryгоидной ямкой оценивается как продвинутый признак у ныне живущих *Caninae* (Tedford et al., 1995). Расширенная нижняя пteryгоидная ямка наблюдается на экземпляре *N. sinensis* из местонахождения Люцзягоу в Китае (рис. 3), прослеживается у плейстоценового *Nuctereutes* sp. из Чжоукоутяня, и характерна для со-

временного *N. procyonoides*. Плезiomорфные признаки в структуре углового отростка наблюдаются у более примитивных евроазиатских енотовидных собак, таких как *N. tingii* и *N. donnezani*, у которых этот отросток и ямка для нижней ветви внутреннего пteryгоидного мускула не расширены (Tedford, Qiu, 1991). По этому признаку *N. megamastoides* из хапровского аллювия более продвинуты относительно *N. donnezani* и *N. tingii* и выглядят более примитивными относительно *N. sinensis* (экземпляр F : AM 97007) и *N. procyonoides*.

Род *Canis* Linnaeus, 1758

*Canis* cf. *senezensis* Martin, 1973

Табл. I, фиг. 3–7.

*Canis*?: Громов, 1948, с. 45;

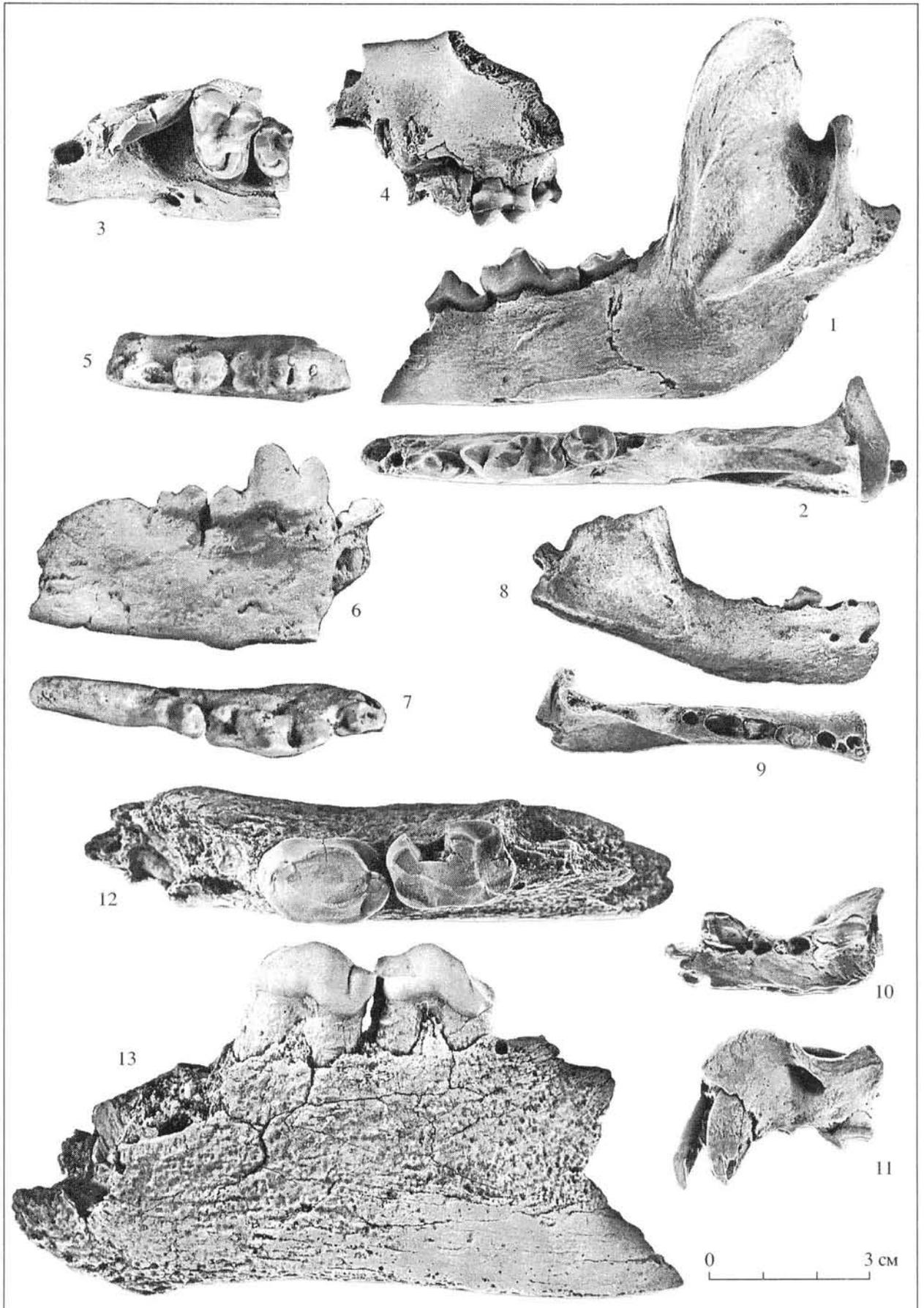
*Canis* sp.: Байгушева, 1971, с. 11; Алексеева, 1977, с. 75–76.

**Материал.** Фрагмент левой верхнечелюстной кости с неполным *p4* и *m1–2*, коллекция РГУ-778; фрагмент правой ветви нижней челюсти с разрушенным *p4* и *m1–2*, коллекция ГГМВ-1, слепок; фрагмент левой ветви нижней челюсти с *m1–2*, коллекция ГГМВ-2, слепок.

**Местонахождение.** Ливенцовка: РГУ-778, Хап-ры: ГГМВ-1, ГГМВ-2. Хапровская толща.

**Описание и сравнение.** Длина верхнего хищнического зуба у *Canis* из хапровского аллювия  $L = 19.0$  ал., меньше чем у *C. etruscus* Forsyth Major  $L = 21.3–24.0^2$ , близка к *C. senezensis* Martin  $L = 19.0–19.2$ , и находится в пределах изменчивости

<sup>2</sup> Промеры *C. etruscus*, *C. amensis* и *C. senezensis* приведены по данным (Rook, 1993).



*C. arnensis* Del Campana  $L = 17.8-22.9$ . P4 на экземпляре РГУ-778 относительно узкий, с длинным метастилем  $LMt = 7.2$ . На M1 буккальный и передне-лингвальный цингулум сильно развит, паракон и метакон относительно низкие, имеются неглубокий протоконовый и хорошо развитый гипоконный бассейны. По длине M1 ( $L = 12.6$ ) *Canis* из Ливенцовки меньше, чем *C. etruscus*  $M1L = 13.2-16.5$  и соответствует *C. senezensis*  $M1L = 12.2$  и *C. arnensis*  $M1L = 11.7-15.3$ . Второй верхний моляр, с размерами  $L/W = 6.8/10.3$ , имеет сильный буккальный цингулум и пропорции близкие к *C. senezensis* и *C. arnensis*.

Нижний хищнический зуб хапровского волка имеет широкий и короткий талонид с маленьким талонидным бассейном, который закрыт сзади гипоконидом и крупным энтоконидом. Гипоконулидный шельф на m1 едва виден на экземпляре ГГМВ-1 и практически отсутствует на m1 у второго экземпляра. Крупный m2 имеет большой параконидный бассейн и относительно широкий талонид. Размеры нижних моляров  $m1L = 22.4$  и  $23.2$ ;  $m1W = 8.0$  и  $9.0$ ;  $m2L = 9.7$  и  $10.2$ ;  $m2W = 6.3$  и  $7.4$  близки к *C. arnensis*  $m1L = 20.3-23.7$ ;  $Md = 21.9$ , и в среднем немного меньше, чем у *C. etruscus*  $m1L = 22.9-26.0$ ;  $Md = 24.6$ . Хапровская форма отличается от *C. etruscus* и *C. arnensis* тем, что на талониде у m1 гипоконулидный шельф слабо развит, энтоконид крупный и в основании плотно прижат к гипоконулиду, благодаря чему талонидный бассейн закрыт сзади. Подобное строение m1 наблюдается у примитивного *Canis cf. etruscus* из куруксайской фауны Южного Таджикистана, который имеет короткий и широкий талонид с крупным энтоконидом и хорошо закрытым сзади талонидным бассейном без гипоконулидного шельфа. В то же время *Canis* из хапровского аллювия отличается от куруксайской формы по следующим признакам: протокон на P4 менее выдвинут вперед, верхние моляры более узкие относительно их длины, талонидные бугорки (гипоконид и энтоконид) на m1 менее сближены в основании, m2 более короткий. Сравнение верхних зубов показывает, что хапровский канид близок к *C. senezensis* как по размерам, так и по наличию относительно коротких P4 и M1 и низких паракона и метакона на M1.

