

Российская академия наук
Южный научный центр
Институт аридных зон

В. В. ТИТОВ

КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПОЗДНЕГО ПЛИОЦЕНА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ПРИАЗОВЬЯ

Ответственный редактор
академик Г. Г. Матишов

Рецензенты:

кандидат геолого-минералогических наук В. С. Байгушева
доктор биологических наук А. В. Лопатин
кандидат геолого-минералогических наук А. С. Тесаков

Ростов-на-Дону
2008

УДК [569.3:551.782.23] (262.54)

Т45

Титов В. В.

Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья / Отв. ред. акад. Г. Г. Матишов. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. 264 с.

Рассматривается ряд местонахождений остатков позднеплиоценовых млекопитающих с территории Северо-Восточного Приазовья (Восточная Европа, Россия). Дается их геологическая и тафономическая характеристика. Проведено описание 30 таксонов млекопитающих хапровского фаунистического комплекса. В обновленном списке указано 33 таксона крупных млекопитающих. Доказывается, что хапровский териокомплекс является аналогом западноевропейских средневилафранкских фаун уровня Сен-Валье. Проводится корреляция с рядом позднеплиоценовых фаун Европы и Азии.

Для геологов-стратиграфов, палеонтологов, териологов, палеогеографов, биологов-эволюционистов и краеведов.

Работа выполнена в рамках проектов РФФИ №№ 07-05-00400-а, 07-06-00127-а.

Titov V. V.

Late Pliocene large mammals from Northeastern Sea of Azov Region / Managing editor Acad. G. G. Matishov. Rostov-on-Don: SSC RAS Publishing, 2008. 264 p.

Several localities of Late Pliocene mammal remains from the territory of north-east Azov region (East Europe, Russia) are considered. Their geological and taphonomical characteristics are given. 30 mammal taxa of the Khapry faunal unit were described. There are 33 taxa of large mammals in the revised list of this fauna. It is proved that the Khapry theriocomplex is the analog of West European Middle Villafranchian faunas of the Saint-Vallier level. The correlation with some Late Pliocene faunas from Europe and Asia is given.

For stratigraphic geologists, paleontologists, theriologists, paleogeographers and evolutionary biologists.

Supported by RFBR, grants nos. 07-05-00400-а, 07-06-00127-а.

ISBN 978-902982-47-0

© Титов В. В., 2008

© Учреждение Российской академии наук
Институт аридных зон ЮНЦ РАН, 2008

ВВЕДЕНИЕ

Хапровский фаунистический комплекс был выделен на основании многочисленных находок остатков животных из целого ряда местонахождений, приуроченных к аллювиальным верхнеплиоценовым слоям на территории Северо-Восточного Приазовья. Данный териокомплекс уникален, поскольку является единственной на юге Восточной Европы позднеплиоценовой фауной, столь разнообразной по видовому составу. Как правило, виды, входящие в хапровский комплекс, представлены относительно большим количеством остатков. Очень важной чертой местонахождений хапровской фауны является то, что здесь хорошо представлены как крупные, так и мелкие млекопитающие. Еще одной немаловажной особенностью хапровского териокомплекса считается приуроченность находок костных остатков его представителей к целому ряду местонахождений, вскрываемых в обширной долине палео-Дона. В настоящее время массового поступления костного материала из хапровского аллювия нет, поскольку с 1977 г. значительно снижена промышленная разработка песчаных карьеров, вскрывавших хапровскую толщу. Основная часть коллекции собрана в песчаном карьере возле станции Хапры в 1933–1946 гг. и в 1954–1977 гг. в карьере возле станции Ливенцовская на западной окраине г. Ростова-на-Дону.

Хапровский фаунистический комплекс является связующим звеном между фаунами Западной Европы и Азии. Его изучение позволяет уточнить историю формирования не только фауны юго-запада европейской части России, но и всей Палеарктики и внести уточнения в понимание доплейстоценовых зоогеографических связей Евразии.

Со времени выделения хапровского фаунистического комплекса В. И. Громовым (1933) данная фауна многократно пересматривалась, было выявлено несколько новых видов и форм. Хотя эту фауну традиционно сравнивают со средневиллафранкскими фаунами Западной Европы, существует несколько точек зрения на единство фауны и ее точное стратиграфическое положение. До сих пор некоторыми исследователями отрицаются или не признаны некоторые основные руководящие формы хапровского фаунистического комплекса, такие как *Anancus arvernensis alexeevae*, *Archidiskodon meridionalis gromovi*. Не прекращаются споры о детальной стратиграфической привязке фауны и времени ее существования.

В последнее время идет дискуссия о возможности переноса нижней границы плейстоцена на 2,58 млн лет. Однако, поскольку окончательного решения по данному вопросу не принято, в работе принимается трехчленное деление плиоцена (Стратиграфическая схема МСК, 1998). Верхняя граница плиоцена принимается на уровне 1,81 млн лет, согласно постановлению МСК от 02.02.95. Автор придерживается трехчленного деления плейстоцена, согласно западноевропейской шкале. В работе используются понятия биостратиграфических зон MN/MQ, основанных на изменениях фаун млекопитающих (Mein, 1975, 1990; Fejfar et al., 1997).

Материал и методика исследования. С целью уточнения состава крупных млекопитающих хазарского комплекса были изучены серийные коллекции костных остатков из ряда учреждений: РОМК — Ростовского областного музея краеведения, АМЗ — Азовского историко-археологического и палеонтологического музея-заповедника, РГУ — Ростовского государственного университета (на данный момент почти все эти находки хранятся в АМЗ), ТГПИ — Таганрогского педагогического института, ГИН — Геологического института РАН, ЗИН — Зоологического института РАН, ПИН — Палеонтологического института РАН, ГГМ — Государственного геологического музея РАН им. В. И. Вернадского. Отдельные находки хранятся в палеонтологическом музее Национального научно-природоведческого музея Украины им. И. И. Шмальгаузена г. Киева и в Естественно-историческом музее г. Баку.

В общей сложности автором исследовано более 3 тысяч костных остатков. У таксонов, представленных незначительным количеством находок (*Carnivora*, *Hipparion*, *Stephanorhinus*, *Elasmotherium*, *Sus*, *Libralces*, *Bovidae*), подробно рассматривались все имеющиеся части скелета. При обработке форм, охарактеризованных массовым материалом, особое внимание обращалось на наиболее диагностические признаки: у слонов — параметры черепа и зубов $M^3/3$, у лошадей и верблюдов — характеристики черепов, зубов, метаподий, у оленей — черепов и рогов.

При рассмотрении костных остатков хищников основное внимание уделялось изучению параметров зубной системы. Использовались методики морфологического и морфометрического анализа, предложенные для *Hyaenidae* К. Хоуэллом и Г. Петтером (Howell, Petter, 1980), для *Felidae* — Е. Шмид (Schmid, 1940). Терминология и промеры зубов остальных ископаемых хищников взяты из работы Н. Шмидт-Китлера (Schmidt-Kittler, 1976) и М. В. Сотниковой (1989).

Промеры и характеристики зубной системы слонов выполнены по методикам, разработанным И. А. Дуброво (1960), В. И. Громовой (1964), В. Мальо (Maglio, 1973).

Терминология и методика промеров частей скелета *Equidae* заимствованы у В. И. Громовой (1952), Л. К. Габуня (1959), В. И. Жегалло (1978), В. Айзенманн (Eisenmann, 1979, 1980, 1981). Промеры черепов, зубов и костей скелета, а также терминология зубов носорогов и эласмотериев брались по В. И. Громовой (1959) и К. Герену (Guerin, 1980).

Система промеров, индексов и номенклатура зубных структур и костей конечностей парнокопытных приняты по И. И. Соколову (1953), Я. И. Хавесону (1954), Э. Эйнци (Heintz, 1970) и Е. Л. Короткевич (1976).

Для сравнения привлекались коллекции из плио-плейстоценовых местонахождений Восточной Европы — Одесса, Псекупс, Цимбал, Синяя Балка, Семибалки, Сабля и др., хранящихся в ЗИН, ГИН, ПИН, АМЗ, ОГУ (Одесском национальном университете), а также материал по рецентным видам из коллекций Зоомузея МГУ (Московского государственного университета). В тексте и таблицах приняты сокращения параметров некоторых измерений: L — длина, W — ширина, H — высота.

Широко использовалась статистическая обработка материала, а также графическая интерпретация диагностических признаков с использованием программ MS Excel и Statistica.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ХАПРОВСКОГО ФАУНИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА

1.1. История изучения позднеплиоценовых фаун Северо-Восточного Приазовья

История изучения костных остатков из хапровских аллювиальных песков Приазовья насчитывает около 200 лет. В ней можно выделить несколько этапов.

1. В XIX в. исследования затрагивали преимущественно геологическое строение района. При этом хапровская аллювиальная толща в большинстве случаев не выделялась из всей массы песчаных отложений Приазовья и низовий Дона. Данный этап связан с именами таких геологов, как Р. Мурчинсон, Н. П. Барбот де Марни, Н. А. Борисьяк, Н. А. Соколов и других. В 1809 г. Г. Фишером (Fischer von Waldheim, 1809) был описан череп бобра-трогонтерия из песчаных отложений окрестностей г. Таганрога.

2. Начало изучения остатков фауны из хапровских отложений относится к началу XX в. и связано, в первую очередь, с именем В. В. Богачева. Он уделял большое внимание фауне млекопитающих при геологических исследованиях Приазовья. Им было описано несколько местонахождений костных остатков млекопитающих. Богачевым впервые даются определения костных остатков, привязанных к вмещающим их породам. Им впервые указывается "*Elephas meridionalis* из ачкагильских аллювиальных песков в районе Ростова (Богачев, 1923). Изучению древних аллювиальных отложений с остатками крупных млекопитающих, вскрывающихся возле г. Ростова-на-Дону, посвящены работы М. Б. Краснянского (1912) и Л. В. Хмелевской (1927).

3. Детальное изучение верхнеплиоценовых отложений Приазовья, а также фауны из хапровских слоев началось с осени 1932 г., когда на Северном Кавказе проводились работы четвертичной комиссии АН СССР по инициативе Г. Ф. Мирчинка. В результате этих исследований В. И. Громов на основании находок 1933–1959 гг. из ряда карьеров (в частности, хапровского) и естественных обнажений на территории Северо-Восточного Приазовья установил позднеплиоценовый фаунистический комплекс млекопитающих, названный им хапровским. После этого были опубликованы работы с анализом хапровских слоев из окрестностей Таганрога и Ростова-на-Дону и наиболее полной характеристикой хапровского комплекса (Громов, 1933, 1948; Хохловкина, 1940). Начиная с этого периода геологическое изучение плио-плейстоценовых отложений Приазовья и Северного Кавказа проводилось И. Г. Пидопличко (1936), В. М. Заленским (1941), А. И. Москвитиным (1958, 1960а, б), Г. И. Поповым (1947, 1948, 1962), Н. А. Лебедевой (1965, 1972, 1973), Ю. М. Васильевым (1969) и Г. Н. Родзянко (1981, 1986) были проведены исследования антропогенных отложений по берегам Таганрогского залива и проанализированы условия захоронения фоссилий в хапровском аллювии.

4. Этап, связанный с подробным описанием костных остатков из хапровских слоев, приходится на вторую половину XX столетия и связан с началом мас-

штабной разработки Ливенцовского карьера. Здесь была собрана значительная коллекция остатков животных. Это местонахождение было выделено в качестве парастратотипа хапровского комплекса. Сборы окаменелостей в этом карьере проводились разными исследователями: И. А. Дуброво в 1957 г., Л. И. Алексеевой в 1959 г., коллективом кафедры общего земледования МГУ во главе с О. П. Добродеевым в 1965–1966 гг., А. Н. Мотузко в 1967 г. и др. Однако бо́льшая часть коллекции была собрана В. С. Байгушевой. Она проводила планомерный сбор костного материала в различных местонахождениях хапровской фауны начиная с 1954 г.

В 1959 г. появляются первые работы, касающиеся краткого морфологического описания остатков млекопитающих из Ливенцовского карьера (Верещагин, 1959; Янькова (Байгушева), 1959). Основную обработку млекопитающих хапровского комплекса проводила Байгушева. Ею были описаны *Anancus alexeevae* и *Equus livenzovensis* (Байгушева, 1971, 1978).

Многочисленные остатки лошадей из хапровских слоев вызывают особенный интерес у исследователей. Первое описание лошади из Хапров было проведено В. И. Громовой, которая определила крупную лошадь из Хапров сначала как *Equus stenonis major*, а позднее как *E. robustus* (Громова, 1949, 1962). В последующем изучение остатков этих животных проводилось А. Аццароли (Azzaroli, 1965, 1990, 2000), К. Де Джули (De Giuli, 1972), Байгушевой (1978, 1990), И. Е. Кузьминой (1997), А. Форстен (Forsten, 1998a, b, 1999) и В. Айзенманн (Eisenmann, 2003, 2004). Л. К. Габуня (1959) описал зуб гиппариона *Hipparion* sp. из Хапровского карьера.

Все остатки слонов, относимые ранее к различным таксонам, были отнесены Дуброво и Байгушевой (1964) к одному виду — *Archidiskodon meridionalis*. Позднее архидискодонтный слон хапровского комплекса был выделен в самостоятельный вид — *A. gromovi* (Алексеева, Гарутт, 1965). Однако таксономический статус данной формы слона неоднократно становился предметом дискуссии.

Некоторые формы оленей из хапровских слоев описала Байгушева (1994). Состав оленей хапровского комплекса анализировался И. А. Вислобоковой (1990), которая поставила под сомнение присутствие в данной фауне *Cervus* cf. *elaphus*. Ряд работ посвящен изучению остатков лося *Libralces* (Байгушева, 1982; Вислобокова, 1988; Никольский, Титов, 2002).

Я. И. Хавесон (1954) определил две формы верблюдов из Хапров — *Paracamelus kujalnensis* и *P. gigas*. Остатки мелкого верблюда Л. И. Алексеева (1974) также определяла как *P. kujalnensis*, в то время как В. А. Топачевский (1956) и Байгушева (1971) считали эту форму верблюда близкой к *P. alutensis*.

Рог жирафы из Ливенцовки был первоначально описан как *Macedonotherium martini* (Алексеева, Мотузко, 1985). Последующие находки позволили А. Я. Годиной и Байгушевой (1985) выделить жирафу из хапровских слоев в отдельный вид — *Palaeotragus priasovicus*.

Ревизия хищных млекопитающих хапровского комплекса проведена М. В. Сотниковой (Сотникова и др., 2002).

Значительное внимание уделялось остаткам грызунов из Ливенцовского карьера. Находки бобра-трогонтерия из местонахождений Северо-Восточного Приазовья были обработаны и описаны А. Н. Мотузко (1972). Мелкие млекопитающие изучались А. К. Агаджаняном (1976), Л. П. Александровой (1976), а также И. Г. Пидопличко, В. А. Топачевским, А. Ф. Скорик, Л. И. Рековцом, В. А. Несиным (Пидопличко, Топачевский, 1962; Топачевский и др., 1987; Топачевский, Несин,

1989), А. И. Шевченко (1965). Наибольшие сборы остатков грызунов из Ливенцовского карьера были сделаны Шевченко (сборы 1957–1962 гг.) и Александровой (1964–1966 гг.). Ими дается наиболее полное описание и анализ этой ассоциации (Шевченко, 1965; Александрова, 1976). Дальнейшая обработка и анализ грызунов хапровского комплекса проводились А. С. Тесаковым (Тесаков, 1993, 2004; Tesakov, 1995, 1996, 2001). С 1997 г. автором совместно с Тесаковым проводятся дополнительные сборы мелких млекопитающих в Ливенцовском карьере.