**Обсуждение.** Дочетвертичные *Canis s. str.* средних размеров редко встречаются и мало изучены в Евразии. Наиболее ранняя находка примитивной формы *Canis cf. etruscus* отмечается в

Китае в отложениях формации Мазегоу, относящихся к палеомагнитной эпохе Гаусс (Tedford et al., 1991; Rook, 1993). Сходная форма известна в куруксайской фауне Южного Таджикистана (*Canis cf. etruscus* in Sotnikova et al., 1997). Современное изучение морфологии этих канид, указывает на существование в позднем плиоцене Азии примитивной формы по размерам близкой к группе видов *C. etruscus-arnensis*. В Европе *Canis* близких размеров появляется в среднем виллафранке, фаунистический уровень Коста С. Джакомо. Этот канид известен из местонахождений: Сенез во Франции, Коста С. Джакомо в Италии и Сливница в Болгарии (Rook, 1993; Spassov, 1997). Р. Мартин установил для волка из Сенеза новый вид *C. senezensis* (Martin, 1973). Он по размерам сопоставим с *C. arnensis* и, в среднем, крупнее *C. etruscus*. Метрически и по некоторым зубным признакам канид из хапровского фаунистического комплекса близок к *C. senezensis*, что и позволило рассматривать эту форму, хотя и с некоторой долей сомнения, в рамках последнего вида.

*Семейство Mustelidae Fischer de Waldheim, 1817*

*Подсемейство Lutrinae Bonaparte, 1838*

Род *Lutra* Brunnich, 1772

*Lutra* sp.

Табл. II, фиг. 7.

*Lutra* sp.: Байгушева, 1971, стр. 11.

**Материал.** Неполная левая ветвь нижней челюсти с альвеолами заднего корня m1 и m2, коллекция РГУ-1350.

**Местонахождение.** Ливенцовка. Хапровская толща.

**Описание и сравнение.** Фрагмент горизонтальной ветви нижней челюсти с глубиной и толщиной тела мандибулы за m1  $D/T = 12.9/7.0$ . Массивные пропорции нижней челюсти, большая величина корня m2, и его более лингвальное положение в мандибуле, отличают эту челюсть от экземпляра РГУ-98/2034, принадлежащего к *Pannonictis* и сближают ее с *Lutrinae*. У ливенцовской выдры глубина челюсти под m1 не превышает длину нижнего хищного зуба ( $m1L =$  около  $13.0$ ;  $D = 11.9$ ). Малая глубина мандибулы отличает экземпляр РГУ-1350 от ископаемых *Aonuxini* и сближает с *Lutrinae*. Размеры выдры из хапровской фауны находятся в пределах изменчивости рода *Lutra*.

**Фототаблица I.** Хищные млекопитающие хапровского фаунистического комплекса. *Nyctereutes megamastoides*: левая ветвь нижней челюсти, ГИН 302/1, 1 – латеральный вид; 2 – вид сверху. *Canis cf. senezensis*: фрагмент левой верхней челюсти с P4-M2, РГУ-778, 3 – вентральный вид; 4 – латеральный вид; фрагмент левой ветви нижней челюсти с m1-2, ГГМВ-2, слепок, 5 – вид сверху; фрагмент правой ветви нижней челюсти с p4-m2, ГГМВ-1, слепок, 6 – латеральный вид; 7 – вид сверху. *Pannonictis nestii*: правая ветвь нижней челюсти с p4, РГУ-98, 8 – латеральный вид; 9 – вид сверху; фрагмент левой передней части черепа с I3, C1, P4, РУ-1327, 10 – вентральный вид; 11 – латеральный вид. *Plioscocuta regieri*: фрагмент нижней челюсти, РГУ-1512 с pl-p2, 12 – латеральный вид; 13 – вид сверху. Размеры:  $1 \times 1$ .

**Обсуждение.** Выдры в плиоценовых отложениях Европы очень редки и представлены фрагментарным материалом. Их находки отмечаются в Перрье-Этуэр, отдельные кости известны из Сен-Валье и Кишланга. Раннеплейстоценовые *Lutra*, по данным Г. Вильемсен (Willemsen, 1992), не известны в Европе, в то время как уже в среднем плейстоцене на этой территории была широко распространена специализированная *L. simplicidens* Thenius. Азиатские находки *Lutra* отмечаются в позднем плиоцене Индии и Китая. Происхождение современной евразийской *L. lutra* (L.) связывают с *L. palaeindica* Falc. et Saut. из позднего плиоцена (Верхний Сивалик) Индии (Pohle, 1919), в то время как плиоценовая *L. licenti* Teilhard et Piveteau из Нихэвани (Китай) имеет признаки сходные с канадской выдрой *L. canadensis* Schreber (Van Zyll de Jong, 1972). Несмотря на то, что данных об ископаемых *Lutra* относительно мало, приведенный выше обзор показывает, что они, по-видимому, были обычными элементами в позднеплиоценовых фаунах Евразии.

*Подсемейство Galictinae Reig, 1957*

Род *Pannonictis* Kormos, 1931

*Pannonictis nestii* (Martelli, 1906)

Табл. I, фиг. 8–11.

*Meles* sp.: Байгушева, 1971, табл. 1, фиг. 4.

**Материал.** Фрагмент левой передней части черепа. Имеются: I 3, частично разрушенные клык и P4, альвеолы P1, P2, P3 и M1; коллекция РГУ-1327. Правая ветвь нижней челюсти с p4 и альвеолами p2–m2; коллекция РГУ-98/2034.

**Местонахождение.** Ливенцовка. Хапровская толща.

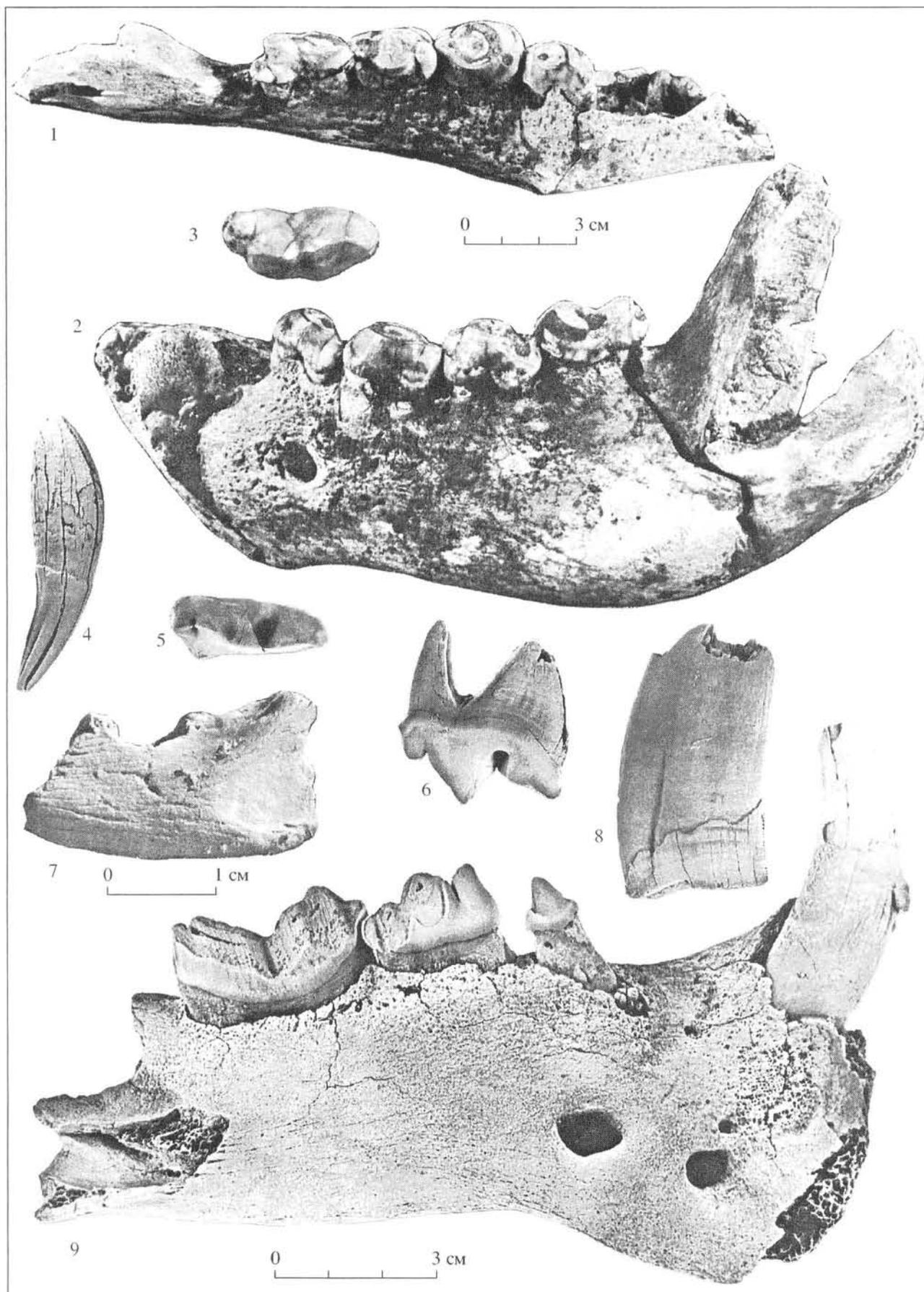
**Описание и сравнение.** Материал из хапровского аллювия был непосредственно сравнен с *Pannonictis pachygnatha* (Teilhard et Piveteau), ПИН 3381-197 из Шамара (Монголия); *P. pliosaenica* Kormos, ГИН 428-218 из Этулии (Молдова); *P. nestii* (Martelli) типовой экземпляр IGF 916 (слепок AMNH 104715) из Вальдарно (Италия); *Enhydriactis ardea* (Bravard), из Сен-Валье (Франция), QSV-150 (слепок AMNH-26 956); *E. galictoides* Forsyth Major из Сардинии (Италия), типовой экземпляр IGF 6089 (слепок AMNH 89 775.) Для остальных сравнений были использованы литературные данные.