1.2. Сопоставление взглядов на возраст фауны млекопитающих из хапровских слоев Приазовья

Хапровская фауна традиционно относится к позднему плиоцену и сопоставляется со средним виллафранком Западной Европы. Однако дискуссионным остается вопрос о ее более точном стратиграфическом положении.

При выделении хапровского фаунистического комплекса В. И. Громов (1933, 1948) указывал на доплейстоценовый возраст фауны, основываясь на присутствии в комплексе примитивного “*Elephas meridionalis*”, крупной *Equus stenonis*, мелких верблюдов, “*Mastodon arvernensis*”, *Hipparion*, *Machairodus*, отсутствии Bovinae и датировал ее апшероном. Им также обращалось внимание на сходство фауны из Приазовья с ассоциацией животных из акчагыльских отложений из окрестностей Грозного и Моздока. Г. И. Попов (1947, 1948, 1962) включал хапровский аллювий в состав танаисских слоев и придерживался мнения об их поздне-апшеронском возрасте.

Г. Ф. Мирчинк (1936) сопоставлял хапровские аллювиальные пески с ергенинскими и датировал их акчагылом. В последующем хапровский комплекс начали обоснованно коррелировать с виллафранкскими фаунами Западной Европы и относить к нижнему эоплейстоцену (Громов и др., 1960; Пидопличко, Топачевский, 1962; Байгушева, 1964).

Н. А. Лебедева (1965, 1972, 1973), Г. Н. Родзянко (1981, 1986) и другие датировали хапровские слои средним акчагылом. Они основывались на том, что остатки млекопитающих из Кушкуны (Закавказье), сходные с хапровскими (*Archidiskodon* cf. *gromovi*), залегают совместно со среднеакчагыльскими морскими моллюсками. Такие же моллюски встречены и с более древней квабейской фауной млекопитающих (Закавказье), отвечающей первой половине среднего акчагыла. Поэтому более молодые хапровские слои этими авторами были отнесены ко второй половине среднего акчагыла. К. В. Никифорова, И. И. Краснов и другие (Никифорова, 1976; Никифорова и др., 1980) относили стратотип хапровского комплекса млекопитающих к верхней половине акчагыла. Находки в Ливенцовском карьере *Bogatschevia tamanensis* (Ebers.) не прояснили положение хапровских слоев в стратиграфической шкале Восточного Паратетиса. А. Л. Чепалыга считает этого моллюска характерным для второй половины акчагыла, в то время как по данным Г. И. Попова скульптурированные униониды вымирают в конце среднего акчагыла (Родзянко, 1981, 1986; Вангенгейм и др., 1990).

Громов (1948), Байгушева (1971), Родзянко (1986) и ряд других исследователей считали хапровские аллювиальные слои ливенцовского разреза одновозраст-

ными, исходя из принадлежности хапровской толщи к одному непрерывному аллювиальному циклу. Учитывая мнение Александровой (1976) о единстве фауны грызунов из разных уровней хапровского аллювия, комплекс крупных млекопитающих из данного местонахождения относился ими к одному фаунистическому этапу. Ю. М. Васильев (1969) придерживался общепринятой точки зрения об акчагыльском возрасте слоев с хапровской фауной, но не исключал возможности их принадлежности к апшерону.

Москвитин (1958, 1960a) полагал, что хапровская аллювиальная толща разделена размывом. Нарушения слоистости в некоторых частях Ливенцовского разреза он считал следами мерзлотных движений песка во время окского оледенения. Он разделял кости, имевшие, по его мнению, разную сохранность, и помещал их в разные части разреза. Позднее он признал акчагыльский возраст этого аллювия (Москвитин, 1960b).

Находки остатков мелких млекопитающих позволили Шевченко (1965) разделить толщу на два горизонта: нижний — с позднеплиоценовым (куяльницким) комплексом грызунов и верхний, содержащий находки полевок раннеплейстоценового «одесского» комплекса: "*Pliomys* (= *Clethrionomys*) cf. *kretzoi*, *Mimomys pliocaenicus*, *Allophaiomys* cf. *pliocaenicus*, *Lagurus* (*Lagurodon*) *arankae*". Однако указанная выборка, вероятно, происходила из овражно-балочных отложений, врезаемых в хапровский аллювий, и ее нельзя относить к ассоциациям грызунов хапровского типа (Родзянко, 1986).

Идею подразделения хапровской толщи на два уровня поддержали и другие исследователи мелких млекопитающих Ливенцовского местонахождения: Александрова (1976), Агаджанян (1976), Топачевский и др. (1987), Тесаков (Тесаков, 1993; Tesakov, 1995).

Исследования Александровой (1974, 1976) показали, что Ливенцовский разрез охарактеризован единой разновозрастной (куяльницкой) фауной мелких млекопитающих, в объеме которой выделяются лишь фаунистические группировки одного сообщества. Ею было выделено три фаунистических группировки полевок, рассматриваемые как последовательные фазы формирования хапровского фаунистического комплекса. Нижнеливенцовскую фауну грызунов она считала сходной, но несколько моложе таковой из с. Котловина, и близкой к фауне из куюльницких отложений северного Причерноморья. Фауна мелких млекопитающих из верхних слоев Ливенцовки, по ее мнению, древнее одесской фауны.

Фауну грызунов из верхней пачки хапровского аллювия, где преобладают корнезубые бесцементные формы и отсутствуют некорнезубые полевки, Агаджанян (1976) также сближает с одесским комплексом. Однако им отмечается, что от последнего хапровская ассоциация отличается отсутствием *Lagurus* и *Allophaiomys*. Фауну грызунов нижних слоев Ливенцовки Агаджанян и М. А. Ербаева (1983) сопоставляют с виллафранкскими фаунами из Сейнез, Этуэр (Франция), Вилларои (Испания), Арондели (Италия), Рембелиц Крулевских (Западная Европа), Урыва 2, Коротояка 2 (Верхний Дон).

Тесаков (Тесаков, 1993; Tesakov, 1995) помещает фауну грызунов из нижних слоев Ливенцовки вблизи границы Гаусс/Матуяма, сближая ее с фаунами мелких млекопитающих из местонахождений Веселовка и Широкино. Эволюционный уровень и видовой состав мелких млекопитающих позволяют ему сопоставить верхние слои Ливенцовки с фауной грызунов местонахождений Псекупс, Свапа

и Котловина (верхние слои). Местонахождения этого этапа, по его мнению, соответствуют первой половине эпохи Матуяма палеомагнитной шкалы и несколько древнее нижней границы эпизода Олдувей.

В работе О. Фейфара и др. (Fejfar et al., 1997) фауна мелких млекопитающих из нижних слоев Ливенцовки относится к концу зоны MN 16, а верхняя сопоставляется с типичными ассоциациями грызунов виллания и конца зоны MN 17 Евразии.

Топачевский и др. (1987) подразделяют хапровский комплекс s.l. на несколько фаз, в зависимости от особенностей ассоциаций мелких млекопитающих.

Ранняя фаза, представленная урывской (промимомисно-вилланийной), широкинской (мимомисно-вилланийной), нижнеливенцовской (мимомисной) ассоциациями, соответствует низам виллафранкского яруса Восточной Европы (среднему плиоцену).

Средняя фаза состоит из нижнежеваховогорской (вилланийно-муридной), куяльницкой (вилланийно-крицетидной), среднечеревичанской (вилланийно-плиомисной) ассоциаций и соответствует средней части виллафранкского яруса.

К поздней фазе относятся средnekотловинская (вилланийно-плиомисно-спалацидная), верхнекотловинская (вилланийная) и верхнеливенцовская ассоциации, относящиеся к верхам виллафранка.

Фауна крупных млекопитающих из Ливенцовки и Хапров представляется однородной, и поэтому разновозрастных ассоциаций внутри нее не выделяется (Громов, 1948; Байгушева, 1964, 1971; Алексеева, 1977а; Bajgusheva et al., 2001). Поскольку основная масса находок остатков крупных животных была приурочена к низам разреза, то она ассоциируется с нижним, более древним, комплексом мелких млекопитающих. Это, по мнению Байгушевой (1984), согласуется с наличием у некоторых представителей хапровской фауны (лошади, арверноцероса, носорога) более «примитивных» черт по сравнению с животными из типичных средневиллафранкских фаун Западной Европы. На основании этого она полагала возможным отнести териокомплекс из Приазовья к верхам нижнего виллафранка.

Большинство находок костей крупных млекопитающих в Ливенцовском карьере залегало примерно на одном уровне с 4-м костеносным горизонтом по Александровой (1976), в котором кроме «архаичных» форм грызунов содержались и более молодые формы, типичные для середины среднего виллафранка (Александрова, 1976; Bajgusheva et al., 2001).

Ряд авторов на основе анализа состава хапровской мегафауны считает ее несколько разновозрастной в пределах акчагыла (Верецагин, 1959). А. Форстен (Forsten, 1998а, b), выделявшая три вида лошадей в хапровском комплексе, предполагала, что данная фауна разновозрастна в пределах позднего плиоцена — начала плейстоцена.

Основываясь на значительном сходстве в обликах хапровской и псепупской фаун, Алексеева (1969, 1977а) и Лебедева (1972) считают фауну из Хапров и Ливенцовки ранней стадией развития хапровского комплекса. К поздней стадии развития этого комплекса они относили фауны псепупского (одесского) типа.

В целом, учитывая обратную намагниченность хапровских слоев, присутствие многочисленных архидискодонтных слонов примитивного типа и стеноновых лошадей, а также сочетание всех остальных ее элементов, большинство

исследователей считает хапровскую фауну единой и сопоставляет ее со средне-виллафранкскими фаунами Западной Европы и Азии (Никифорова, Алексеева, 1959; Громов и др., 1960, 1965; Алексеева, 1961, 1977а; Громова, 1965; Azzaroli, 1970; Байгушева, 1971, 1984; Вангенгейм, Зажигин, 1982; Габуния и др., 1986; Никифорова, Александрова, 1987; Вислобокова, 1990; Вангенгейм, Певзнер, 1991; Вислобокова и др., 1993; Mein, 1990; Vislobokova et al., 2001; и др.).

ГЛАВА 2. ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ПРИАЗОВЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

На территории Приазовья наиболее древними доплиоценовыми осадками, выходящими на дневную поверхность, являются верхнемиоценовые сарматские, мэотические и понтические отложения, представленные известняками, песками, мергелями и глинами. Киммерийских (нижнеплиоценовых) морских отложений в рассматриваемом регионе нет. Этому возрасту, возможно, соответствует красноцветная кора выветривания, развитая на известняках понта (Зайцев, 1976). Вдоль южного берега Таганрогского залива и по левобережью Нижнего Дона скважинами вскрыты ейские пески, которые считаются дельтовыми отложениями киммерийской реки (Родзянко, 1986).

Более молодые плиоценовые куяльницкие и акчагыльские отложения Приазовья объединялись Г. Н. Родзянко (1986) в азово-кубанскую и ергенинскую свиты. К первой он относил хапровские, псекупские, танаисские и порт-катонские слои, а ко второй — верхнеергенинские, нагавские, кривские, грачёвские слои, слои хутора Нижневодяного, кардаильские, кутейниковские, несмияновские и манычские слои.

Среднеплиоценовые нагавские слои, охарактеризованные нижеакчагыльскими пресноводными моллюсками, прослеживаются на левобережье низовий Дона. К дохапровским осадкам относят также слои возле хутора Нижневодяного, известные по находкам остатков животных, близких к таковым из Квабеби. Это позволяет датировать эти слои первой половиной среднего акчагыла (Алексеева, 1977а; Родзянко, 1986). С этими же слоями можно коррелировать куяльницкие слои с остатками млекопитающих из окрестностей с. Веселовки (Таманский полуостров).

Наиболее полно изученными верхнеплиоценовыми отложениями в Приазовье являются хапровские аллювиальные пески. Хапровская толща распространена узкой полосой протяженностью более 120 км и шириной до 2 км вдоль северного побережья Таганрогского залива и правого склона долины р. Дон, от восточных окраин г. Ростова-на-Дону (г. Аксай) до правобережья Миусского лимана (рис. 1). Эти отложения заполняют палеодолину, врезанную в толщу третичных пород и слагают наиболее древнюю VII террасу низовий Дона (Лебедева, 1972). Хапровская терраса рассматривается в качестве правого борта позднеплиоценовой погребенной долины Дона (Попов, 1948). Обнажения хапровского аллювия известны в следующих пунктах (с востока на запад): Аксай, балка Кобякова (восточная окраина Ростова), балка Кизитеринка (между Александровкой и Ростовом), Железнодорожный район Ростова, балка Безымянная, балка Змеевская, возле станций Ливенцовка, Мокрый Чалтырь, Морской Чулек, Танаис, Мержаново, Морская, в балке Воловой, а также в разрезах около г. Матвеев Курган и в окрестностях Миусского лимана. Стратотип хапровских отложений с фауной — разрез у станции Хапры, их парастратотип — песчаный карьер на западной окраине г. Ростова-на-

морским акчагылом (Попов, 1948). Аналогичное погружение отмечается и к юго-востоку от г. Ростова-на-Дону. На левобережье Нижнего Дона фиксируется выход этих песков у хутора Первомайского, а также они обнаруживаются в скважине у разъезда Мокрый Батай (Родзянко, 1986).