Подобно другим *Galictinae*, мустелид из хапровской толщи обладал короткой мордой, сильно расширенной в области скуловых отростков максиллы, вертикально поставленными верхними клыками с характерной бороздой на переднелатеральной стороне коронки, крупным подглазничным отверстием, расположенным над передней частью P4. Резцовый ряд на черепе слабо изогнут. Третий резец крупный с высокой коронкой. Диастема  $L = 1.5$  отделяет его от клыка. Верхний клык с сильным мезиальным цингулумом, уплощенной передней стороной коронки и отчетливой вертикальной бороздой. Подобное строение верхних клыков наблюдается также у *Enhydriactis ardea* из Сен-Валье и Тегелена и у голотипа *P. pliosaenica* (Viret, 1954; Willemsen, 1988; Kormos, 1931). Переднелатеральная борозда имеется на верхних клыках *P. pilgrimi* Kormos из Виллани в Венгрии и *P. nestii* из Петрафитта в Италии (Л. Рук, персональные комментарии, 1997), а также у *P. pliosaenica* из Этулии, ГИН 428-218. По положению альвеол верхних премоляров видно, что однокоренной и редуцированный P1 посажен в челюсти очень близко к мезиальной стороне клыка, а двухкорневые P2 и P3 расположены в зубном ряду без диастемы. P4 с протоконовым корнем, выступающим немного впереди параконового корня, с маленьким гипоконном и хорошо развитым лингвальным и буккальным цингулумом. Судя по альвеоле, M1 имел редуцированный, но раздвоенный задне-наружный корень, а его ширина была практически равна длине P4.

Нижняя челюсть невысокая и массивная, особенно в области основания восходящей ветви, с двумя ментальными отверстиями и массетерной ямкой, задний край которой достигал уровня альвеолы m1. Подобно другим галиктоидным мустелидам угловой отросток нижней челюсти у ливенцовской формы был коротким и массивным, нижний зубной ряд относительно прямым, а длина нижних премоляров практически равна длине моляров. Второй и третий премоляры двухкорневые, р 4 без дополнительных бугорков и цингулума. Нижний хищнический зуб, судя по альвеоле, был относительно длинный, а m2 однокорневой.

От *P. pliosaenica* и *P. pachygnatha* описываемый экземпляр отличается меньшими размерами и более массивным основанием восходящей ветви нижней челюсти. Эти признаки сближают его с *P. nestii* и *P. pilgrimi*. По размерам он также близок к *E. ardea*, но отличается высокой и толстой

**Фототаблица II.** Хищные млекопитающие хапровского фаунистического комплекса. *Pachycrocuta brevirostris*: левая ветвь нижней челюсти, РГУ-231, 1 – вид сверху, 2 – латеральный вид (размер:  $2/3 \times 1$ ); правый нижний моляр, РГУ-231, 3 – вид сверху (размер:  $1 \times 1$ ). *Lynx issiodorensis*: правый верхний клык, РГУ-169, 4 – латеральный вид (размер:  $1 \times 1$ ). *Acinonyx pardinensis*: правый P4, РГУ-669, 5 – вентральный вид; 6 – латеральный вид (размер:  $1 \times 1$ ). *Lutra* sp.: фрагмент левой ветви нижней челюсти без зубов, РГУ-1350, 7 – латеральный вид (размер:  $2 \times 1$ ). *Homotherium crenatidens*: фрагмент правого верхнего клыка, РГУ-74, 8 – латеральный вид; левая ветвь нижней челюсти с клыком и p3-m1, РГУ-94, 9 – латеральный вид (размер:  $1 \times 1$ ).



**Таблица 2.** Сравнительная таблица промеров верхних зубов *Pannonictis* и *Enchydrictis*

Верхние зубы		Pannonictis nesti		Enchydrictis ardea
		Ливенцовка	Петрафитта*	Сен-Валье
		РГУ-98	№ 1749	OSV 150
I3	L	4.5	–	4.0
	W	3.5 al	–	3.3 al
	H	8.2 al	–	6.5 al
C	L	7.3	–	6.8
	W	5.8 al	–	5.1 al
L P1		1.0 al	3.2	1.5 al
L P2		4.6 al	4.4	4.4 al
L P3		6.5 al	6.6	6.4 al
L P4		10.8 al	10.4	10.2 al
L I3–P4		36.8 al	–	31.9
L C–P4		30.1 al	30.2**	26.8
L P2–P4		22.0 al	24.3**	21.0 al

\* Промеры по Л. Рук (Rook, 1995).

\*\* Промеры по рис. 2, там же.

**Таблица 3.** Сравнительная таблица промеров нижних челюстей и зубов *Pannonictis nestii*

Нижняя челюсть	Ливенцовка	Верхнее Вальдарно	Петрафитта*
	РГУ-98	IGF 916, тип	№ 1750
L/W p2	4.2 al	–	–/2.6
L/W p3	6.5 al	6.4/3.5	6.2/3.6
L/W p4	7.5	6.7/3.5	6.8/3.6
L/W m1	13.5 al	12.4/5.0	12.5/5.2
L/W m2	3.3 al	3.8/3.9	3.2/3.3
L p2–m1	30.0 al	27.0 al	29.0**
L p2–m2	34.0 al	30.4 al	32.0**
L p2–p4	17.2 al	15.0 al	15.5**
L m1–m2	17.3 al	15.8 al	16.1**
DM/WM	15.1/7.1	14.8*/6.3*	14.5/7.0
LPC	60.2	–	63.2**

DM/WM – отношение высоты нижней челюсти к ее ширине под m1; LPC – длина от p2 до конца суставного отростка.

\* Промеры по Л. Рук (Rook, 1995).

\*\* Промеры по рис. 3 там же.

максиллой в области заднего корня M1. Ливенцовская форма крупнее *E. ardea* (QSV-150) по высоте максиллы над P4, по длине I 3–P4, по высоте коронки I 3. Зубной ряд мандибулы РГУ-98/2034 по длине не соответствует верхнему зубному ряду в черепе QSV-150 из Сен-Валье. Фрагмент черепа

и мандибула из Ливенцовки по размерам и морфологическим характеристикам практически не отличаются от *P. nestii* из Петрафитта и Верхнего Вальдарно (табл. 2 и 3).

**Обсуждение.** Галиктоидные мустелиды хорошо известны из плиоценовых и плейстоценовых отложений Евразии и представлены двумя родами *Pannonictis* и *Enchydrictis*, однако таксономическая позиция ископаемых *Galictinae* до сих пор является предметом дискуссии. Б. Куртен (Kurtén, 1968) и П. Бьорк (Bjork, 1970) считают *Pannonictis* синонимом рода *Enchydrictis*, однако большинство европейских авторов рассматривают их как самостоятельные роды. Действительно, типовой экземпляр *E. galictoides* из плейстоцена Сардинии представлен весьма продвинутой формой и, возможно, только он должен быть включен в состав рода *Enchydrictis*. Однако к этому роду обычно относят еще один вид галиктоидного мустелида – *E. ardea*. Типовой экземпляр “*Mustela*” *ardea* описан по фрагменту нижней челюсти с m1 из местонахождения Этуэр, но в настоящее время этот вид больше известен по черепу QSV-150 из Сен-Валье, который Ж. Вире отнес к *E. ardea* (Viret, 1954). Основное сходство *E. galictoides* и *E. ardea* заключается в сильном сужении заглазничной области черепа, в то время как у *Pannonictis* эта область широкая. *P. pliosaenica* и *P. pachygnatha*, наиболее крупные формы рода *Pannonictis*, хорошо выделяются как морфологически, так и метрически, особенно по индексу толщины и глубины нижней челюсти (Сотникова, Саблин, 1993; Rook, 1995). Наиболее дискуссионной остается проблема таксономии относительно мелких форм рода *Pannonictis*. В Европе они представлены двумя видами *P. pilgrimi* и *P. nestii*, но некоторые исследователи считают их синонимами (Ficcarelli, Torre, 1967). Эти виды периодически помещаются то в род *Pannonictis*, и рассматриваются отдельно от *E. ardea* (Kormos, 1931; Ficcarelli, Torre, 1967; Rook, 1995), то в род *Enchydrictis*, и сводятся в синонимию *E. ardea* (Viret, 1954; Kurtén, 1968; Willemsen, 1988). Кроме того, иногда эти мустелиды классифицируются как *Pannonictis ardea* (Rabeder, 1976; Wolsan, 1993). Действительно, размеры хищных зубов у *E. ardea* P4L = 10.4; m1L = 11.6, у *P. nestii* P4L = 10.4; m1L = 11.5–12.6 и у *P. pilgrimi* P4L = 10.5; m1L = 11.8–13.5 находятся в пределах изменчивости одного вида, и не отличаются от таковых у ливенцовской формы P4L = 10.8; m1L = 13.5.<sup>3</sup> Однако Л. Рук считает, что *E. ardea* может быть отделена от близких по размерам галиктоидных мустелид из-за малой ширины восходящей ветви нижней челюсти у типового экземпляра из Этуэра, и укороченной роstralной и уплощенной фронтальной областей черепа у экземпляра

<sup>3</sup> Промеры приведены по данным Viret (1954), Schaub (1949), Rook (1995).

Таблица 4. Сравнительная таблица промеров нижних зубов *Pliocrocota perrieri* и *Pachycrocota brevirostris*

		<i>Pliocrocota perrieri</i>						<i>P. brevirostris</i>							
Нижние зубы		Хапры	Мор- ская	Ливенцовка		Западная Европа*		Куруксай**		Ливенцовка		Западная Европа*		Колл. ГИН***	
		ГИН 300/58	ГИН 301/10	РГУ 1512	РГУ 674	n	m-m	n	m-m	РГУ-231		n	m-m	n	m-m
										правая	левая				
p2	L	–	16.0	–	–	14	14.0–17.7	3	12.4–16.4	19.1	19.2	4	18.0–19.0	4	18.6–19.4
	W	–	9.9	–	–	13	9.3–12.2	2	9.8–10.5	13.0	13.4	4	12.3–14.5	4	13.2–14.5
p3	L	20.4	–	21.2	–	16	19.5–22.9	6	19.5–21.5	23.0	23.6	6	22.5–26.0	5	22.4–25.9
	W	14.3	–	15.0	–	13	13.3–16.6	4	13.3–16.6	16.8	17.2	4	15.6–19.0	4	17.3–18.9
p4	L	–	–	22.8	23.9	19	21.4–25.5	7	20.4–23.9	25.3	25.0	7	25.5–28.1	5	25.7–26.7
	W	–	–	15.0	13.4	16	11.8–16.1	4	13.9–14.5	16.7	16.1	6	16.2–17.8	5	15.5–18.9
m1	L	–	–	–	–	22	23.4–26.9	6	23.7–26.3	27.8	28.2	4	27.5–31.2	4	27.7–30.0
	W	–	–	–	–	18	10.8–14.6	4	12.9–13.2	15.1	14.8	4	13.2–15.0	3	14.9–15.4
	Lt					19	19.4–22.8	6	19.8–21.9	24.5	–	4	23.0–25.8	3	23.9–25.3

Данные \* – (Howell, Petter, 1980); \*\* – М.В. Сотниковой (1989); \*\*\* – раннеплейстоценовые находки из Налайхи (Монголия), Лахути (Таджикистан), Засушино (Россия, Забайкалье); Тамани и Волги (Россия, европейская часть) – коллекция ГИН. m-m: минимальные и максимальные значения.

QSV-150 из Сен-Валье (Rook, 1995). Анализ слепка черепа QSV-150, проведенный одним из авторов настоящей статьи, также показал, что *E. ardea* из Сен Валье вполне вероятно является самостоятельным видом, однако его принадлежность к роду *Enchydrictis* или *Rannonictis* должна еще быть в дальнейшем детально обсуждена.

*Семейство Nyaeidae Gray 1869*

Род *Pliocrocota* Kretzoi, 1938

*Pliocrocota perrieri* (Croizet, Jobert, 1828)

Табл. I, фиг. 12–13.

*Nyaeana* sp.: Громов, 1948, с. 45;

*Crocota* sp.: Байгушева, 1971, с. 12, part.

**Материал.** Неполная правая ветвь нижней челюсти с альвеолой р3 и с р2, коллекция ГИН-301/10, частично разрушенная левая ветвь нижней челюсти с р3–р4, коллекция РГУ-1512, левый р3, коллекция РГУ-674, правый р2, коллекция ГИН-300/58.

**Местонахождение.** Ливенцовка: РГУ-674, РГУ-1512; Хапры: ГИН-300/58; Морская: ГИН-301/10. Хапровская толща.

**Описание и сравнение.** Хапровский материал был непосредственно сравнен с нижними челюстями *P. perrieri* (Croizet, Jobert) из местонахождения Куруксай, MN17 (6 экземпляров) и *P. rugenaica* (Deréret) из Одесских катакомб, конец MN15 (30 экземпляров). Размеры и основные морфологические показатели гиены из хапровской толщи находятся в пределах изменчивости *P. perrieri* (табл. 4). В противоположность *P. rugenaica* она имеет относительно массивные премоляры у ко-

торых задние добавочные бугорки слабо отделены от цингулума. Особенно хорошо этот признак прослеживается на р3. На всех изученных р3 у *P. rugenaica* (23 экземпляра) задний дополнительный бугорок прекрасно отделен от цингулума.

**Обсуждение.** Л. Верделин и Н. Солоуниас (Werdelin, Solounias, 1991) классифицируют *P. rugenaica* как синоним *P. perrieri* в противоположность мнению большинства исследователей, которые рассматривают их как отдельные виды (Howell, Petter, 1980; Qiu, 1987). Основным аргументом в пользу подобного решения явилась диаграмма, построенная на основе размеров зубов *P. perrieri* и *P. rugenaica*, в которой эти формы практически не отделяются друг от друга (Werdelin, Solounias 1991, fig. 11).

Детальный морфологический анализ *P. rugenaica* из Одесских катакомб, *P. perrieri* из Куруксай и хапровской толщи и сравнение с известными данными по евразийским *Pliocrocota* показывает, что русцинийская гиена по нижним зубам отличается следующими признаками: на премолярах задний дополнительный бугорок хорошо отделен от цингулума; передняя часть коронки р4 не расширена лабиально; на dp4 метаконид всегда присутствует; на m1 он имеется на 22 экземплярах из 27; задний гребень на протокониде m1 (протокристин), как правило, направлен к метакониду.

У *P. perrieri* на нижних премолярах цингулум соединен с задним дополнительным бугорком; передняя часть коронок премоляров расширена лабиально. На dp4 метаконид редуцирован, а на

m1 он отсутствует на всех экземплярах из Курук-сая и на 19 хищных зубах из 22 у европейских форм (данные Kurtén, Crusafont, 1977). Протокристид на m1 соединен или стремится к соединению с гипоконидом. На основании этих данных, и следуя систематике (Howell, Petter, 1980; Qiu, 1987), в настоящей работе мы рассматриваем *P. pettieri* и *P. rugenaisa*, как отдельные виды.

Род *Pachycrocuta* Kretzoi, 1938

*Pachycrocuta brevirostris* (Aymard, 1846)

Табл. II, фиг. 1–3

*Crocuta* sp.: Байгушева, 1971, табл. 1, рис. 5.

**Материал.** Парная нижняя челюсть с хорошо сохранившимися с правой стороны угловым и сочленовным отростками. Клыки и резцы отсутствуют. РГУ-231.

**Местонахождение.** Ливенцовка. Хапровская толща.

**Описание и сравнение.** В коллекции имеется нижняя челюсть гиены крупных размеров. Длина челюсти от альвеолы i1 до углового отростка  $L = 244.5$ , до сочленовного отростка  $L = 232.0$ . Ее морфологические характеристики типичны для *Pachycrocuta brevirostris* во всех отношениях. Мандибула очень массивная и высокая в горизонтальной ветви. Глубина челюсти перед р2,  $D = 55.0$ , под m1,  $D = 60.0$ , между р3 и р4,  $D = 48.0$ . Толщина челюсти под р3,  $T = 29.1$ . Эти промеры хорошо согласуются с данными Б. Куртена и Р. Гаревски по трем челюстям *P. brevirostris* из раннего плейстоцена Македонии (Kurtén, Garevski, 1989, tab. 3, p.146).

Нижние резцы и клыки очень крупные: i1,  $Lal = 8.3$ ; i2,  $Lal = 10.9$ ; i3,  $Lal = 15.2$ ; c1,  $Lal = 28.5$ . Второй премоляр с маленьким передним дополнительным бугорком и с крупным задним. Размеры р2 превышают предел изменчивости, известный для *P. pettieri*, и соответствуют размерам *P. brevirostris* (табл. 4). Стертый р3 более массивный чем р4. Он имеет маленький передний дополнительный бугорок, крупный задний и хорошо развитый переднелабиальный цингулум. Присутствие передних дополнительных бугорков на р2–3 довольно редкое явление на зубах у *P. brevirostris*. Эти бугорки отсутствуют на 5 экземплярах *P. brevirostris* из азиатских местонахождений бывшего СССР (ранний–средний плейстоцен, коллекция ГИН), а также на материале из Европы (Kurtén, Garevski, 1989). Однако они имеются у *P. brevirostris* из поздневиллафранкского местонахождения Аполлония 1 (Koufos, Kostopoulos, 1997). Четвертый премоляр длиннее и уже чем р3, его передний и задний дополнительные бугорки высокие и слабо отделены от главного. Хищнический зуб длинный относительно р4, метаконид отсутствует, двухбугорковый талонид не сильно редуцирован.