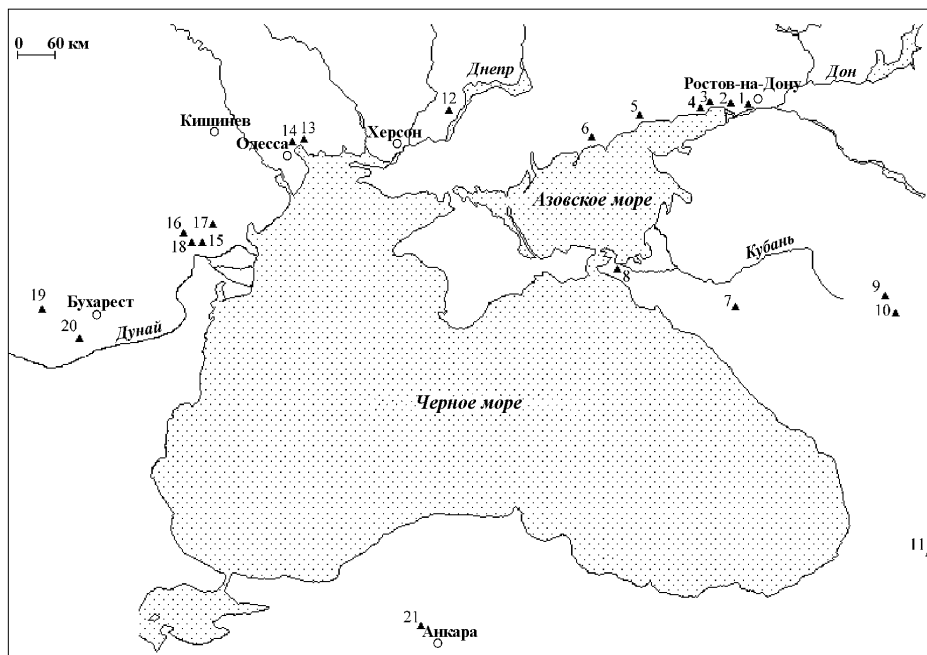


Рис. 2. Местонахождения хاپровского комплекса позвоночных и других известных плио-плейстоценовых фаун на территории Приазовья, Причерноморья и Кавказа. Обозначения: 1 — Ливенцовка; 2 — Хапры; 3 — Морская; 4 — Воловая Балка; 5 — Мариуполь; 6 — Бердянск; 7 — Псекупс; 8 — Цимбал; 9 — Сабля; 10 — Георгиевск; 11 — Дманиси; 12 — Каиры; 13 — Крыжановка; 14 — Жевахова гора; 15 — Тулучешты; 16 — Рипа Скорцельская; 17 — Этулия; 18 — Долинское; 19 — Слатина, Милкову-2; 20 — Фратешти; 21 — Сарикол Тепе

Fig. 2. Localities of Khapry Faunistic Complex and some other famous Plio-Pleistocene faunas on the territory of Sea of Azov Region, Black sea Region and the Caucasus. Notations: 1 — Liventsovka; 2 — Khapry; 3 — Morskaya; 4 — Volovaya Balka; 5 — Mariupol'; 6 — Berdiansk; 7 — Psekups; 8 — Tsymbal; 9 — Sablya; 10 — Georgievsk; 11 — Dmanisi; 12 — Kairy; 13 — Kryzhanovka; 14 — Zhevahova Gora; 15 — Tulucheshti; 16 — Ripa Skortselskaya; 17 — Etulia; 18 — Dolinskoe; 19 — Slatina, Milcovu-2; 20 — Frateshti; 21 — Sarikol Tepe

В стратотипическом обнажении у ст. Хапры аллювиальная пачка представлена белыми кварцевыми косослоистыми песками. В средней части наблюдалось несколько маломощных глинистых прослоев, переслаивающихся с ожелезненными песками. В нижней части разреза располагался галечник из кремней и сарматских известняков (рис. 3). Мощность песков в разрезе составляла не более 10 м (Васильев, 1969).

Наиболее полный разрез отложений хайпровской террасы вскрывался в Ливенцовском карьере (рис. 4). Одно из первых его подробных описаний сделано Родзянко в 1959 г. (Байгушева, 1964; табл. 2). Описания этого разреза, составленные в разные годы, встречаются в работах Васильева (1969), Мотузко (1972), Лебедевой (1972), Александровой (1976) и др. (Разрез новейших отложений..., 1976). Различия между ними заключаются, в основном, в оценке мощности слоев и под-

робности описания пойменной фауны хазарской толщи. Кроме того, Александровой (1976) к разрезу были привязаны костеносные слои с остатками мелких млекопитающих. Всеми этими авторами составлялся сводный разрез обнажения.

Таблица 1. Распределение находок остатков животных хазарского комплекса из различных местонахождений Приазовья. Данные по Громову (1933, 1948, 1977), Хохловкиной (1940), Верещагину (1959), Габуня (1959), Дуброво (1964), Байгушевой (1964, 1971, 1984, 1990, 1994); Годино, Байгушевой (1985), Алексеевой (1974, 1977а); Алексеевой, Байгушевой (1976); Алексеевой, Мотузко (1985), Титову (2000а), Titov (2001, 2003); Bajgusheva et al. (2001) и др.

Table 1. The allocation of remains of Khapry complex animals from some localities of Sea of Azov Region. Data from Gromov (1933, 1948, 1977), Khokhlovkina (1940), Vereschagin (1959), Gabunia (1959), Dubrovo (1964), Bajgusheva (1964, 1971, 1984, 1990, 1994); Godina, Bajgusheva (1985), Alexeeva (1974, 1977a); Alexeeva, Bajgusheva (1976); Alexeeva, Motuzko (1985), Titov (2000, 2001, 2002, 2003); Bajgusheva et al. (2001) and others.

Местонахождение	Ливенцовка	Хазры	Мокрый Чалтырь	Мержаново	Морская 1	б. В оловья	б. Кобыкова
Коллекция	ГИН, РОМК, АМЗ, ЗИН, ПИН	ГИН, ГТМ, РОМК, АМЗ, ЗИН, ПИН	РОМК	ГИН, РОМК, ТТПИ	ГИН, РОМК, ТТПИ	ГИН, РОМК	РОМК
Таксоны							
Pisces							
Amphibia							
Testudo							
Struthio cf. asiaticus							
Leporidae							
Rodentia(мелкие)							
Trogontherium cuvieri							
Nyctereutes megastoides							
Canis cf. senecensis							
Ursus cf. etruscus							
Mustelidae gen.							
Lutra sp.							
Pannonictis nestii							
Pliocrocota perrieri			Carnivora ?				
Pachycrocota brevisrostris					Carnivora ?		
Lynx issiodorensis							
Acinonyx sp.							
Homotherium crenatidens							
Anancus a. alexeevae							
Archidiskodon m. gromovi							
Hipparion sp.							
Equus livenzovensis							
Equus sp.							
Stephanorhinus sp.							
Elasmotherium chaprovicum							
Sus stozzii							
Paracamelus cf. gigas							
Paracamelus alutensis							
Eucladoceros sp.							
Arvernoceros sp.							
Cervus (Rusa) philisi							
Libralces gallicus							
Palaeotragus priasovicus							
Gazellospira gromovae							
Gazella sp.							
Tragelaphinae							
Leptobos sp.							

Таблица 2. Описание Ливенцовского разреза по Г. Н. Родзянко (Байгушева, 1964)**Table 2.** The description of Liventsovka sand pit cross section by G. N. Rodzianko (from

Bajgusheva, 1964)

Описание сверху вниз		м
1. Почвенный слой		0,4
2. Суглинки лёссовидные, желто-бурые, пористые, с включениями извести		1,2
3. Глины скифские, красновато-бурой и зеленовато-серой окраски, неслоистые, плотного сложения, с «дробинами» марганцево-железистых соединений, с крупными известково-мергелистыми стяжениями		2,3
4. Хапровская толща:		
а) пески глинистые, мелкозернистые и тонкозернистые, супеси;		2,6
б) пески мелкозернистые и тонкозернистые кварцевые, с большим количеством темноцветных минералов, светло-серые и светло-желтые, волнисто- и полого-косослоистые, местами горизонтально-слоистые. Пачки мощностью до 0,2–0,6 м различно наклоненных слоев полого срезают друг друга. В песках наблюдается три прослоя глин (мощностью до 0,15 м) со скоплениями в основании грубозернистого материала, состоящего из зерен кварца, извести и корочек лимонита;		7,7
в) пески мелкозернистые, светло-серые, образуют перемежающиеся горизонтально- и косослоистые пачки мощностью 0,2–0,5 м с углами наклона слоистости до 30°. По плоскостям наложения наблюдаются единичные зерна гравия и линзочки крупного песка. В песках отмечается два прослоя конгломератов (мощностью до 0,2 м), состоящих из гравия и гальки (обычно плохой окатанности) и обломков известняков, песчаников и мергелей каменноугольного, сарматского, мэотического и понтического возраста. Цементом служит известковистая песчано-глинистая масса;		4,5
г) пески мелко- и среднезернистые, круто-косослоистые, с включениями гравия. В верхней части — прослой конгломерата мощностью до 0,2 м, подобный вышеизложенному. Ниже — пески крупнозернистые, с наклоном слоистости до 30–32°, ржаво-бурые. В основании их на контакте с подстилающими известняками мэотиса залегает железистый гравелистый песчаник иссиня-черного цвета, мощностью 0,1–0,2 м		2,6
5. Мэотические известняки (видимая мощность)		0,75

В разрезе Ливенцовского карьера представлены различные фации констративного аллювия. В целом данная толща имеет строение, типичное для аллювия всех равнинных рек умеренного пояса с хорошо разработанными речными долинами. Здесь прослеживаются две группы фаций, которые соответствуют двум последовательным стадиям развития каждого участка русла, возникающим в результате боковой миграции и меандрирования реки.

Нижняя пачка разнотернистых песков с гравийно-галечными прослоями и конгломератами мощностью 7–8 м представляет собой русловые отложения (Зайцев, 1976). В этой толще наблюдается чередование нескольких прослоев крупнообломочного материала, более или менее выдержанных по всей обнажавшейся стенке карьера. Наблюдаемая большая мощность песчаной пачки в Ливенцовском разрезе, а также отложения стариц и вторичных водоемов, могут свидетельствовать о наличии в этом районе меандрового пояса, закрутления русла или разветвленной сети рукавов палеореки. Единичные замеры слоистости показывают, что нижняя свита хапровской толщи образовалась при стоке вод в южном и юго-западном направлениях (ориентация костей — с севера-северо-востока на юг-юго-запад). Такие же замеры в верхах хапровских песков в других местонахождениях показывают, что сток осуществлялся в основном в западном направлении. Время формирования этой пачки было довольно длительным. Об этом свидетельствуют характеристики русловой пачки аллювия с несколькими галечниковыми прослоями, а также находки остатков мелких млекопитающих, представленных несколькими ассоциациями, характерными для конца среднего и позднего плиоцена (Александрова, 1976; Тесаков, 1993, 2004; Tesakov, 1996).

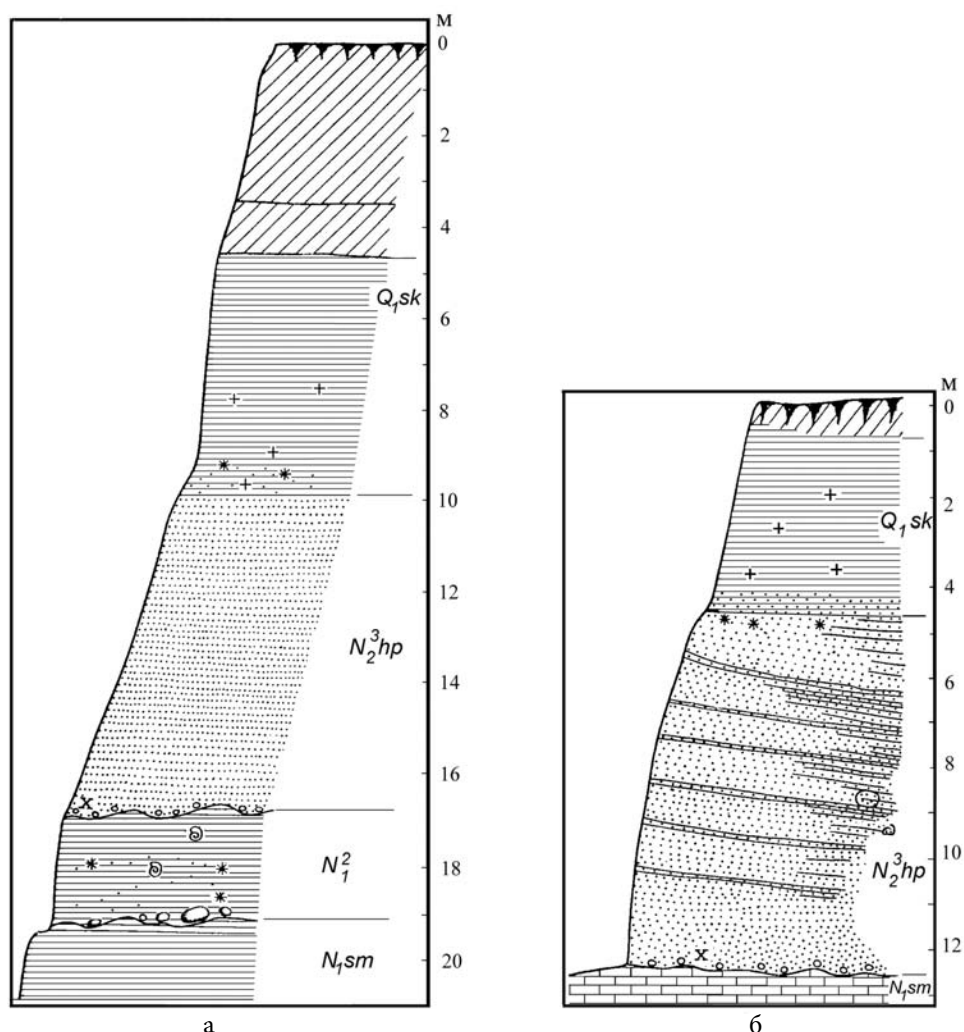


Рис. 3. Разрезы позднекайнозойских отложений, вскрывающие хапровские слои, возле станции Морская (а) и станции Хапры (б) (Васильев, 1969). Обозначения см. рисунок 4

Fig. 3. Sections of Late Cenozoic deposits, which uncover Khapry deposits near Morskaya station (a) and Khapry station (б) (by Vasilyev, 1969). Notations are at figure 4

Верхняя толща хорошо отмытых слоистых песков мощностью 11–15 м, состоящих из переслаивающихся пачек песков и глин (рис. 4), представляет собой пойменную фацию, типичную для крупных равнинных рек. В пределах пойменной фации хапровской толщи выделяется несколько пачек, отличающихся друг от друга качественной и количественной характеристикой. В верхней части хапровских слоев хорошо прослеживаются пачки супесей и переслаивающихся глин с песком.

Отложения вторичных водоемов, тесно связанные с группой пойменных фаций, в Ливенцовском разрезе представлены слоями серо-коричневых пластинчатых глин (мощностью 15–20 см), часто с линзами грубообломочного материала в основании (наблюдения автора, 1998 г.). Последние обычно содержат остатки рыб и мелких мле-

копитающих. Линзы глин обычно хорошо выдержаны на достаточно больших площадях, местами выклиниваясь в северном и восточном направлениях. Глина серого или серо-зеленого цвета — результат осаждения речного или озерного ила в стоячих и медленно текущих водах заливов, заводей и стариц (Шанцер, 1951).

В северо-восточной стенке карьера встречаются следы врезов овражно-балочных отложений, представленных линзами, состоящими из окатанного гравия и гальки. Здесь обнаруживаются небольшие обломки костей крупных животных

и зубы грызунов. Данный факт может свидетельствовать о возможности вложения в хاپровскую толщу более молодых отложений с остатками животных более прогрессивного облика. Так, находки Шевченко (1965) в верхней части хайровских песков остатков прогрессивных «микротин, сходных с фауной эволюционно более молодого одесского комплекса», предположительно, происходят из овражно-балочных отложений (Родзянко, 1986).