От типового экземпляра *P. brevirostris* из Сензелье ливенцовская *Pachycrocuta* отличается меньшими размерами, присутствием переднего дополнительного бугорка на р2 и более редуцированным р4. *P. brevirostris licenti* (Pei) из плиоцена Китая имеет трехбугорковый талонид (Qiu, 1987) и короткий р4 (Koufos, 1992, fig. 11). Последний признак отличает ее от всех европейских форм и сближает с ливенцовской *Pachycrocuta*. Однако ливенцовская форма выглядит более продвинутой благодаря присутствию двухбугоркового талонида.

**Обсуждение.** Евроазиатская крупная крокутоидная гиена неоднократно обсуждалась различными исследователями. Она рассматривалась в рамках рода *hyaena* (Kurtén, 1956; Kurtén Garevsky, 1989) и рода *Pachycrocuta* (Ficcarelli, Torre, 1970). З. Цю (Qiu, 1987) переместил эту гиену в род *Pliohyaena*, однако Л. Верделин и Н. Солоуниас (Werdelin, Solounias 1991), следуя старой номенклатуре, вернули ее в *Pachycrocuta*. Следующий диагноз был дан для *P. brevirostris*: крупные размеры, массивные зубы, широкие премоляры, передний дополнительный бугорок, который хорошо развит только на р4, m1 значительно более длинный, чем р4 с редуцированным двухбугорковым талонидом и отсутствующим метаконидом (Howell, Petter, 1980).

Современные исследования показывают, что такие признаки из диагноза *P. brevirostris*, как наличие передних бугорков на р2 и р3 и количество талонидных бугорков могут варьировать. Б. Куртен и Р. Гаревски (Kurtén, Garevski, 1989) отмечают, что во многих случаях талонид m1 у *P. brevirostris* имеет единственный режущий бугорок и такое строение является наиболее типичным для этой гиены, но встречаются варианты с двумя и тремя бугорками на талониде. Эти авторы не находят связи между геологическим возрастом и количеством талонидных бугорков на m1 у *Pachycrocuta*. Однако наши данные показывают, что у *P. brevirostris* из фаун галерия (конец ранне-средний плейстоцен) преобладает m1 с одним бугорком на талониде, в то время как у поздневиллафранкских форм чаще встречается двухбугорковый талонид. Увеличение робустности премоляров, отсутствие передних дополнительных бугорков на р2 и р3, редукция талонида и сокращение количества бугорков на нем, а также отсутствие метаконида на m1 в эволюции рода *Pachycrocuta*, по-видимому, должны рассматриваться как продвинутые признаки.

*P. brevirostris* из хапровского комплекса близка к поздневиллафранкским европейским формам по наличию передних бугорков на р2 и р3 и присутствию на m1 умеренно редуцированного талонида с двумя бугорками. Относительно малые

Таблица 5. Сравнительная таблица промеров верхних P4 различных таксонов виллафранкских Acinonyx и Megantereon

P4	Acinonyx pardinensis				Acinonyx aicha				Megantereon cultridens	
	Ливенцовка	Западная Европа, Bonifay, 1971, Kurtén, Crusafont, 1977			Северная Африка, Geraads, 1997				Западная Европа, Turner, 1987	
		РГУ-669	n	m-m	Md	n	m-m	Md	n	m-m
L	30.1	9	23.3–28.2	26.4	4	28.3–32.1	30.2	7	29.5–35.5	31.7
W	12.6	4	11.0–14.1	12.4	4	9.2–14.3	12.3	7	11.8–14.6	13.6
W pc/mt	10.2	9	9.0–11.0	9.5	3	9.5–12.3	10.5	7	9.4–11.2	10.1
L pc	12.6	9	9.0–11.2	10.5	2*	12.1–12.6	12.3	7	10.9–12.5	11.5
L ms	12.3	9	9.5–12.1	10.8	2*	11.9–12.5	12.2	7	11.5–13.4	12.3

\* Промеры по рисунку 8 из ( Geraads, 1997 ).

W pc/mt – ширина в соединении паракона и метастилия; L pc – длина паракона; L ms – длина метастилия; m-m – минимальные и максимальные значения.

размеры p4 сближают ее с позднеплиоценовым подвидом *P. brevirostris licenti* из Китая.

#### Семейство Felidae Gray, 1821

##### Род Lynx Kerr, 1792

*Lynx issiodorensis* (Croizet, Jobert, 1828)

Табл. II, фиг. 4.

*Lynx* sp.: Байгушева, 1971, с. 12, табл. 1, фиг. 7.

**Материал.** Правый верхний клык, РГУ-169.

**Местонахождение.** Ливенцовка. Хапровская толща.

**Описание и сравнение.** Крупный верхний клык имеет характерную для *Lynx* двойную борозду на переднелабильной стороне коронки. Его длина  $L = 11.5$  немного превышает пределы вариации, приведенные Б. Куртеном и П. Крусафонт (Kurtén, Crusafont, 1977) для 13 экземпляров *Lynx issiodorensis* из различных местонахождений европейского виллафранка  $L = 8.5–10.5$ , в то время как ширина  $W = 8.4$  находится в пределах этих размеров  $W = 6.5–8.4$ .

##### Род Acinonyx Brookes, 1828

*Acinonyx pardinensis* (Croizet, Jobert, 1828)

Табл. II, фиг. 5–6.

**Материал.** Изолированный правый P4, РГУ-669. Нижняя половина левой плечевой кости, разрушена область дельтоидной бугристости и медиального надмыщелка, РГУ 97.

**Местонахождение.** Морская (РГУ-669), Ливенцовка (РГУ-97). Хапровская толща.

**Описание и сравнение.** Размеры P4 в пределах изменчивости крупных поздневиллафранкских кошачьих, таких как *Megantereon cultridens* (Cuvier) и *Panthera gombaszoegensis* (Kretzoi). Он отличается от *Panthera* более редуцированным и более сдвинутым назад протоконом. Как и у мегантереона

на экземпляре РГУ-669, протокон редуцирован, однако зуб отличается от P4 *Megantereon* более слабым развитием парастилия и более прямой лабиальной линией коронки зуба. Слабое развитие протокона, расположенного далеко позади парастилия, и сросшиеся передние корни сближают хапровский хищнический зуб с гепардами. По размерам зуб из хапровской толщи немного превышает размах изменчивости длины P4 у европейского плиоценового *Acinonyx pardinensis*, но находится в пределах изменчивости величины хищнических зубов *A. aicha* Geraads из позднего плиоцена Северной Африки (табл. 5).

Размеры плечевой кости (РГУ-97) меньше чем у *Homotherium*, *Megantereon* и *Panthera gombaszoegensis* и близки размерам этой кости у леопарда и вымерших гепардов. Она отличается от *Panthera pardus* L. большим медиолатеральным сжатием тела кости и более вертикально расположенным надмыщелковым отверстием. Относительно стройные пропорции сближают ливенцовскую форму с гепардами, а ее размеры близки к таковым у *Acinonyx pardinensis*, *Miracinonyx inexpectatus* (Cope) и *M. trumani* (Orr) (Van Valkenburg et al., 1990, tab. 3, p. 440). Вычисленная длина плечевой кости из Ливенцовки приблизительно равна  $L = 240.0–250.0$ . Минимальный медиолатеральный диаметр тела кости  $S = 19.0$ . Ширина нижней артикулярной фасетки  $W = 42.3$ . У ископаемых гепардов эти промеры равны соответственно  $L = 269.0–237.0$ ;  $S = 18.1–21.5$ ;  $W = 35.6–42.8$ .

**Обсуждение.** Новый вид гепарда *A. aicha* Geraads описан недавно из позднего плиоцена Северной Африки, местонахождение Ахль Аль Олам, Касабланка, Марокко (Geraads, 1997). Его верхний хищный зуб немного крупнее, чем у европейского плиоценового *A. pardinensis*, и по размерам соответствует гепарду из Морской. Африканский гепард отличается от европейского более слож-

Таблица 6. Сравнительная таблица промеров нижних зубов у представителей рода *Homotherium*

Местонахождения	p3		p4		m1	
	L	W	L	W	L	W
Верхнее Вальдарно (Ficarelli, 1979)	7.9	4.5	20.4	9.2	31.5	12.7
	9.5	5.5	–	–	31	13.1
	12.0	6.4	23.5	10.4	33.5	13.4
	–	–	22.5	10.4	30	13.4
	–	–	24.7	10	33.9	13.5
Сенез (Ballesio, 1963)	8.0	–	22	–	32	–
Рокка Нейра (Bonis, 1976)	6.5	–	18.2	–	32.5	–
Ливенцовка, колл. РОМК РГУ-94	10.0	–	24.7	–	35.4	–
Гренчану (Volomeu, 1965)	6.7	–	20.5	–	32	–
Куруксай, колл. ПИН 3120	8.0	–	21.5	–	29.9	–
Одесские катакомбы, колл. ОГУ-3197, 3236; колл. ПМК-1007	–	–	23.2	–	30	–
	12.7	7.1	22.2	9.6	27.5	13
	13.3	7.7	23.7	10.3	28.3	12.2
	–	–	23.1	10.2	29.2	12.2
	12.8	7.4	22.7	10.5	28.3	12.5
Квабеби (Векуа, 1972)	9.0	–	20	–	26	–
	–	–	21	–	25	–
Удунга, колл. ГИН	–	–	18.5	8.5	25.8	11

ной структурой P3 с передним дополнительным бугорком, но, к сожалению, мы не имеем достаточного материала для детального сравнения этого признака. Пропорции и морфологические характеристики верхнего хищнического зуба гепарда из хапровской толщи не отличаются от таковых *A. pardinensis*, а немного более крупные размеры еще не дают основания относить его к виду, отличному от европейского.

Род *Homotherium* Fabrini, 1890

*Homotherium crenatidens* (Fabrini, 1890)

Табл. II, фиг. 8–9.

*Machairodus* sp.: Громов, 1948, с. 45; Байгушева, 1971, табл. 1, фиг. 6.

**Материал.** Фрагмент правого верхнего клыка, РГУ-74. Правая ветвь нижней челюсти с c1 и p3–m1, резцы и восходящая ветвь мандибулы отсутствуют, РГУ-94.

**Местонахождение.** Ливенцовка. Хапровская толща.

**Описание и сравнение.** Материал из Ливенцовки был непосредственно сравнен с остатками *Homotherium* из местонахождений: Одесские катакомбы, Квабеби, Куруксай и Удунга, данные по другим гомотериям приведены по литературным источникам.

Уплощенный верхний клык зазубрен и имеет продольный диаметр 27.0, а поперечный 12.5 мм.

Нижняя челюсть принадлежит крупному гомотеррию, размеры которого находятся в пределах изменчивости *Homotherium crenatidens*, а длина нижнего зубного ряда c1–m1 = 129.0 близка длине нижних зубов у наиболее крупного экземпляра *H. nestianum* Fabrini, L = 132.0, который описан Л. Бони (Bonis, 1976) из местонахождения Рокка-Нейра. Подобно другим гомотериям, у ливенцовской формы зазубрены все зубы и редуцированы премоляры. В нижней челюсти симфизная часть глубокая, подбородочный выступ и подбородочный гребень развиты. Резцовая область и клык высоко подняты над другими зубами. Подбородочных отверстий три. Два крупных расположены соответственно под диастемой c1–p3 и под p3. Третье маленькое отверстие находится над первым. Внутри мандибулы все три отверстия соединены между собой. Длина диастемы, Lc1–p3 = 37.0. Клык, плотно примыкает к резцам, он имеет два острых зазубренных кия, задний расположен центрально, передний находится на переднелингвальной поверхности коронки. Третий премоляр отделен от p4 диастемой L = 2.5 мм, передний и задний гребни главного бугорка на p3 зазубрены. Передний дополнительный бугорок на p3 образован цингулом, задний выражен более отчетливо и хорошо отделен от главного. Базальный воротничок сзади хорошо прослеживается на лабиальной стороне коронки, с лингвальной стороны воротничка нет. Зуб однокорневой, он

не затронут стиранием и, по-видимому, не функционировал. Коронка зуба имеет отчетливый задний наклон. Все четыре бугорка у р4 характерно наклонены назад. Первый бугорок хорошо отделен от остальных, четвертый маленький, переходящий на заднелингвальной стороне зуба в цингулум. Остальные бугорки стертые. Корни, которые обнажены, на 1/3 – сросшиеся. Задняя часть коронки р4 в зубном ряду перекрывается с параконидом m1. Хищнический зуб очень крупный, без следов талонида и метаконида.

**Обсуждение.** Как показал Г. Фиккарелли, различия между двумя видами *H. nestianus* и *H. crenatidens* из Верхнего Вальдарно являются результатом индивидуальной изменчивости одного вида гомотериев (Ficcarelli, 1979). Ж. Понс Мойя и С. Мойя Сола (Pons-Moyá, Moyá-Solá, 1992) на основе изучения серии черепов *Homotherium* из местонахождения Креспия показали, что наблюдаемая изменчивость является результатом полового диморфизма. Это обстоятельство позволило им рассматривать все плио-плейстоценовые европейские виды гомотериев (крупные и более мелкие) как синонимы *H. crenatidens*.

Азиатские формы очень близки европейским и в настоящее время многочисленные остатки *Homotherium* из местонахождения Куруксай в Таджикистане (средний виллафранк) также отнесены к *H. crenatidens* (Сотникова, 1989). В Европе наиболее информативные находки плиоценовых гомотериев известны из среднего виллафранка; ранневиллафранкские западноевропейские формы из-за скудности материала не используются в сравнительном анализе. Более древние *Homotherium* лучше представлены в Восточной Европе в фауне Одесских катакомб (Украина), конец MN15 и в Закавказье в фауне Квабеби (Грузия), MN16 (Алексеев, 1945; Векуа, 1972). Гомотерии из этих местонахождений отличаются в среднем меньшими размерами и имеют мало редуцированный р3 и m1 не намного более длинный, чем р4 (табл. 6). Те же самые признаки наблюдаются у *Homotherium* из Удунги (Забайкалье), MN16a (Сотникова, Калмыков, 1991).

Анализ евроазиатского материала показывает, что у гомотериев сильно варьируют размеры черепа и верхнего клыка, величина диастемы с 1–р3. Изменчивость проявляется также в степени развития р3 и в его расположении в нижней челюсти (с диастемой между р3–р4 или без нее). В большинстве случаев эти вариации, по-видимому, связаны с половым диморфизмом, однако эволюционные преобразования здесь также играют определенную роль. Изменения, происходящие у гомотериев в течение времени их существования, проявляются в упрощении структуры премоляров и в тенденции к их редукции. Третий нижний премоляр перестает функционировать и поэтому

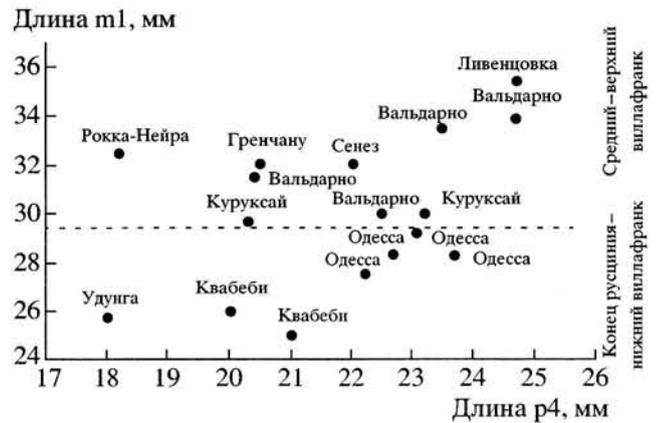


Рис. 4. Соотношение длин нижних зубов р4 и m1 у некоторых *Homotherium*.

сильно варьирует по размерам и положению в челюсти. Напротив, р4 показывает постепенное уменьшение своей длины относительно длины m1 во времени. Этот признак позволяет нам разделить русцинийско-ранневиллафранкских и более поздних гомотериев. На основании этого признака гомотерий из хапровских песков может быть помещен во вторую группу (рис. 4).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хищники в хапровской фауне представлены типичными для европейского виллафранка формами, многие из которых в это время были распространены также и в Азии.

Стратиграфический диапазон *Pliocrocota perrieri*, *Homotherium crenatidens*, *Acinonyx pardinensis*, *Lynx issiodorensis* охватывает весь виллафранк, в то время как появление и исчезновение *Nyctereutes megamastoides*, *Pachycrocota brevirostris* и *Canis s. str.* фиксируется на разных уровнях этого интервала.

Анализ изменений состава сообщества крупных млекопитающих позволил выделить в виллафранке Западной Европы ряд фаунистических уровней, а также события, маркирующие границы этих уровней. Установлено, что хищные млекопитающие играли роль хороших биостратиграфических маркеров, особенно в переходном интервале от среднего к верхнему виллафранку – от уровня Коста С. Джиакомо к уровню Оливола (Azzaroli et al., 1988; Torre et al., 1992; Rook, Torre, 1996). В этом интервале исчезает из летописи *Nyctereutes megamastoides*, не прошедший в поздний виллафранк. С начала позднего виллафранка появляется род *Pachycrocota* (“*Pachycrocota brevirostris* faunal event”). На уровне Коста С. Джиакомо впервые появляется *Canis s. str.*, позднее, на уровне Оливола, широко распространяются вол-

ко- и койотоподобные *Canis etruscus* и *Canis arnensis* ("Wolf-event" sensu Azzarolli, 1983).

Хапровская ассоциация хищников выглядит не совсем обычно прежде всего из-за совместного присутствия *Nyctereutes* и *Pachycrocuta*, таксонов не синхронных по западноевропейским меркам. С другой стороны составе фауны хапровского комплекса отмечен *Pannonictis nestii*, известный из позднего виллафранка Европы и *Canis* средних размеров, широкая экспансия которого наблюдается с фаунистического уровня Оливола.