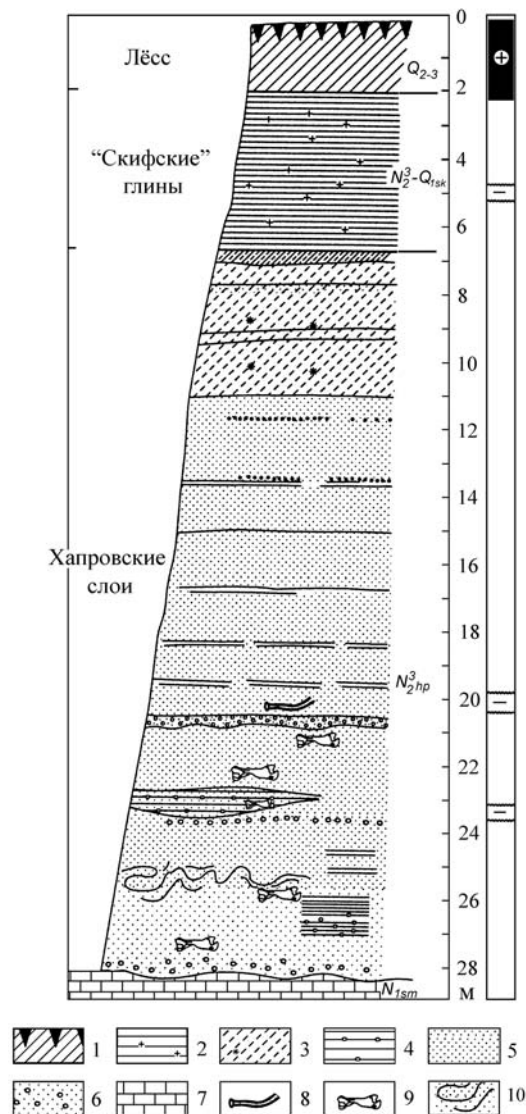


Рис. 4. Разрез позднекайнозойских отложений в карьере возле станции Ливенцовская, окрестности г. Ростова-на-Дону (по Васильеву, 1969, с изменениями). Обозначения: 1 — современная почва и покровные суглинки Q_2-Q_3 ; 2 — «скифские глины» $N_2^3-Q_1$ с кристаллами гипса; 3 — супеси и суглинки с конкрециями N_2^3 ; 4 — старичная глина с гравием N_2^3 ; 5 — хайровские пески N_2^3 ; 6 — гравелистые пески N_2^3 ; 7 — известняки N_1 sm, 8 — находки костных остатков крупных животных; 9 — костные остатки; +/- — намагниченность пород; 10 — петлеобразные смятия породы

Fig. 4. Section of Late Cenozoic deposits of sand pit near railway station Liventsovskaya from Rostov-on-Don surroundings (by Vasilyev, 1969 with modifications). Notations: 1 — recent soil and loams Q_2-Q_3 ; 2 — "skyphian loams" $N_2^3-Q_1$ with gypsum crystals; 3 — loamy sands and loams with concretions N_2^3 ; 4 — former river-bed's clay with gravel N_2^3 ; 5 —

Khapry sands N_2^3 hp; 6 — gravel sands N_2^3 hp; 7 — limestones N_1 sm, 8 — large mammals' bones; 9 — bone remains; T — author's collections); +/- — deposits' magnetization; 10 — ansiform collapses of layers

Незначительная разница эволюционного уровня мелких млекопитающих из различных слоев пойменной фации аллювия (Александрова, 1976; Тесаков, 1993) свидетельствует, что время формирования пойменной пачки было относительно коротким по сравнению с периодом формирования русловой пачки песков.

Хапровские аллювиальные пески в общем характеризует хорошая сортированность минералов по размеру, удельному весу и форме. Для этого аллювия присущи максимально высокий выход тяжелой фракции и относительно повышенное содержание тяжелых минералов (циркона, ильменита, рутила и др.). Количество неустойчивых компонентов в хапровском аллювии сведено до минимума (не более 4–5 %). Благодаря обогащенности осадков минералами окислов и гидроокислов железа, песок местами имеет охристую окраску. Минералогический состав русловой фации хапровского аллювия отличается от такового пойменной фации. Эти различия в совокупности с текстурными особенностями толщи позволяют предполагать существенные изменения в условиях питания осадков палео-Дона на рубеже накопления толщ (Разрез новейших отложений..., 1976).

Верхние горизонты хапровской толщи перекрываются субаэральными образованиями, представленными так называемыми красно-бурыми скифскими глинами мощностью 2,3 м. Они отличаются глинистым составом, отсутствием слоистости, пестроцветностью, содержанием образований карбонатов, гипса, бобовин окиси железа и перекиси марганца (Разрез новейших отложений..., 1976). Скифские глины перекрываются толщей лёссовидных суглинков около 1,2 м. В составе лёсса обычно наличие карбонатных новообразований.

Хапровские слои обладают обратной намагниченностью (Разрез новейших отложений..., 1976; Tesakov et al., 2007) и, учитывая особенности хапровской фауны, сопоставляются с доолдуйской частью палеомагнитной эпохи Матюяма.

В Ливенцовском карьере были найдены раковины *Micromelaniidae* gen. indet., *Cardiidae* gen. indet., *Corbicula fluminalis* Mull., *Pisidium henslowianum* Stepp., *P. aff. astartoides* Sandb., *Dreissena polymorpha* Pall., *Viviparus* cf. *conoidangustus* Pavl., *Theodoxus* sp., *Valvata piscinalis* Mull., *Fagotia* cf. *esper* Fer., *Bogatschevia tamanensis* (определения Я. И. Старобогатова; Васильев, 1969; Родзянко, 1986). Из них все, кроме последней, были характерны как для второй половины акчагыла, так и для всего плейстоцена. Учитывая находку *Bogatschevia tamanensis*, эти слои относят ко второй половине среднего акчагыла (Вангенгейм, Певзнер, 1991).

Выявлены морские аналоги хапровских слоев. Среди отложений куюльницкого бассейна приблизительно одновозрастными хапровской толще являются нижние слои разреза около с. Крыжановка, Северное Причерноморье (Александрова, 1974; Тесаков, 1993). Среди акчагыльских осадков близкими по возрасту являются среднеакчагыльские слои с *Archidiskodon meridionalis* cf. *gromovi* из Грозного, Сабли и верхние горизонты в разрезе горы Кушкуна (Александрова, 1974).

С севера к хапровскому аллювию примыкают слои, представленные желто-бурыми, зеленоватыми и серыми глинами. Они выполняют узкие погребенные долины, уходящие под современные водоразделы. По-видимому, эти образования обозначают систему притоков и балок, впадавших в палеореку.

Попов (1947, 1948) и Зайцев (1976) выделяли хапровскую террасу выше по Дону (хут. Крымский), а также по Северскому Донцу (хутора Базки, Авиловский) и другим правым притокам Дона. Верхним плиоценом датируются также верхне-ергенинские пески. Согласно данным Тесакова, переотложенные остатки мелких

млекопитающих «раннехапровского» типа встречаются в нижнеплейстоценовых отложениях на северо-восточном побережье Цимлянского водохранилища и на северном побережье Таганрогского залива.

Васильев (1969) на основании высоты залегания нагавской аллювиальной свиты, близкой к таковой хапровских слоев, считал ее аналогом хапровского аллювия. Но по фауне моллюсков и мелких млекопитающих эти отложения относятся к нижнему акчагылу (Родзянко, 1986; Застрожных, Казанцева, 1992; Додонов и др., 2007). М. Н. Грищенко (1952) сопоставлял с хапровским аллювием усманские слои (Верхний Дон). Однако сейчас верхнеусманские слои коррелируют с нижнеплиоценовой березкинской свитой (Красненков, 1985). Относившиеся ранее к аналогам хапровского аллювия, сулинские слои из долины Дона выше Северского Донца являются, скорее всего, верхнемиоценовыми.

Предполагается, что нижние слои скифских глин, приуроченные к наиболее низким плиоценовым террасам и развитые на аллювиальных песках хапровской толщи Приазовья, могут представлять собой субаэральные образования или осадки пересыхающих водоемов, существовавших на обширной аккумулятивной равнине хапровского времени (Лебедева, 1972; Разрез новейших отложений..., 1976).

По мнению Лебедевой (1972), к юго-западу от Ливенцовского карьера хапровские аллювиальные пески замещаются лиманно-озерными отложениями, представленными сильно карбонатизированными голубовато-серыми, серыми и зеленовато-желтыми горизонтально-слоистыми глинами и алевритами с прослоями косослоистых песков и супесей.

На северном побережье Азовского моря описываемые образования широко развиты между Бердянском и Приморском (Ногайском) (Лебедева, 1972). Находки зубов слона, более примитивного по сравнению с *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, и остатков других животных (*Anancus*, *Elasmotherium*) в песчано-глинистых осадках возле хутора Азова и в балке Петровой позволили Лебедевой (1972) отнести их к отложениям лиманов и подводных дельт хапровского времени. Однако более прогрессивный облик слона из этих отложений (балка Зукалова, Бердянск) по сравнению с *Archidiskodon meridionalis gromovi* и иной состав грызунов (Пидопличко, 1936) предполагают их более молодой возраст.

Образования с фауной моллюсков куяльницкого яруса, представленные пестроцветными глинами с линзами песков, прослеживаются на глубину 35–40 м ниже уровня моря. В 16 км к северу от берега моря в скважинах у пос. Ефремовка обнаружены акчагыльские моллюски *Aktschagylia subcaspia* Andrus., *A. venjukoni* Andrus., которые, по мнению В. Н. Семененко, залегают здесь в нижнем горизонте куяльницких отложений (Лебедева, 1972).

В бассейне Среднего Дона близкими по возрасту являются верхнеплиоценовые отложения верхнеурывской подсвиты кривоборской речной серии Окско-Донской равнины, а также налегающая на них белогорская свита. Далее к северу палеодолина Дона прослеживается вдоль рек Рановы, Прони, Оки, Москвы (Верхний плиоцен..., 1985).

Перечисленные речные отложения акчагыльского возраста в совокупности дают представление о пространственном распространении позднеплиоценового урывско-хапровского палео-Дона. На месте сочленения хапровских слоев с куяльницко-акчагыльской морской толщей Керченско-Таманской зоны располагалась дельта акчагыльского Дона в хапровское время (Родзянко, 1986).

Долина Дона была связана с Азовским морем в течение почти всего плиоцена. В связи с колебанием уровня вод в Черноморско-Азовском бассейне дельты плиоценовых рек этого бассейна мигрировали на широком пространстве от района современного Ростова на Нижнем Дону до Керченско-Таманской зоны (Родзянко, 1986). Бассейн Дона начал формироваться в своей нижней части в конце плиоцена (Грищенко, 1952). Палео-Дон имел верховье где-то на левобережье р. Оки или севернее. Уже в плиоцене в долине Дона сформировалась серия сложно построенных террас, причем отдельные плиоценовые террасы прослеживаются на всем протяжении от р. Оки до Азовского моря (Верхний плиоцен..., 1985).

Таким образом, плиоценовый возраст хапровской толщи подтверждается ее положением в разрезе — она залегает на верхнемиоценовых отложениях и перекрывается субаэральными образованиями — скифскими глинами (верхи плиоцена — низы плейстоцена) и плейстоценовыми лёссовидными суглинками. Многочисленные находки остатков мелких и крупных млекопитающих, а также раковин пресноводных моллюсков, позволяют выявить аналоги среди морских отложений. Это дает основание датировать хапровские отложения второй половиной среднего акчагыла. Геологические и биостратиграфические данные показывают, что хапровские слои — это отложения позднеплиоценового Дона, сформировавшиеся в течение одного аллювиального цикла.

ГЛАВА 3. ТАФОНОМИЯ ХАПРОВСКОГО ОРИКТОЦЕНОЗА

При рассмотрении характеристики хапровской фауны и при обсуждении вопроса ее целостности необходимо детально рассмотреть тафономические особенности ее местонахождений. Хапровская аллювиальная толща, вмещающая многочисленные костные остатки, представляет собой констративный аллювий. Здесь хорошо прослеживаются две фации — пойменная и русловая (см. гл. 2).

Местонахождения хапровской фауны представляют собой гетерогенные аллохтонные тафоценозы смешанного типа с рассеянным распределением остатков по площади и наличием некоторых элементов субавтохтонного захоронения: рыбы, пресноводные моллюски. Их образование происходило, вероятно, в условиях интенсивной эрозии суши при наличии энергичных потоков и быстром осадконакоплении. Об интенсивном разрушении береговых склонов свидетельствует наличие в отложениях русловой фации крупных малоокатанных обломков более древних пород — каменноугольных, сарматских, мэотических и понтических известняков, песчаников и мергелей, которые слагали берега палео-Дона.

Рядом авторов (Хохловкина, 1940; Громов, 1948; Байгушева, 1964, 1976; Лебедева, 1965; Васильев, 1969; Мотузко, 1972; Алексеева, 1977а; Дуброво, устное сообщение) отмечено, что в Хапрах, Ливенцовке, Морской, Вальной Балке и других местонахождениях остатки крупных животных были приурочены только к пачкам грубозернистого косослоистого песка с гравийно-галечными прослоями в нижней части разреза (табл. 3). Эти данные также подтверждаются наблюдениями автора. Считается, что остатки крупных млекопитающих данного захоронения соответствуют единому седиментационному этапу накопления аллювия палеореки и отвечают времени накопления русловой фации хапровского аллювия.

По данным Байгушевой (1964), органические остатки (кости крупных животных, щитки черепах, древесина, раковины моллюсков, копролиты и др.) были приурочены к трем гравелистым горизонтам в нижней части разреза, более или менее выдержанным по всей площади карьера (табл. 3). Ни один из исследователей, изучавших разрез, не указал на случаи находок костей крупных животных в прослое конгломератов, лежащих на размытой поверхности базальных известняков. Костные остатки мелких млекопитающих в аллювии чаще встречаются в косослоистых пачках среднезернистого песка.

Старобогатов считал, что преобладание реофильной фауны, избегающей слабопроточных заиленных участков, и наличие обломков раковин солоноватоводных моллюсков свидетельствуют о том, что хапровский аллювий является отложениями приустьевой части довольно крупной реки. Вероятное расстояние Ливенцовского карьера от эстуариевой части палео-Дона (по мнению Старобогатова) составляет не менее 50 км (Байгушева, 1965). Известно, что данные пески прослеживаются далеко на юго-запад (см. гл. 2). Ограниченное развитие косослоистых русловых песков, преобладание горизонтальной и мелкой наклонной

слоистости, наличие глинистых прослоев и линз — все это указывает, что рассматриваемые осадки образовались в условиях обширных разливов.