Динамика развития сообщества хищных млекопитающих вблизи границы плиоцена и плейстоцена в Западной Европе хорошо известна. Фаунистические изменения, имевшие место в восточноевропейских комплексах млекопитающих, и процессы, происходящие у *Carnivora* в восточных регионах, еще недостаточно хорошо изучены, поэтому специфика хапровской ассоциации требует специального комментария. Прежде всего это касается родов-маркеров: *Nyctereutes*, *Canis*, *Pachycrocuta*.

Род *Nyctereutes* является одним из наиболее распространенных элементов европейского плиоценового сообщества млекопитающих и не известен в плейстоцене. Наиболее поздние находки *N. megamastoides* в Европе отмечаются в местонахождении Сенез (Turner, 1992). Возраст фауны из этого местонахождения рассматривают в пределах поздней стадии среднего виллафранка и по палеомагнитным данным коррелируют с предолдуйейской частью эпохи Матуяма (Rook, Torgge, 1996). В Азии *N. megamastoides* также хорошо известен по находкам в Квабеби, Грузия (ранний виллафранк) и в Таджикистане (местонахождения: Зильфи, Тутак, Куруксай – средний виллафранк); аналогичные формы отмечаются в плиоцене Забайкалья (Россия) и Китая (Векуа, 1972; Sotnikova et al., 1997; Tedford, Qiu, 1991). Наиболее поздняя находка *N. megamastoides* в Азии описана из близкой по возрасту Сенезу фауны Палан-Тюкан в Прикаспии (Сотникова, Саблин, 1993). Таким образом, стратиграфический диапазон *N. megamastoides* в Азии, как и в Европе, ограничен средним виллафранком, а, следовательно, присутствие *Nyctereutes* в хапровской фауне Приазовья указывает на ее доолдуйейский возраст.

Род *Canis* мигрировал в Европу из Азии. Как отмечалось выше, наиболее ранние представители рода известны в Китае из отложений формации Мазегоу, относящейся к палеомагнитной эпохе Гаусс, и на ранней стадии среднего виллафранка в Таджикистане (Tedford et al., 1991; Rook, 1993; Sotnikova et al., 1997). Хапровский *Canis* cf. *senezensis* может рассматриваться как наиболее раннее свидетельство "Canis-event" в Восточной Европе. Таким образом, присутствие *Canis* в хап-

ровской фауне не противоречит интерпретации ее возраста в пределах среднего виллафранка.

*Pachycrocuta brevirostris* является обычным членом ранне- и среднеплейстоценовых фаунистических сообществ Евразии. В Европе она впервые отмечается на уровне фаунистической стадии Оливола и известна из большого числа местонахождений от Англии до Греции. Ее появление маркирует начало позднего виллафранка и является одним из важнейших событий в биохронологической истории Западной Европы (Torgge et al., 1992). В Азии находки *P. brevirostris* известны в России (Забайкалье), Казахстане, Таджикистане, Монголии и Китае. Наиболее раннее появление *Pachycrocuta brevirostris* отмечается в Южной Африке (Макапансгат) в отложениях датированных 3.0 млн. лет, а в Азии эта гиена известна в местонахождениях, которые, возможно, близки по возрасту африканскому (Turner, Anton, 1996). В Китае, в фауне Нихэвань, стратиграфическое положение которой в настоящее время рассматривается в пределах доолдуйейской части эпохи Матуяма (Tedford et al., 1991), описан особый подвид *P. brevirostris licenti* (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930; Qiu, 1987). По некоторым признакам *Pachycrocuta* из Нихэвани близка к ливенцовской гиене. Таким образом присутствие *P. brevirostris* в фауне хапровского комплекса может указывать на то, что проникновение *Pachycrocuta* в восточную часть Европы могло произойти раньше, чем в ее западные регионы.

*Pannonictis nestii* был распространен в позднем виллафранке Европы. В Азии из плиоценовых отложений впадины Юше (Северный Китай) описан галиктоидный мустелид "*Martes*" *crassa* (Teilhard de Chardin, Lerooy, 1945), который или конспецифичен, или является географической разновидностью *P. nestii*. Появление мустелида, близкого к *P. nestii*, в плиоцене Китая, также указывает на азиатскую экспансию этой формы в Европу.

В целом азиатское влияние на формирование фауны Приазовья, по-видимому, было достаточно велико. Помимо отдельных представителей *Carnivora*, которые в результате инвазии с востока появляются здесь раньше, чем в Западной Европе, в хапровском фаунистическом комплексе присутствуют типичные азиатские элементы, проникновение которых на запад было ограничено или совсем не происходило. К ним относятся *Palaeotragus*, *Elasmotherium*, *Paracamelus* (два вида), *Struthio*.

Морфологический анализ хапровских *Carnivora* показал, что *Homotherium* ближе к гомотериям из среднего и позднего виллафранка Евразии. *Nyctereutes megamastoides*, по степени развития углового отростка нижней челюсти, соответствует *N. megamastoides* из Сен-Валье (средний виллафранк, Франция). *Canis* из Хапров обнаруживает

признаки более примитивные по сравнению с *C. etruscus* и *C. agnensis* из позднего виллафранка Европы.

Приведенные выше данные позволяют определить возраст ханровского комплекса по Carnivora в пределах среднего виллафранка (фаунистические стадии Сен-Валье и Коста С. Джакомо).

Материалы по хищникам из ростовской коллекции были любезно предоставлены И.Э. Лев (РОМК), слепки ханровских *Canis* получены от В.И. Жегалло (ГГМ им. В.И. Вернадского), сравнительные материалы из коллекции AMNH и F: AM стали доступными для изучения благодаря поддержке Р. Тедфорда (AMNH) и фонда Дж. Картера. Морфология *Pannonictis* обсуждалась с Л. Руком (IGF), а проблемы корреляции микро- и мегафауны ханровских млекопитающих неоднократно дискутировались с А.С. Тесаковым (ГИН РАН). Всем перечисленным коллегам авторы выражают искреннюю благодарность.

Авторы благодарны INTAS (Проект 93-342) за поддержку полевых исследований и работы по изучению ископаемого материала в Ростовском государственном университете, Ростовском краеведческом музее (Ростов-на-Дону) и в Палеонтологическом музее Одесского государственного университета (Одесса). Работа выполнена при содействии РФФИ (проект 99-05-64150).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.К. *Epmachairodus* з одесського плиоцену // Доп. АН УРСР. 1945. № 314. С. 10–14.
- Алексеева Л.И. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы // Тр. Геол. ин-та. Вып. 300. 1977. 214 с.
- Байгушева В.С. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье) // Материалы по фауне антропогена СССР. Тр. ЗИН АН СССР. 1971. Т. 49. С. 5–28.
- Байгушева В.С. К строению черепа крупных оленей ханровского комплекса // Палеотериология. М.: Наука, 1994. С. 236–252.
- Вангенгейм Э.А., Зажигин В.С. Обзор фаунистических комплексов и фаун территории СССР // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. Полутом 1. М.: Недра, 1982. С. 267–279.
- Векуа А.К. Квабевская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука, 1972. 350 с.
- Громов В.И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (Млекопитающие, палеолит) // Тр. Ин-та геол. наук. Вып. 64. Сер. геол. 1948. № 17. С. 1–520.
- Сотникова М.В. Хищные млекопитающие плиоцено-раннего плейстоцена (стратиграфическое значение) // Тр. Геол. ин-та. 1989. Вып. 440. 120 с.
- Сотникова М.В., Калмыков Н.П. Плиоценовая ассоциация хищных млекопитающих в местонахождении Удунга (Западное Забайкалье) // Палеогеография и биостратиграфия плиоцена и антропогена. М.: Геол. ин-т. 1991. С. 146–159.
- Сотникова М.В., Саблин М.В. Поздневиллафранкская ассоциация хищных млекопитающих из местонахождения Палан-Тюкан (Восточное Закавказье, республика Азербайджан) // Материалы по мезозойской и кайнозойской истории наземных позвоночных. Тр. ЗИН РАН. 1993. Т. 249. С. 134–145.
- Шаранов Ш. Новая находка *Nyctereutes*, Temminck 1819 в Таджикистане. Докл. АН Тадж ССР. 1981. Вып. 24. № 3. С. 190–194.
- Azzaroli A. Quaternary mammals and the “end-Villafranchian” dispersal event. A turning point in the history of Eurasia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1983. V. 44. P. 117–139.
- Azzaroli A., De Giuli C., Ficarelli G., Torre D. Late Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1988. V. 66. P. 77–100.
- Ballesio R. Monographie d'un *Machairodus* du gisement villafranchien de Sèze: *Homotherium crenatidens* Fabrini // *Trav. Lab. Géol. Lyon, N.S.* 1963. № 9. 129 p.
- Bjork P.R. The Carnivora of the Hagerman local fauna (late Pliocene) of southwestern Idaho // *Trans. Amer. Philos. Soc., N.S.* 1970. V. 60. № 7. P. 3–54.
- Bolomey A. Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien // *Ber. geol. Ges. DDR.* 1965. Bd. 10. H. 1. S. 77–88.
- Bonifay M.F. Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France // *Mém. Mus. Nat. l d'Hist. Nat. Sér. C.* 1971. T. 21. Fasc. 2. P. 43–377.
- Bonis L. de. Un Félidé a longues canines de la colline de Perrier (Puy-de-Dôme) // *Ann. Paléontol.* 1976. V. 62. P. 9–196.
- Czyżewska T. *Nyctereutes sinensis* Schlosser (Canidae, Mammalia) from the Pliocene Breccia in Węże (Poland) // *Acta Zool. Cracoviensia.* 1969. 14. P. 442–450.
- Ficarelli G., Torre D. Il mustelide *Enchydrictis galictoides* del Pliocene della Sardegna // *Palaeontogr. Ital.* 1967. V. 33. P. 139–160.
- Ficarelli G., Torre D. Remarks on the taxonomy of hyaenids // *Palaeontogr. Ital.* 1970. V. 66. P. 13–33.
- Ficarelli G. The Villafranchian machairodonts of Tuscany // *Palaeontogr. Ital.* 1979. V. 71. P. 17–26.
- Geraads D. Carnivores du Pliocène terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) // *Geobios.* 1997. V. 30. № 1. P. 127–164.
- Howell F.C., Petter G. The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae) // *Geobios.* 1980. V. 13. № 4. P. 579–623.
- Kormos T. *Pannonictis pliocaenica* n. g., n. sp., a new giant mustelid from the Late Pliocene of Hungary. *Ann. Inst. Reg. Hung. Geol.* 1931. V. 29. № 3. P. 167–177.
- Koufos G.D., Kostopoulos D.S. New Carnivore Material from the Plio-Pleistocene of Macedonia (Greece) with the Description of a new Canid // *Münchner Geowiss. Abh. A.* 1997. B. 34. P. 33–63.
- Koufos G.D. The Pleistocene Carnivores of the Mygdonia basin (Macedonia, Greece). *Ann. de Paleontol. (Vert.-Invert.)* 1992. V. 78, fasc. 4. P. 205–257.
- Kurtén B. The status and affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Matsumoto // *Amer. Mus. Nov.* 1956. № 1764. 48 p.