Таблица 3. Зафиксированные находки остатков крупных позвоночных из коллекции Ростовского краеведческого музея и моллюсков, найденных *in situ*, в русловой фации Ливенцовского карьера за период 1953–1977 гг., по данным Байгушевой (н/о — неопределенные фрагменты)

Table 3. Remains of large vertebrates and mollusks, which were found *in situ* in fluvial facies of Liventsovka sand pit in 1953–1977 by Bajgusheva (н/о — indeterminable fragments)

Горизонт	Таксон	Колл., № находки	n	%	Моллюски (опр. Старобогатова)	n
Над 3 гравийным горизонтом	<i>Libralces</i> <i>Archidiskodon</i> <i>Cervus (Rusa)</i> <i>Struthio</i> <i>Equus</i>	штанга рога (Л-1221); ребро (Л-981, 983); скелет (Л-1018), н/о (Л-996); тарзометатарзус (Л-985), фаланга (Л-1427); большеберцовая (Л-986)	8	11,4	?	6
3 гравийный горизонт	—	—	—	—	—	—
Между 2 и 3 гравийными горизонтами	<i>Equus</i> н/о	зуб М ³ (Л-1267); Л-1282	3	4,3	?	2
2 гравийный горизонт	<i>Archidiskodon</i> <i>Anancus</i> <i>Eucladoceros</i> Cervidae gen. <i>Palaeotragus</i> <i>Equus</i> <i>Stephanorhinus</i> <i>Elasmotherium</i> <i>Paracamelus</i> <i>alutensis</i> <i>Gazella</i> <i>Pannonictis</i> н/о	череп (Л-113), бивень (Л-907); верхняя челюсть с М ² (Л-344); череп (Л-1100, 1218), плечевая (Л-298), метаподия (Л-128); череп (Л-573), рог (Л-407, 454), локтевая (Л-199), метаподия (Л-77, 130); астргал (Л-1054); Р ² (Л-51), I (Л-62), метаподия (Л-1219), большеберцовая (Л-273), таз (Л-48), лопатка (Л-138), астргал (Л-1268); фаланга I (Л-140); зуб (Л-411); бедренная (Л-731); позвонок (Л-906); Нижняя челюсть (Л-1234); фрагмент черепа (Л-1327); таз (Л-408), зуб (Л-1269)	30	42,9	<i>Dreissena polymorpha</i> ; <i>Pisidium</i> cf. <i>astartoides</i> ; <i>Viviparus</i> cf. <i>conoid-</i> <i>angustus</i> ; <i>Theodoxus</i> sp.	27
Между 1 и 2 гравийными горизонтами	<i>Paracamelus</i> <i>alutensis</i> Cervidae <i>Equus</i> <i>Canis</i> н/о	локтевая (Л-1331), пяточная (Л- 1503), нижняя челюсть (Л-94, 332) метаподия (Л-93), фаланга I (Л-338), пяточная (№ 997); Р ₃ (Л-869), нижняя челюсть (Л-95), локтевая (Л-859), астргал (Л-1268); фрагмент черепа (Л-178); позвонки (Л-333, 1309)	14	20,0	<i>Theodoxus</i> sp.; <i>Dreissena polymorpha</i> ; <i>Viviparus</i> cf. <i>conoid-</i> <i>angustus</i> ; <i>Pisidium</i> cf. <i>astartoides</i> ; <i>Corbicula</i> <i>fluminalis</i> ; <i>Valvata</i> <i>piscinalis</i> ; <i>Micromelaniidae</i> gen.; <i>Bithynia</i> cf. <i>labiata</i>	11
1 гравийный горизонт	<i>Eucladoceros</i> <i>P. alutensis</i> <i>Anancus</i> <i>Equus</i> <i>Archidiskodon</i>	нижняя челюсть (Л-627, 1265); лопатка (Л-717), в. челюсть (Л-155), нижняя челюсть (Л-1159); верхний зуб (Л-1138); плечевая (Л-1262), фаланга I (Л-1319); ребро (Л-1285); зуб (Л-1263, БЕИМ)	13	18,6	?	10
Под 1 гравийным горизонтом	<i>Struthio</i> <i>Eucladoceros</i>	тарзометатарзус (Л-1280); рог (Л-448)	2	2,9	?	2

Верхняя пойменная фация хорошо отмытых отсортированных мелких песков (мощностью 11–15 м) с линзами глин вторичных водоемов может свидетельствовать о наличии широкой поймы и относительно слабом течении полых вод на пойме. Известно, что костные остатки на пляжах и отмелях при неглубоком захоронении в речном аллювии в значительной степени подвержены разрушению. Поэтому находки остатков мегафауны в пойменном аллювии маловероятны. Однако в коллекции присутствует неполный скелет алютенского верблюда из верхней части разреза, включающий череп с нижней челюстью и позвоночный столб. Известно, что у трупов крупных животных в водной среде в первую очередь отделяется нижняя челюсть, а при переносе трупа текущими водами от позвоночника рано отделяется и череп. На суше расчленение скелета происходит без отделения нижней челюсти (Очев и др., 1994). Поэтому мы предполагаем, что труп животного был захоронен на мелководье.

Имеющиеся сборы остатков мелких млекопитающих из нижней пачки грубозернистого песка (см. гл. 2) свидетельствуют о наличии здесь нескольких ассоциаций грызунов, которые представляют разные фазы развития единой фауны и различаются соотношением архаичных и прогрессивных таксонов (Александрова, 1976; Тесаков, 1993). В Ливенцовском разрезе наблюдается конденсация остатков грызунов, обитавших на территории Приазовья в течение значительной части позднего плиоцена. Присутствие костных остатков животных во всей пачке руслового аллювия и близкий состав фауны из различных его прослоев свидетельствует об их постепенном накоплении. Александрова (1976) считала, что комплекс мелких млекопитающих из пойменной фации представлен преимущественно остатками обитателей поймы, а также костями из погадок птиц.

Для находок костных остатков мегафауны в хапровских слоях отмечалась характерная продольная ориентация в слое, свойственная костям, захороненным водными потоками. Все найденные сравнительно целые черепа располагались небом вверх, что свидетельствует об их перемещении по дну до момента захоронения. Это подтверждается находками черепов оленей с рогами и обломанными костями лицевого отдела черепа.

В Ливенцовском карьере наблюдалась фациальная сортировка костных остатков. При этом в относительно маломощных пачках песка были найдены остатки животных различных размерных классов. Например, в пачке средне- и мелкозернистого песка над вторым слоем костеносного грубообломочного конгломерата мощностью 1–2 м, наиболее богатом находками, встречаются кости крупных млекопитающих мелкого (*Pannonictis*, *Canis*), среднего (*Gazella*, *Equus*, *Cervus*) и крупного (*Stephanorhinus*, *Elasmotherium*, *Anancus*, *Archidiskodon*) размерных классов. Наличие поломов и царапин на крупных костях слонов, эласмотериев, носорогов из Ливенцовки и Хапров может свидетельствовать о довольно длительной транспортировке частей их скелета по дну реки. Это говорит о значительной сезонной изменчивости скорости течения палеореки. Для транспортировки костей и трупов крупных и мелких форм требуются различные скорости потока. Для перемещения костей мелких млекопитающих достаточно скорости течения 6 м/с. Известно, что для транспортировки костей средних размеров необходимы скорости течения более 20 м/с. Кости крупных животных передвигаются рекой преимущественно во время паводков (Очев и др., 1994).

В коллекции хапровской мегафауны преобладают находки представителей среднего размерного класса — 63 %. Малое количество остатков животных мелкого размерного класса — 2 % (рис. 5) и костей особей возрастом до одного года предполагает наличие субаэрального периода в захоронении большинства остатков, когда они подвергались биологической переработке, химическому растворению и механическому выветриванию. В коллекции преобладают находки прочных частей скелета (тела позвонков, крупные трубчатые кости, нижние челюсти, зубы). Однако известны находки целого черепа слона, таза и лопатки лошади, хрупких частей черепов оленей, лошади и хищников.

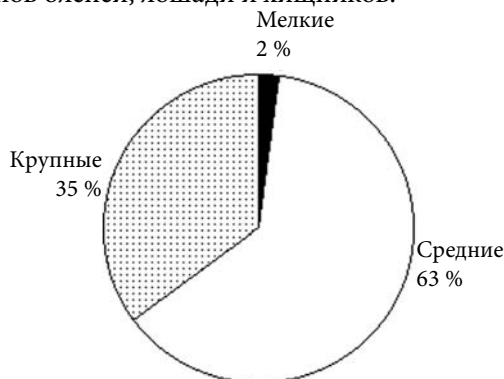


Рис. 5. Соотношение количества находок остатков крупных млекопитающих различных размерных классов в хапровском ориктоценозе

Fig. 5. Ratio of number of different dimension groups of large mammals remains in Kharpy oryctocenosis

Для хапровской толщи характерна небольшая концентрация костных остатков. Строгой стратиграфической привязки большей части находок нет. Однако имеющиеся наблюдения показывают, что они происходят из русловой фации аллювия. Байгушевой было зафиксировано 70 находок в коренном залегании (табл. 3). Самые высокорасположенные в разрезе кости обнаружены над 3 гравийником, на уровне около 6–8 м от основания карьера (табл. 3, рис. 4). В основной своей массе они окатаны и представлены фрагментами. Данный горизонт, лежащий на границе русловой и пойменной фаций хапровского аллювия, содержит остатки, вероятно, перемытые из нижележащей пачки песка. В линзе глины над этим прослоем крупнообломочного материала была найдена часть осевого скелета оленя. На этом же уровне обнаружен рог *Libralces gallicus*, имеющий несколько более прогрессивные характеристики по сравнению со вторым экземпляром роговой штанги лося из ливенцовского местонахождения. Определимые остатки животных из этого слоя принадлежат тем же таксонам, что и в нижележащих слоях.

Находки моллюсков в хапровских слоях очень редки, но встречаются по всему разрезу. Наибольшее количество определимых раковин пресноводных моллюсков было собрано Байгушевой между 1 и 2 и над 2 грубообломочными горизонтами русловой пачки песков в северо-восточной части карьера (табл. 3).

Палинологические спектры в хапровских отложениях очень бедны и представлены небольшим количеством пыльцевых зерен (Ананова, 1962; Разрез новейших отложений..., 1976). Данный факт является типичным для отложений, образованных в условиях руслового потока.

Сохранность костей из хапровских слоев неодинаковая. Большинство находок средне- или малоокатаны. Многие кости имеют трещины и разломы, связанные с процессом выветривания. Большинство находок имеет поверхностные повреждения в виде крупных и мелких царапин и оспин, что является, вероятно,

результатом химического и механического воздействия в процессе транспортировки и захоронения костей. Степень фоссилизации основной массы костных находок Ливенцовского карьера, в общем, одинакова. Цвет их варьирует от кремового до серого. Редки темно-серые и темно-коричневые фоссилии с равномерной окраской на поверхности и на изломе. Кости, обнаруженные у подошвы разреза Ливенцовского карьера, как правило, отличаются более темной окраской и большей тяжестью благодаря большому содержанию гидроокислов марганца и железа. Остатки из вышележащих прослоев обычно имеют более светлую кремовую окраску, часто с ожелезнениями. Встречаются кости белого цвета с рыхлой поверхностью, по-видимому, выбеленные солнцем до погребения в осадке. Одни костные остатки покрыты коркой сцементированного песчаника, другие — ржаво-бурым налетом. На поверхности многих находок имеются дендриты.

Наличие костей, заключенных в известковые конкреции, наличие кристаллов гипса, ожелезнение, омарганцевание на ряде находок свидетельствует о вторичной минерализации остатков. Это подтверждается присутствием ожелезненных прослоев песка, гравия и железисто-марганцевых конкреций, часто приуроченных к грубообломочным и глинистым прослоям. Цементация пород усиливалась также и органическим веществом костей, захороненных в невыветренном состоянии.

Эмаль зубов чаще всего хорошей сохранности и имеет серый цвет с голубоватым отливом. Встречены зубы с серо-коричневой эмалью. Эмаль зубов мелких млекопитающих из нижних слоев хайпровского аллювия в целом имеет более темную окраску по сравнению с зубами из вышележащих горизонтов.

Попытки разделить хайпровскую фауну на различные возрастные стадии, используя разницу в сохранности и окраске, не увенчались успехом. Остатки животных одного и того же вида часто имеют все виды окатанности, окраски и сохранности. Наблюдения над характером окраски плейстоценовых и голоценовых костей из первичных скоплений показывают, что окраска костного вещества, в общем, довольно хорошо соответствует окраске породы, заключавшей их в течение наибольшей части периода фоссилизации. Различия в окраске костных остатков соответствуют различиям в условиях захоронения и в характере фоссилизации костей, происходившей в старичных, пойменных фациях и, возможно, в различного рода делювиальных, пролювиальных и иного рода континентальных отложениях вне долины реки.

Поверхность многих костей и бивней покрыта продолговатыми изогнутыми углублениями длиной около 10–18 мм, шириной — 3–5 мм. Н. К. Верещагин (1959) объяснил их присутствие деятельностью сверлящих и минирующих морских беспозвоночных. По мнению Р. Ф. Геккера (Байгушева, 1971), эти повреждения связаны с деятельностью пресноводных червей. Не исключено, что эти следы являются местами прикрепления колоний пресноводных подвижных мшанок наподобие *Cristatella* (*Phylactolaemata*) или домиков усоногих рачков Cirripedia. Наличие подобных следов отмечено на костных остатках из других местонахождений, например, на костях и рогах оленей из нижнеплейстоценовых аллювиальных отложений Фойгштедта (Германия).

Если принять точку зрения, что данные биоповреждения являются следами жизнедеятельности морских беспозвоночных, то можно предположить, что захоронение ряда костных остатков происходило в периоды сильного нагона морской

воды в приустьевую часть реки. Гипотеза о подобном явлении имеет подтверждение в современных гидрологических условиях р. Дон. Для этой реки характерно резкое повышение уровня воды в нижних частях дельты во время сильных нагонов. Они дают иногда высокий подъем уровня, сказывающийся на расстоянии 113 км от устья. По мнению гидробиологов, при частых и интенсивных ранневесенних нагонах в приморском участке реки становятся характерными отдельные экземпляры эвригалинных форм морского бентоса (Самойлов, 1952). Свидетельством этого могут служить находки обломков раковин солоноватоводных *Micromelaniidae* gen. и *Cardiidae* gen. в русловой фации Ливенцовского разреза.

В хапровской толще практически не наблюдается деформации ископаемых остатков, которая часто возникает в результате уплотнения жидких осадков или тектонического смятия пород. Как правило, костные находки в хапровских песках представлены разрозненными частями скелета — черепами без нижних челюстей, изолированными трубчатыми костями, ребрами, позвонками. Почти полное отсутствие целых скелетов в хапровском ориктоценозе может являться доказательством длительной транспортировки трупов палео-Доном до момента их погребения. Вместе с тем, в Ливенцовском карьере обнаружены немногочисленные остатки животных, захороненные в анатомическом порядке:

- 1) часть позвоночного столба слона (экз. РОМК, №№ Л-846, 847, 848);
- 2) фрагмент грудной клетки слона (экз. РОМК, № Л-542);
- 3) фрагмент задней конечности лошади, состоящий из третьей плюсны, третьей, центральной, четвертой и пятой заплюсневых костей, а также эпифиза первой фаланги пальца (экз. РОМК, № Л-157);
- 4) позвоночный столб от эпистрофея до поясничных позвонков, ребра и грудина оленя (экз. РОМК, № Л-1018) (найден в прослое серо-стальной глины на 6–7 м выше подошвы карьера);
- 5) череп с нижней челюстью, позвоночным столбом, ребрами, грудиной, лопаткой, плечевой костью и предплечьем мелкого верблюда (экз. РОМК, № Л-936).

Громов (1948) также указывал на находки в карьере возле ст. Хапры более или менее значительных частей скелета, сохранявших анатомически правильное положение, в частности — конечностей слонов. В сборах присутствуют много сомкнутых рядов зубов, расположенных в челюстях, а также черепа слона, слоненка и лошадей.

Основная масса остатков принадлежит взрослым животным со среднестертыми зубами и приросшими эпифизами — в среднем около 85 % остатков. Среди остатков оленей около 15 % костей — остатки молодых животных, а среди остатков *Paracamelus alutensis* — 17,7 % молодых. Среди костей лошадей ювенильных около 6 %. Находки остатков копытных с сильно стертыми зубами составляют 20–30 %. Данное соотношение возрастных групп животных в хапровском ориктоценозе примерно соответствует уровню смертности в естественных популяциях. Таким образом, основными причинами гибели большей части животных хапровского танатоценоза являлись старость и хищничество.

Среди находок встречаются копролиты. Один из них, судя по наличию раздробленных косточек, принадлежит гиене. Подобные находки в некоторой степени свидетельствуют о том, что место захоронения находилось недалеко от места обитания животного.

На некоторых костях встречены следы погрызов от зубов животных. В коллекции практически нет костных остатков с паталогическими признаками.

Только среди серии зубов слонов имеется несколько находок с аномальными пластинами в самом зубе или смещенными на боковую стенку зуба.

Анализ состава фауны свидетельствует о преобладании среди находок остатков растительноядных животных (около 95 %) над остатками хищников (1,6 %). Подобное же соотношение хищников и растительноядных характерно и для современных биоценозов открытых и полукрытых ландшафтов. Основная масса костных остатков из хапровского ориктоценоза принадлежит обитателям открытых и полукрытых пространств, которым требуется постоянный водопой (*Anancus*, *Archidiskodon*, *Stephanorhinus*, *Equus*, *Eucladoceros*, *Arvernoceros*, *Paracamelus*), а также крупным хищникам (*Pliocrocota*, *Lynx*, *Acinonyx*, *Homotherium*), находившим свои жертвы в местах массового скопления копытных. Остатки животных, в меньшей степени зависящих от наличия источника воды, в данном ориктоценозе немногочисленны (*Gazella*).

Представители собственно лесных сообществ в хапровском териокомплексе отсутствуют, а формы, в большей степени приспособленные к обитанию в пойменных и байрачных лесах, немногочисленны (см. гл. 5). Это объясняется несколькими причинами: 1) в саванноподобных ландшафтах, в которых обитала хапровская фауна, доля лесных биотопов невелика, что предполагает относительную малочисленность обитателей этих стадий; 2) поступление остатков животных в русло реки из леса ограничено; 3) сохранность костных остатков в лесных стадиях в условиях кислых почв, целлюлозного гниения и повышенной влажности относительно низкая (Очев и др., 1994).

В хапровских слоях — отложениях палео-Дона в его устьевой части, не исключено частичное переотложение костного материала. Так, в Ливенцовском карьере обнаружены остатки различных животных в конгломератах сарматского и понтического известняка (Байгушева, 1976). Крайне редко обнаруживались в карьере костные остатки, которые отличались степенью сохранности и фоссилизации от находок представителей хапровского комплекса. К ним относятся ребра и позвонки сарматского китообразного, тюленей, щитки сарматских и мэотических черепах *Testudo* и *Clemmys*. Остатки животных типичных гиппарионовых фаун здесь очень редки. В местонахождениях балка Воловая и Хапры найдено несколько изолированных зубов *Hipparion* ex gr. *elegans* Громова, вероятно переотложенных из отложений сармата или мэотиса (Титов, 2000б). Наличие в нижних слоях хапровского аллювия остатков *Promiomys* sp., *Borsodia praehungarica* Meheley, *Miomys livenzovicus* Alexandrova, *M. polonicus* Kowalski, *Dolomys milleri* Nehring, *Pliomys ucrainicus* Topachevski et Scorik (Александрова, 1976), являющихся типичными представителями подзоны MN 16b, может говорить о возможном начале формирования данной толщи именно в это время (Тесаков, 1993, 2004; Feifar et al., 1997).

Предположение Москвитина (1958, 1960а) о том, что остатки теплолюбивых животных из хапровских песков, таких как страусы и мастодонты, являются переотложенными, не подтверждается нашими данными. Мастодонт хапровского комплекса представлен одним видом с более прогрессивными чертами в строении зубов и нижней челюсти по сравнению с более древними *Anancus arvernensis* (см. гл. 4). Степень сохранности костей этого животного сходна с таковой у всех остальных. К тому же большое количество остатков мастодонта — около 9 % от всех костных находок из хапровских слоев, противоречит утверждению об асин-

хронности его остатков хапровской фауны. Остатки страусов также не являются переотложенными, поскольку в коллекции имеется более 20 находок типичной для хапровских отложений сохранности. Остатки *Struthio* известны из многих верхнеплиоценовых местонахождений Приазовья, Восточной Европы и Азии.

В пользу одновозрастности основной массы костных остатков вмещающим их хапровским слоям свидетельствует целый ряд фактов:

- практически все остатки представителей хапровского комплекса, найденные в коренном залегании, были приурочены к пачке русловой фации, представленной крупнозернистым песком с прослоями грубообломочного материала;
- известны находки фрагментов скелетов, залегающих в анатомическом порядке, по сохранности сходные с остальными известными экземплярами;
- довольно многочисленны находки хрупких частей скелета;
- единство основного ядра хапровского фаунистического комплекса (см. гл. 6).

В состав хапровского фаунистического комплекса входит 84 таксона видового ранга позвоночных, из них — 63 млекопитающих (табл. 4). В работе дается анализ и описание 30 из них.

Таблица 4. Сводный список позвоночных животных из хапровского аллювия ряда местонахождений Ростовской области (Хапры, Ливенцовка, Морская, балка Валовая, Мокрый Чалтырь и др.). Определения рыб по Сычевской (1986); Васильевой (устное сообщение, 1998); земноводные по Ратникову (1992, 1996); черепах по Чхиквадзе (1983); птиц — по Курочкину, Бендукидзе (Байгушева, 1971); мелких млекопитающих по Агаджаняну (1976); Александровой (1976); Тесакову (1993; Tesakov, 1995, 1996, 2001; Bajgusheva et al., 2001); крупных млекопитающих по Громову (1948); Байгушевой (1964, 1971, 1994); Сотниковой и др. (2002), а также определения автора

Table 4. The summary list of vertebrates from Khapry alluvium from several sites of Rostov Region (Khapry, Liventsovka, Morskaya 1, Volovaya Balka, Mokriy Chaltыр' and others)

Pisces

1. *Acipenser gueldenstaedti* Brandt
2. *Acipenser ruthenus* L.
3. *Esox lucius* L.
4. *Rutilus frisii* (Nordmann)
5. *Rutilus rutilus* L.
6. *Silurus glanis* L.
7. *Stizostedion lucioperca* L.
8. *Zingel nogaicus* Tarasht.
9. *Cyprinus carpio carpio* L.
10. *Perca fluviatilis* L.
11. *Abramis brama* L.
12. *Mylopharyngodon piceus* (Richardson)

Amphibia

13. *Bufo albus* Ratnikov
14. *Bufo raddei* Strauch
15. *Liventsovka jucunda* Ratnikov

Reptilia

16. Lacertidae gen.
17. *Melanochelys* sp.
18. *Testudo* sp.

Aves

19. *Cygnus* sp.
20. *Branta* sp.
21. *Struthio* cf. *asiaticus* Milne-Edwards

Mammalia**Insectivora**

22. Erinaceidae gen.
23. *Desmana* sp.
24. *Talpa* sp.
25. Soricidae gen.

Lagomorpha

26. Leporidae gen.

Rodentia

27. *Citellus* sp.
28. *Trogotherium cuvieri* Fischer
29. *Trogotherium* sp.
30. *Castor* sp.
31. *Sicista* sp.
32. *Allactaga* sp.
33. *Plioscirtopoda* cf. *novorossica* Tesakov
34. *Spalax* sp.
35. *Allocricetulus* sp.
36. *Cricetulus* sp.
37. *Cricetus* sp.
38. *Dolomys* cf. *milleri* Nehring
39. *Pliomys ucrainicus* Topachevski et Scorik
40. *Clethrionomys kretzoi* Kowalski
41. *Borsodia fejevaryi* (Kormos)

42. *B. arancoides* Alexandrova
43. *B. lagurodontoides* (Shevtschenko)
44. *Borsodia praeungaricus cotlovinensis* (Topachevsky et Scorik)
45. *Pitymimomys pitymyoides* (Jan. et van der Meulen)
46. *Mimomys praepliocenicus* Reabeder
47. *Mimomys* cf. *reidi* Hinton
48. *Mimomys* ex gr. *reidi* – *pusillus*
49. *Mimomys hintoni* *livenzovicus* (Alexandrova)
50. *Mimomys polonicus* Kowalski
51. *Ellobius* sp.

Carnivora

52. *Nyctereutes megamastoides* (Pomel)
53. *Canis* cf. *senezensis* Martin
54. *Ursus* cf. *etruscus* Cuvier
55. *Lutra* sp.
56. *Pannonictis nestii* (Martelli)
57. Mustelidae gen.
58. *Pliocrocuta perrieri* (Croizet et Jobert)
59. *Pachycrocuta brevirostris* (Aumard)
60. *Homotherium crenatidens* (Fabrini)
61. *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert)
62. *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert)

Proboscidea

63. *Anancus arvernensis alexeevae* Bajgusheva
64. *Archidiskodon meridionalis gromovi* Garutt et Alexeeva

Perissodactyla

65. *Hipparion moriturum* Kretzoi
66. *Equus* (*Allohippus*) *livenzovensis* Baigusheva
67. *Equus* sp.
68. *Stephanorhinus* ex gr. *megarhinus* – *kirchbergensis*
69. *Elasmotherium chaprovicum* Shvyreva

Artiodactyla

70. *Sus stozzii* Major F.
71. *Paracamelus alutensis* (Stefanescu)
72. *Paracamelus* cf. *gigas* Schlosseer
73. *Cervus* (*Rusa*) *philisi* Schaub
74. *Eucladoceros* cf. *dicranios* Nesti
75. *Arvernoceros* sp.
76. Cervidae gen. indet.
77. *Libralces gallicus* Azzaroli
78. *Palaeotragus* (*Yuorlovica*) *priasovicus* Godina et Baigusheva
79. *Leptobos* sp.
80. *Gazellospira gromovae* Dmitrieva
81. Tragelaphini gen. indet. A
82. Tragelaphinae gen. indet. B
83. *Gazella* cf. *subgutturosa* Gldenstaedt
84. Gazellinae gen. indet

ГЛАВА 4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД CARNIVORA Bowdich, 1821

Семейство Canidae Gray, 1821

Подсемейство Caninae Gray, 1821

Род *Nyctereutes* Temminck, 1838

Nyctereutes megamastoides (Pomel, 1842)

Фототабл. I, фиг. 5

Canis megamastoides: Pomel, 1842, p. 38, pl. 1.

Nyctereutes sp.: Громов, 1948, с. 45.

Nyctereutes megamastoides: Байгушева, 1971, с. 11; Алексеева, 1977а, с. 76, табл. 1, фиг. 5, 6; Сотникова и др., 2002, с. 74.

Г о л о т и п — Национальный музей естественной истории, Париж (Франция), № 664 AC (коллекция de Laizer), фрагмент нижнечелюстной ветви с M_1 ; Франция, Перрье; средний плиоцен, нижний виллафранк.

О п и с а н и е. По размерам енотовидная собака из балки Воловой является одной из самых крупных среди известных ископаемых форм. Для челюсти характерно хорошее развитие подугловой лопасти. Угловой отросток увеличен, его верхний конец без крючка. P_4 с низкой коронкой, без дополнительных бугорков. На M_1 имеется относительно крупный гипоконулидный шельф, метастилид отсутствует. На крупном стертом M_2 , по-видимому, присутствовали параконид и простой талонид.

Р а з м е р ы в м м. Высота челюсти в венечном отростке 64,5; высота горизонтальной ветви за M_1 — 21,5; длина от M_1 до сочленовного отростка — 72,5. Расстояние от заднего края M_2 до углового отростка — 49,5.

С р а в н е н и е. Расстояние от заднего края M_2 до углового отростка у *N. megamastoides* из Сен-Валье меньше, чем у хапровской формы и находится в пределах 37,0–44,0 мм (Martin, 1971). Размеры M_1 у хапровского *Nyctereutes* близки к азиатским плиоценовым видам и в среднем крупнее европейских.

Наличие хорошо развитой подугловой лопасти челюсти *Nyctereutes* из хапровских песков отличает ее от *N. donnezani* (Deperet) и *N. tingii* Tedford et Qiu. Этот признак сближает ее с более продвинутыми формами *N. megamastoides* и *N. sinensis* Schlosser из виллафранка Евразии. *Nyctereutes* из хапровских песков имеет сходную структуру и размеры P_4 с другими енотовидными собаками (табл. 5). Коронка этого зуба в задней части не расширяется, в отличие от русцинийской *N. donezanii* из Венже, Польша (Czyzewska, 1969).

З а м е ч а н и я. *N. megamastoides* из виллафранкских отложений Европы и позднеплиоценовый азиатский *N. sinensis* морфологически очень похожи, и их часто предлагают рассматривать как географические разновидности одного вида (Viret, 1954; Soria, Aguirre, 1976; Tedford, Qiu, 1991). Азиатские виды *Nyctereutes* в среднем крупнее европейских. Однако этот признак носит, вероятно, популяционный характер и не является обязательным отличием азиатских форм от европейских (Сотникова и др., 2002). *Nyctereutes* из балки Воловой представляет собой

очень крупный экземпляр (рис. 6), по размерам сопоставимый с *Nyctereutes* из Таджикистана, Забайкалья и Китая (Нихэвань).

Таблица 5. Промеры нижних зубов *Nyctereutes megamastoides* ГИН, № 302/1 из хапровских слоев местонахождения Воловая Балка

Table 5. Measurements of *Nyctereutes megamastoides* lower teeth GIN, № 302/1 from Khapry layers of Volovaya Balka locality

Зубы / Промеры	P ₄	M ₁	M ₂
Длина (L)	11,4	18,4	9,2
Ширина (W)	5,0	7,6	7,2

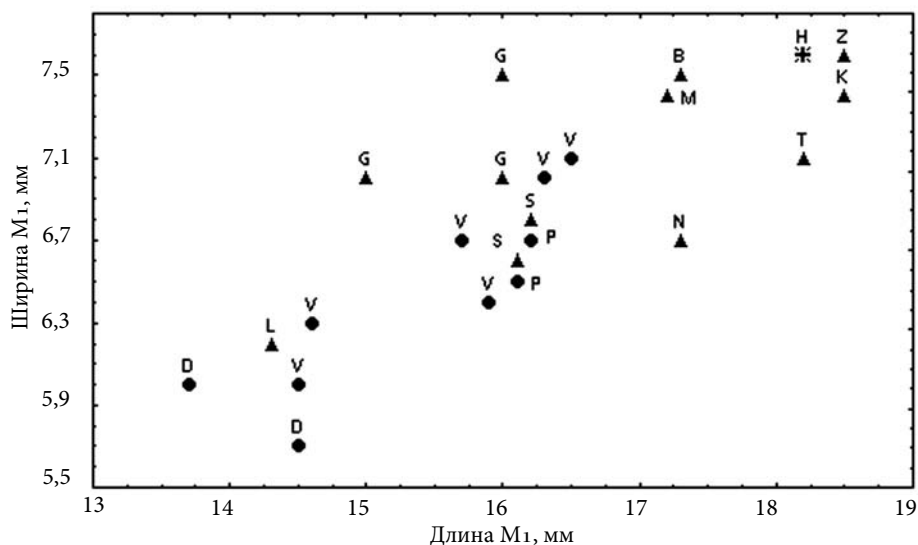


Рис. 6. Соотношение длины и ширины нижних M_1 у *Nyctereutes megamastoides* (Pomel) и *N. sinensis* Schlosser из позднеплиоценовых местонахождений Евразии. Европа: Н — Воловая Балка (Приазовье, хапровский комплекс) ГИН, № 302/1; D — Дафнеро, Греция (Koufos, Kostopoulos, 1997b); P — Пуэбло де Вальверде, Испания (Kurten, Crusafont, 1977); V — Вилларроя, Испания (Soria, Aguirre, 1976); Азия: G — Квабеби, Грузия (Векуа, 1972); K — Куруксай, Таджикистан (Шарапов, 1981); Z — Зельфи, Таджикистан; T — Тутак, Таджикистан, коллекция ГИН; B — Береговая, Забайкалье, коллекция ГИН; S — Шамар, Монголия; M — Дзагксо-Хайрхан-3, Монголия, коллекция ГИН; L — Лиужиагоу, Китай (Tedford, Qiu, 1991, рис. 1); N — Нихэвань, Китай (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930, рис. 3, табл. 18). Черный кружок — европейское местонахождение; черный треугольник — азиатское местонахождение

Fig. 6. The length/width ratio of lower M_1 of *Nyctereutes megamastoides* (Pomel) and *N. sinensis* Schlosser from the late Pliocene localities of Eurasia. Europe: H — Volovaya Balka (Sea of Azov region, Khapry fauna), GIN 302/1; D — Dafnero, Greece (Koufos and Kostopoulos, 1997b); P — Puebla de Valverde, Spain (Kurten and Crusafont, 1977); V — Villarroya, Spain (Soria and Aguirre, 1976). Asia: G — Kvabebi, Georgia (Vekua, 1972); K — Kuruksai, Tajikistan (Sharapov, 1981); Z — Zilfi, Tajikistan; T — Tutak, Tajikistan, collection of GIN RAS; B — Berezovaya, Transbaikalia, collection of GIN RAS; S — Shamar, Mongolia; M — Dzagkso-Hairhan 3, Mongolia, collection of GIN RAS; L — Liujiagou, China (Tedford and Qiu, 1991, fig. 1); N — Nihewan, China (Teilhard de Chardin and Piveteau, 1930); circles for European and triangles for Asian localities

Распространение. Евразия; верхний плиоцен.