- Kurtén B. Pleistocene mammals of Europe. L.: Weidenfeld and Nicolson. 1968. 317 p.
- Kurtén B., Crusafont P.M. Villafranchian carnivores (Mammalia) from la Puebla de Valverde (Teruel, Spain) // Comment. Biol. Soc. Sci. Fennica. 1977. V. 85. P. 1–39.
- Kurtén B., Garevski R. Giant hyena, *Hyaena brevirostris* Aymard (Mammalia, Carnivora), from the Middle Pleistocene of Manastirec, Yugoslavia // Ann. Zool. Fennici. 1989. V. 26. P. 145–147.
- Martin R. Les affinités de *Nyctereutes megamastoides* (Pomel) canide du gisement villafranchien de St. Vallier (Drôme, France) // Palaeovertebrata. 1971. V. 4. № 2. P. 39–66.
- Martin R. Trois nouvelles espèces de Caninae (Canidae, Carnivora) des gisements Plio-Villafranchiens d'Europe // Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon. 1973. V. 57. P. 87–96.
- Pohle H. Die Unterfamilie der Lutrinae // Archiv Naturgeschichte. 1919. V. 85. Ser. A. № 9. 247 S.
- Pons Moyà J., Moyà Solà S. Observacions sobre l'evolució i biologia del gènere *Homotherium* Fabrini 1890 (Mammalia, Carnivora) // Boll. Soc. Hist. Nat. Balears. 1992. V. 35. P. 87–92.
- Qiu Z.-X. Die Hayeniden aus dem Ruscenicum und Villafranchium Chinas // Münchner Geowiss. Abh. A. 1987. V. 9. 110 S.
- Rabeder H. Die Carnivora (Mammalia) aus dem Altpleistozan von Deutsch-Altenburg 2 // Beitrag. Paläont. Österr. 1976. № 1. 119 S.
- Rook L. I cani dell'Eurasia dal Miocene superiore al Pleistocene medio. Doctoral Dissertation, Florence. 1993. 154 p.
- Rook L. *Pannonictis nestii* (Carnivora, Mammalia) from the late Villafranchian of Pietrafitta (Umbria, Italy) // Eclogae geol. helv. 1995. V. 88. № 3. P. 853–864.
- Rook L., Torre D. The wolf-event in western Europe and the beginning of the Late Villafranchian // N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1996. H. 8. S. 495–501.
- Sardella R., Abbazzi L., Argenti P. et al. Mammal Faunal Turnover in Italy from the Middle Pliocene to the Holocene // The Dawn of the Quaternary. 1998. Proc. of the SEQS-Euro Mam. Symposium. P. 499–511.
- Schaub S. Revision de quelques carnassiers villafranchien du niveau des Etouaires // Eclogae geol. helv. 1949. V. 42. P. 492–506.
- Soria D., Aguirre E. El Canido de Laina: revision de los *Nyctereutes* fossiles // Trabajos sobre Neogene-Quaternario, Madrid. 1976. № 5. P. 83–115.
- Sotnikova M.V., Dodonov A.E., Pen'kov A.V. Upper Cenozoic bio-magnetic stratigraphy of Central Asian mammalian localities // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1997. V. 133. P. 243–258.
- Spassov N. Villafranchian succession of mammalian megafaunas from Bulgaria and the biozonation of South-East Europe // Actes du Congrès Biochrom'97. Mem. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier. 1997. V. 21. P. 669–676.
- Tedford R.H., Flynn L.J., Qiu Z.-X. et al. Yushe basin, China: Palaeomagnetically calibrated mammalian biostratigraphic standard for the late Neogene of Eastern Asia // J. Vertebr. Palaeontol. 1991. V. 11. № 4. P. 519–526.
- Tedford R.H., Qiu Z.-X. Pliocene *Nyctereutes* (Carnivora: Canidae) from Yushe, Shanxi, with comments on Chinese fossil racoon-dogs // Vertebr. Palasiatica. 1991. V. 29. P. 176–189.
- Tedford R.H., Taylor B.E., Wang X. Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the Living Taxa // Amer. Mus. Nov., 1995. № 3146. P. 1–37.
- Teilhard de Chardin P., Piveteau J. Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine) // Ann. Paleontolog. 1930. T. 19. P. 10–128.
- Teilhard de Chardin P., Leroy P. Les Mustélicés de Chine // Inst. Géobiol. Peking. 1945. № 12. 56 p.
- Tesakov A.S. Evolution of small mammal communities from the south of Eastern Europe near the Plio-Pleistocene boundary // Acta zool. cracov. 1995. V. 38. № 1. P. 121–127.
- Torre D., Ficcarelli G., Masini F., Rook L., Sala B. Mammal dispersal events in the Early Pleistocene of Western Europe // Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, 1992. № 153. S. 51–58.
- Torre D., Albanelli A., Azzaroli A. et al. Palaeomagnetic Calibration of Late Villafranchian Mammalian Faunas from the Upper Valdarno, Central Italy // Mem. Soc. Geol. Ital. 1993. V. 49. P. 335–344.
- Turner A. *Megantereon cultridens* from Plio-Pleistocene age deposits in Africa and Eurasia, with comments on dispersal and the possibility of a New World origin (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) // J. Palaeont. 1987. V. 61. P. 1256–1268.
- Turner A. Villafranchian-Calderian larger carnivores of Europe: dispersals and extinctions / Eds. Koenigswald W. v., Werdelin L. Mammalian Migration and Dispersal Events in the European Quaternary // Courier. Forsch.-Inst. Senckenberg. 1992. V. 153. P. 153–160.
- Turner A., Antón M. The giant hyaena, *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) // Geobios. 1996. V. 29. № 4. P. 455–468.
- Van Valkenburgh B., Grady F., Kurtén B. The Plio-Pleistocene cheetah-like cat *Miracinonyx inexpectatus* of North America // J. Vertebr. Paleontol. 1990. V. 10. № 4. P. 434–454.
- Van Zyll de Jong C. G. A systematic review of the nearctic and neotropical river otters (genus *Lutra*, Mustelidae, Carnivora) // Life Sci. Contr. Roy. Ontario Mus. 1972. № 80. 104 p.
- Viret M. J. Les loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens // Nouvell. Arch. du Mus. d'Hist. natur. de Lyon. 1954. Fasc. 4. P. 1–200.
- Werdelin L., Solounias N. The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution // Fossils and Strata. 1991. № 30. 104 p.
- Willemsen G. F. *Mustella, Enchydrictis* (Carnivora, Mustelidae) from Tegelen (the Netherlands) // Proc. Ned. Akad. v. Wet. 1988. V. 91. № 3. P. 311–320.
- Willemsen G.F. A revision of the Pliocene and Quaternary Lutrinae from Europe // Scripta Geologica, 1992. № 101. 115 p.
- Wolsan M. Évolution des carnivores quaternaires en Europe Centrale dans leur contexte stratigraphique et paléoclimatique // L'Anthropologie. 1993. T. 97. № 2/3. Paris. P. 203–222.

Рецензенты И.А. Вислобокова,  
В.И. Жегало