Материал. Левая ветвь нижней челюсти с P_4 - M_2 (экз. ГИН, № 302/1); Воловая Балка; хапровские слои.

Род *Canis* Linnaeus, 1758

Canis sp.

Фототабл. I, фиг. 1–2

Canis?: Громов, 1948, с. 45.

Canis sp.: Байгушева, 1971, с. 11; Алексеева, 1977а, с. 75.

Canis cf. *senezensis*: Сотникова и др., 2002, с. 75.

Описание. P^4 на экземпляре РОМК, № Л-178 относительно узкий, с длинным метастилем. На M^1 буккальный и передне-лингвальный цингулум сильно развиты, паракон и метакон относительно низкие, имеются неглубокий протоконовый и хорошо развитый гипокондовый бассейны. M^2 имеет сильно развитый буккальный цингулум. M_1 имеет широкий и короткий талонид с маленьким талонидным бассейном, который закрыт сзади гипоконидом и крупным энтоконидом. Гипоконулидный шельф на M_1 едва виден на экземпляре ГГМ, б/№ и практически отсутствует на M_1 второго экземпляра ГГМ, б/№. M_2 крупный, с большим параконидным бассейном и относительно широким талонидом.

Размеры в мм. Длина метастилия P^4 — 7,2. Длина M^2 — 6,8, ширина — 10,3. Остальные промеры см. в таблицах 6–7.

Сравнение. Длина верхнего хищнического зуба хапровского *Canis* меньше, чем у *C. etruscus* Del Campana, но близка к *C. senezensis* Martin и находится в пределах изменчивости *C. arnensis* Del Campana (табл. 6). Длина M^1 *Canis* из Ливенцовского карьера меньше, чем у *C. etruscus* и соответствует *C. senezensis* и *C. arnensis* (табл. 6). Сильное развитие буккального цингулума на M^2 и его пропорции у *Canis* из Ливенцовки близки к таковым у *C. senezensis* и *C. arnensis*. По наличию относительно коротких P^4 и M^1 и низких паракона и метакона на M^1 хапровский волк близок к *C. senezensis*.

По сравнению с *Canis* aff. *etruscus* из куруксайской фауны (Таджикистан) волк хапровского комплекса имеет более продвинутые характеристики: протокон на P^4 менее выдвинут вперед, верхние моляры более узкие. Талонидные бугорки (гипоконид и энтоконид) на M_1 менее сближены в основании.

Размеры нижних моляров (табл. 7) близки к таковым у *C. arnensis* (длина M_1 = 20,3–23,7; среднее — 21,9 мм) и в среднем немного меньше, чем у M_1 *C. etruscus* (длина M_1 = 22,9–26,0; среднее — 24,6 мм). Волк из хапровских слоев отличается от *C. etruscus* и *C. arnensis* тем, что на талониде у M_1 гипоконулидный шельф слабо развит, энтоконид крупный и в основании плотно прижат к гипоконулиду, благодаря чему талонидный бассейн закрыт сзади. Подобное строение M_1 наблюдается и у *Canis* aff. *etruscus* из Куруксая. M_2 *Canis* из Хапров более короткий. Нижние зубы *C. senezensis* не известны. Однако M_1 у хапровской формы отличается от таковых у *C. etruscus* и *C. arnensis* и имеет признаки, которые можно было бы ожидать у *C. senezensis* (Сотникова и др., 2002).

Таблица 6. Промеры верхних зубов некоторых представителей рода *Canis*, al — альвеолярная длина

Table 6. Measurements of upper teeth of some representatives of genus *Canis*, al — alveolar length

Промеры, мм	<i>Canis</i> sp.	<i>C. senezensis</i>	<i>C. arnensis</i>	<i>C. etruscus</i>
	Ливенцовка; РОМК, № Л-178	Сенез; Martin, 1973	Rook, Torre, 1996	
P ⁴ Длина (L)	19,0 al	19,0–19,2	17,8–22,9	21,3–24,0
M ¹ Длина (L)	12,6	12,2	11,7–15,3	13,2–16,5

Таблица 7. Промеры некоторых нижних зубов *Canis* sp. из Хапрковского карьера, слепок, коллекция ГГМ

Table 7. Measurements of *Canis* sp. lower teeth from Khapry sand pit, cast, collection of GGM

Промеры, мм Зуб	Слепок, коллекция ГГМ	
M ₁ Длина (L)	22,4	23,2
Ширина (W)	8,0	9,0
M ₂ Длина (L)	9,7	10,2
Ширина (W)	6,3	7,4

З а м е ч а н и я . Доплейстоценовые *Canis* s. str. в Евразии встречаются редко и изучены слабо. Наиболее ранняя находка примитивной формы *Canis* aff. *etruscus* отмечается в Азии в отложениях, датированных 3 млн лет. Сходные формы известны из нескольких плиоценовых местонахождений в Китае (Tedford, Qiu, 1991), в куруксайской фауне Южного Таджикистана (Sotnikova et al., 1997) и в составе «илийской» фауны Казахстана из ур. Актогай (Кожамкулова, 1981). Современное изучение морфологии этих канид указывает на существование в позднем плиоцене Азии примитивного *Canis*, по размерам близкого к группе видов *C. palmidens*, *C. etruscus*, *C. arnensis*. В Европе *Canis* этого размера появляется в конце плиоцена на уровне фауны Сенез. Он известен из местонахождений Сенез (Франция), Коста сан Джакомо (Италия) и Сливница (Болгария; Spassov, 1997, 2000). Из Сенеза описан *C. senezensis* (Martin, 1973), самостоятельность которого подвергается сомнению (Rook, Torre, 1996). Анализ хапрковского материала показал, что в самом конце плиоцена в Европе, по-видимому, существовал *Canis*, отличный от раннеплейстоценовых *C. etruscus* и *C. arnensis* и более продвинутый относительно плиоценовой формы из Куруксая. По размерам и по некоторым зубным признакам он близок к *C. senezensis* (Сотникова и др., 2002).

Считается, что появление волко- и койотоподобных *Canis* (*C. etruscus* и *C. arnensis*) в Европе произошло на границе плио-плейстоцена. Долгое время “*Canis*-event” являлся маркером для начала плейстоцена в Западной Европе (Azzaroli, 1983; Torre et al., 1992). Однако присутствие *Canis* в нескольких европейских позднеплиоценовых местонахождениях указывает на более широкий стратиграфический диапазон этого рода.

М а т е р и а л . Фрагмент левой верхнечелюстной кости с M^1 - M^2 и частично разрушенным P^4 (РОМК, № Л-178); Ливенцовка; фрагмент правой ветви нижней челюсти с P_4 - M_2 (слепок, коллекция ГГМ, б/№); фрагмент левой ветви нижней челюсти с M_1 - M_2 (слепок, коллекция ГГМ, б/№); Хапры; хапровские слои.

Семейство Mustelidae Fischer von Waldheim, 1817

Подсемейство Lutrinae Bonaparte, 1838

Род *Lutra* Brunnich, 1772

Lutra sp.

Lutra sp.: Байгушева, 1971, с. 11; Сотникова и др., 2002, с. 77.

О п и с а н и е . Горизонтальная ветвь нижней челюсти низкая, ее глубина под M_1 не превышает длину нижнего хищного зуба M_1 .

Р а з м е р ы в м м . Высота тела нижней челюсти за M_1 — 12,9, ее толщина (там же) — 7,1. Длина M_1 около 13,0.

С р а в н е н и е . Малая высота челюсти сближает экземпляр РОМК, № Л-1350 с таковыми у *Lutrini*. Размеры и форма находки попадают в пределы изменчивости челюстей у представителей рода *Lutra*.

З а м е ч а н и я . Малая глубина челюсти экз. РОМК, № Л-1350 отличает ее от таковых у ископаемых *Aonyxini*. Массивные пропорции нижней челюсти, большая величина корня M_2 и его более лингвальное положение в челюсти отличают этот образец от экземпляра АМЗ, № Л-2034 из Ливенцовского карьера, принадлежащего *Pannonictis*.

Находки остатков выдр в плиоценовых отложениях Европы очень редки и представлены фрагментарным материалом. Ранне- и средневиллафранкские находки *Lutra* отмечаются в местонахождениях Перрье-Этуэр и Брессе, Сен-Валье и Кишланга. Азиатские находки *Lutra* известны из верхнего плиоцена Индии и Китая. Несмотря на то, что данных об ископаемых *Lutra* относительно мало, они, по-видимому, были обычными элементами в позднеплиоценовых фаунах Евразии (Сотникова и др., 2002).

М а т е р и а л . Неполная левая ветвь нижней челюсти с альвеолами заднего корня M_1 и M_2 (РОМК, № Л-1350); Ливенцовский карьер; хапровская толща.

Подсемейство Galictinae Reig, 1957

Род *Pannonictis* Kormos, 1931

Pannonictis nestii (Martelli, 1906)

Фототабл. I, фиг. 3–4

Proputorius nestii: Martelli, 1906, p. 595

Meles sp.: Байгушева, 1971, с. 11, табл. 1, фиг. 4.

Pannonictis nestii: Сотникова и др., 2002, с. 78.

Г о л о т и п — Музей геологии и палеонтологии университета Флоренции (Италия), IGF, № 916, фрагмент нижней челюсти с P_3 - M_2 ; Италия, Верхнее Вальдарно; плиоцен, виллафранк.

О п и с а н и е. Череп обладает короткой роstralной частью, сильно расширенной в области скуловых отростков максиллы. Верхние клыки имеют характерную борозду на переднебоковой стороне коронки. Над передней частью P^4 расположено крупное подглазничное отверстие. Верхний резцовый ряд слабо изогнут. I^3 крупный с высокой коронкой, отделен от клыка диастемой. C^1 обладает сильно развитым медиальным цингулумом и уплощенной передней стороной коронки, на которой заметна продольная борозда.

По расположению альвеол видно, что однокорневой редуцированный P^1 посажен в челюсти близко к медиальной стороне клыка, а между двухкорневыми P^2 и P^3 диастема отсутствует. P^4 с протоконовым корнем, выступающим немного впереди параконowego корня, с маленьким гипоконом и хорошо развитыми лингвальным и латеральным цингулумами (табл. 8). Судя по альвеоле, M^1 имел редуцированный раздвоенный задне-наружный корень.

Нижняя челюсть невысокая и массивная, с двумя ментальными отверстиями и массетерной ямкой, задний край которой достигает уровня альвеолы M_1 . Угловой отросток короткий и массивный. Нижний зубной ряд относительно прямой, а длина нижних премоляров практически равна длине моляров (табл. 9). P_2 и P_3 двухкорневые, P_4 без дополнительных бугорков и цингулума. Судя по альвеолам, M_1 относительно крупный, а M_2 однокорневой.

Р а з м е р ы в мм. Длина диастемы между I^3 и C^1 — 1,5. Остальные промеры см. в таблицах 8–9.

С р а в н е н и е. Развитие медиального цингулума и уплощенная передняя сторона коронки C^1 с продольной бороздой сходны с таковыми у голотипа *P. pliocaenica*, у *P. pliocaenica* из Этулии, а также на черепях *P. pilgrimi* из Виллани в Венгрии и *P. nestii* из Петрафитта в Италии. От *P. pliocaenica* и *P. pachygnatha* ливенцовская форма отличается мелкими размерами и массивным основанием восходящей ветви нижней челюсти. Эти признаки сближают ее с *P. nestii* и *P. pilgrimi* (Сотникова и др., 2002). Фрагмент черепа и мандибула из Ливенцовки по размерам и морфологическим характеристикам соответствуют *P. nestii* из Петрафитта и Верхнего Вальдарно.

З а м е ч а н и я. *Pannonictis* из хапровских песков сходен с другими Galictinae пропорциями лицевой части черепа и характерной расширенностью в области скуловых отростков максиллы. Подобно другим Galictinae, находка из Ливенцовки обладает коротким и массивным угловым отростком нижней челюсти, относительно прямым нижним зубным рядом, а также практически равной длиной рядов премоляров и моляров (табл. 9). Galictinae хорошо известны из плиоценовых и плейстоценовых отложений Евразии и представлены двумя родами — *Pannonictis* и *Enchydrictis* (Сотникова и др., 2002). По размерам и морфологии зубов *Pannonictis* хапровского комплекса близка к *E. ardea* (длина P^4 = 10,4 мм; длина M_1 = 11,6 мм), но отличается от нее более высокой и толстой максиллой в области заднего корня M^1 . Она крупнее *E. ardea* из Сен-Валье по высоте максиллы над P^4 , по длине I^3 - P^4 , по высоте коронки I^3 и по величине мандибулы (табл. 9).

В Европе *Pannonictis* представлены двумя видами — *P. pilgrimi* и *P. nestii*, хотя некоторые исследователи считают эти формы синонимами. Эти виды периоди-

чески помещаются то в род *Pannonictis* и рассматриваются отдельно от *E. ardea*, то в род *Enchydrictis* и сводятся в синонимию *E. ardea*. Эти формы имеют близкие размеры зубов, которые находятся в пределах изменчивости одного вида (Viret, 1954; Schaub, 1949). Однако *E. ardea* может быть отделена от близких по размерам Galictinae по малой ширине восходящей ветви нижней челюсти и укороченной роstralной и уплощенной фронтальной областям черепа, а также по ряду характеристик черепа (Сотникова и др., 2002).

Таблица 8. Сравнение промеров верхних зубов *Pannonictis nestii* и *Enchydrictis ardea*.

* — промеры по рис. 2 из Rook, 1995; ** — Сотникова и др., 2002; al — альвеолярная длина

Table 8. The comparison of *Pannonictis nestii* and *Enchydrictis ardea* upper teeth measurements.

* — measurements by pic. 2 from Rook, 1995; ** — Sotnikova et al., 2002; al — alveolar length

Промеры, мм		<i>Pannonictis nestii</i>		<i>E. ardea</i>
		Ливенцовка	Петрафитта; Rook, 1995	Сен-Валье**
		РОМК, № Л-1327	№ 1749	OSV 150
I ³	Длина	4,5	—	4,0
	Ширина	3,5 al	—	3,3 al
	Высота	8,2 al	—	6,5 al
C ¹	Длина	7,3	—	6,8
	Ширина	5,8 al	—	5,1 al
P ¹ длина		1,0	3,2	1,5
P ² длина		4,6 al	4,4	4,4 al
P ³ длина		6,5	6,6	6,4
P ⁴ длина		10,8 al	10,4	10,2 al
Длина I ³ -P ⁴		36,8	—	31,9
Длина C ¹ -P ⁴		30,1	30,2*	26,8
Длина P ² -P ⁴		22,0	24,3*	21,0

Таблица 9. Промеры нижних челюстей и зубов *Pannonictis nestii*. * — промеры взяты из Rook, 1995; ** — промеры по рис. 3 из Rook, 1995; *** — Сотникова и др., 2002

Table 9. Measurements of *Pannonictis nestii* mandibles and teeth. * — measurements were taken from Rook, 1995; ** — measurements by pic. 3 from Rook, 1995; *** — Sotnikova et al., 2002

Промеры, мм	<i>Pannonictis nestii</i>					
	Ливенцовка		В. Вальдарно***		Петрафитта*	
	РОМК, № Л-2034		IGF 916, тип		№ 1750	
	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
P ₂	4,2 al	—	—	—	—	2,6
P ₃	6,5 al	—	6,4	3,5	6,2	3,6
P ₄	7,5	—	6,7	3,5	6,8	3,6
M ₁	13,5 al	—	12,4	5,0	12,5	5,2
M ₂	3,3 al	—	3,8	3,9	3,2	3,3
Длина P ₂ -M ₁	30,0 al		27,0 al		29,0**	
Длина P ₂ -M ₂	34,0 al		30,4 al		32,0**	
Длина P ₂ -P ₄	17,2 al		15,0 al		15,5**	
Длина M ₁ -M ₂	17,3 al		15,8 al		16,1**	
Тело нижней челюсти высота/ширина под M ₁	15,1/7,1		14,8/6,3*		14,5/7,0	
Длина от P ₂ до конца кондилоидного отростка	60,2		—		63,2**	

Распространение. Европа; средний плиоцен — низы среднего плейстоцена.

Материал. Фрагмент левой половины передней части черепа с I^3 , частично разрушенным C^1 и P^4 , сохранились альвеолы P^1 - P^3 и M^1 (ПОМК, № Л-1327); правая ветвь нижней челюсти с P_4 и альвеолами P_2 - M_2 (ПОМК, № Л-2034, ныне колл. АМЗ); Ливенцовский карьер; хапровские слои.

Семейство Hyaenidae Gray, 1869

Подсемейство Hyaeninae Gray, 1869

Род *Pliocrocota* Kretzoi, 1938

Pliocrocota perrieri (Croizet et Jobert, 1928)

Фототабл. II, фиг. 1–6

Hyaena perrieri: Croizet, Jobert, 1928, p. 178, pl. II, fig. 3.

Hyaena sp.: Громов, 1948, с. 45.

Crocota sp.: Байгушева, 1971, с. 12; Алексеева, 1977а, с. 78.

Pliocrocota perrieri: Сотникова и др., 2002, с. 81.

Голотип — Национальный музей естественной истории, Париж, коллекция Croizet, № 834, левая ветвь нижней челюсти с C_1 и M_1 ; Франция, Перрье, Пюи-де-Дом; средний плиоцен, нижний виллафранк.

Описание. Размеры средние. Клыки и нижние премоляры массивные. P_1 отсутствует. Передние бугорки на премолярах развиты слабо, смещены лингвально. Добавочные бугорки на P_2 - P_3 слабо отделены от цингулума.

Размеры. Промеры см. в таблице 10.

Сравнение. Размеры и основные морфологические показатели гиены из хапровских слоев находятся в пределах изменчивости *P. perrieri* (табл. 10). В отличие от *P. pyrenaica* (Deperet) она имеет относительно массивные премоляры со слабо отделенными от цингулума добавочными бугорками.

Замечания. Из плиоцена Евразии известно два вида гиен сходного размера — виллафранкская *P. perrieri* и русцинийская *P. pyrenaica* (Howell, Petter, 1980; Qiu, 1987a). Ряд ученых считают их синонимами (Werdelin, Solounias, 1991). По данным Сотниковой (Сотникова и др., 2002), нижние предкоренные зубы, особенно dp_4 , у *P. pyrenaica* и *P. perrieri* хорошо различаются. *P. perrieri* имеет ряд продвинутых признаков по сравнению с русцинийской гиеной: на нижних премолярах цингулум соединен с задним дополнительным бугорком, передняя часть коронок премоляров расширена лабиально, на dp_4 метаконид редуцирован, а на M_1 он почти всегда отсутствует (Kurten, Crusafont, 1977; Сотникова и др., 2002). На основании этих данных мы рассматриваем *P. perrieri* и *P. pyrenaica* как отдельные виды.

Распространение. Евразия, средний плиоцен — нижний плейстоцен.

Материал. Неполная правая ветвь нижней челюсти с альвеолой P_3 и с P_2 (ГИН, № 301/10); ст. Морская; частично разрушенная левая ветвь нижней челюсти с P_3 - P_4 (ПОМК, № Л-1512); левый P_3 (ПОМК, № Л-674); Ливенцовский карьер; правый P_2 (ГИН, № 300/58); ст. Хапры; хапровские слои.

Таблица 10. Сравнение промеров нижних зубов *Plioscocuta perrieri* и *Pachysocuta brevirostris*. Данные по Howell, Petter, 1982; Сотникова, 1989 — раннеплейстоценовые находки из Налайхи, Засухино, Лахути, Тамани и Волги (коллекция ГИН); * — Сотникова и др., 2002

Table 10. The comparison of *Plioscocuta perrieri* and *Pachysocuta brevirostris* lower teeth measurements. Data by Howell, Petter, 1982; Sotnikova, 1989 — Early Pleistocene finds from Nalaikha, Zasukhino, Lakhuti, Taman and Volga regions (collection od GIN); * — Sotnikova et al., 2002

Промеры, мм	<i>Plioscocuta perrieri</i>							<i>Pachysocuta brevirostris</i>						
	Хапры № 300/58	Морская № 301/10	Ливенцовка		Западная Европа; Howell, Petter, 1982		Куруксай*		Ливенцовка	Западная Европа; Howell, Petter, 1982		Азия*; коллекция ГИН		
			РОМК, № Л-1512	АМЗ, № ОП 674	n	min-max	n	min-max		n	min-max	n	min-max	
P ₂ Длина	–	16,0	–	–	14	14,0–17,7	3	12,4–16,4	РОМК, № Л-231 dex sin	19,1 19,2	4	18,0–19,0	4	18,6–19,4
Ширина	–	9,9	–	–	13	9,3–12,2	2	9,8–10,5	13,0 13,4	13,0 13,4	4	12,3–14,5	4	13,2–14,5
P ₃ Длина	20,4	–	21,2	–	16	19,5–22,9	6	19,5–21,5	23,0 23,6	23,0 23,6	6	22,5–26,0	5	22,4–25,9
Ширина	14,3	–	15,0	–	13	13,3–16,6	4	13,3–16,6	16,8 17,2	16,8 17,2	4	15,6–19,0	4	17,3–18,9
P ₄ Длина	–	–	22,8	23,9	19	21,4–25,5	7	20,4–23,9	25,3 25,0	25,3 25,0	7	25,5–28,1	5	25,7–26,7
Ширина	–	–	15,0	13,4	16	11,8–16,1	4	13,9–14,5	16,7 16,1	16,7 16,1	6	16,2–17,8	5	15,5–18,9
Длина	–	–	–	–	22	23,4–26,9	6	23,7–26,3	27,8 28,2	27,8 28,2	4	27,5–31,2	4	27,7–30,0
Ширина	–	–	–	–	18	10,8–14,6	4	12,9–13,2	15,1 14,8	15,1 14,8	4	13,2–15,0	3	14,9–15,4
Длина талонида	–	–	–	–	19	19,4–22,8	6	19,8–21,9	24,5 –	24,5 –	4	23,0–25,8	3	23,9–25,3

Род *Pachycrocuta* Kretzoi, 1938
Pachycrocuta brevirostris (Aymard, 1846)
Фототабл. II, фиг. 7

Hyæna brevirostris: Aymard, 1846, с. 153.

Crocota sp.: Байгушева, 1971, табл. 1, рис. 5, с. 12.

Pachycrocuta brevirostris: Сотникова и др., 2002, с. 82.

Г о л о т и п — Национальный музей естественной истории г. Париж (Франция), номер не указан, нижняя челюсть с зубами; Франция, Сензелье; нижний плейстоцен, верхний виллафранк.

О п и с а н и е. Горизонтальная ветвь нижней челюсти массивная, высокая. Нижние резцы и клыки крупные. P_2 имеет маленький передний и крупный задний дополнительные бугорки. P_3 массивнее P_4 . P_3 имеет маленький передний дополнительный бугорок, крупный задний и хорошо развитый переднебоковой цингулум. P_4 длиннее и уже, чем P_3 , его передний и задний дополнительные бугорки высокие и слабо отделены от главного. Хищнический зуб длинный, без метаконида, со слабо редуцированным двухбугорковым талонидом.

Р а з м е р ы в м м. Длина челюсти от альвеолы I_1 до углового отростка — 244,5, до сочленовного отростка — 232,0. Высота челюсти перед P_2 — 55,0, под M_1 — 60,0, между P_3 и P_4 — 48,0, толщина челюсти под P_3 — 29,1. Альвеолярная длина I_1 — 8,3; I_2 — 10,9; I_3 — 15,2; C_1 — 28,5. Остальные промеры см. в таблице 10.

С р а в н е н и е. Размеры и массивность нижней челюсти экз. РОМК, № Л-231 из Ливенцовского карьера соответствуют данным по *P. brevirostris* из раннего плейстоцена Македонии (Kurten, Garevski, 1989). Размеры P_2 на рассматриваемом экземпляре сходны с размерами таковых у *P. brevirostris* (табл. 10). Наличие дополнительных бугорков на переднебоковом цингулуме P_3 челюсти из Ливенцовки отличает эту форму гиены от *P. brevirostris* из азиатских и большинства европейских местонахождений (ранний–средний плейстоцен), у которых этот признак отсутствует. По данному признаку крупная гиена из Ливенцовского карьера сходна с *P. brevirostris* из верхневиллафранкского греческого местонахождения Аполлония 1 (Koufos, Kostopoulos, 1997b; Сотникова и др., 2002). От типового экземпляра *P. brevirostris* из Сензелье *Pachycrocuta* из Ливенцовки отличается меньшими размерами, присутствием переднего дополнительного бугорка на P_2 и более редуцированным P_4 .

По размерам и высокому индексу P_4 хапровская форма близка к *P. brevirostris licenti* (Rei) из плиоцена Китая (Qiu, 1987a), но выглядит более продвинутой благодаря присутствию двухбугоркового талонида. *P. brevirostris licenti* имеет трехбугорковый талонид и короткий P_4 , что отличает ее от европейских форм.

З а м е ч а н и я. Характеристиками *P. brevirostris* считаются крупные размеры, массивные зубы, широкие премоляры, хорошо развитый передний дополнительный бугорок на P_4 , M_1 длиннее P_4 , с редуцированным двухбугорковым талонидом и без метаконида (Howell, Petter, 1980). Данные характеристики отличают эту крупную гиену от типичных для позднего плиоцена *Pliocrocuta perrieri*.

P. brevirostris из Ливенцовки близка к виллафранкским формам по таким признакам, как наличие передних бугорков на P_2 и P_3 и умеренно редуцированного талонида с двумя бугорками, а по степени редукции P_4 она сходна с *P. brevirostris licenti* из плиоцена Китая.

По наблюдению Сотниковой, у *P. brevirostris* из фаун конца раннего и среднего плейстоцена преобладает M_1 с одним бугорком на талониде, в то время как у виллафранкских форм чаще встречается двухбугорковый талонид. Увеличение робустности премоляров, отсутствие передних дополнительных бугорков на P_2 и P_3 , редукция талонида и сокращение количества бугорков на нем, а также отсутствие метаконида на M_1 у плио-плейстоценовых гиен, вероятно, являются продвинутыми признаками (Сотникова и др., 2002).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Евразия; ? верхний плиоцен — нижний плейстоцен.

М а т е р и а л . Нижняя челюсть с двумя рядами щечных зубов (РОМК, № Л-231); Ливенцовский карьер; хапровские слои.

Семейство Felidae Gray, 1821
Подсемейство Felinae Gray, 1821
Род *Lynx* Kerr, 1792
Lynx issiodorensis (Croizet et Jobert, 1828)
Фототабл. III, фиг. 2

Felis issiodorensis: Croizet, Jobert, 1828, p. 198, pl. III, fig. 1.

Lynx sp.: Байгушева, 1971, с. 11.

Lynx issiodorensis: Сотникова и др., 2002, с. 83.

Г о л о т и п . Национальный музей естественной истории, Париж (Франция), LP № 150, нижняя челюсть с зубами; Франция, Перрье; нижний виллафранк, средний плиоцен.

О п и с а н и е . Крупный верхний клык с двойной достаточно глубокой бороздой на передне-лабиальной стороне коронки. Имеются передний и задний отчетливые острые гребни.

Р а з м е р ы . См. в таблице 11.

Таблица 11. Сравнение промеров C^1 *Lynx issiodorensis* из различных местонахождений европейского виллафранка

Table 11. The comparison of *Lynx issiodorensis* C^1 measurements from some localities of European Villafranchian

C^1	<i>Lynx issiodorensis</i>	
Промеры, мм	Ливенцовка; РОМК, № Л-169	Kurten, Crusafont, 1977
Длина (L)	11,5	8,5–10,5
Ширина (W)	8,4	6,5–8,4

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я . Клык имеет характерную для *Lynx* двойную борозду на передне-лабиальной стороне коронки. Длина зуба немного превышает пределы вариаций, приведенные для *L. issiodorensis* (Kurten, Crusafont, 1977), а ширина находится в пределах этих размеров (табл. 11). Клык из Ливенцовки крупнее таковых у *L. lynx* L.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Евразия; средний–верхний плиоцен.

М а т е р и а л . Правый верхний клык (РОМК, № Л-169); Ливенцовский карьер; хапровские слои.

Род *Acinonyx* Brookes, 1828*Acinonyx* sp.

Фототабл. III, фиг. 1

Acinonyx pardinensis: Сотникова и др., 2002, с. 83.

О п и с а н и е . Плечевая кость средних размеров со стройным, относительно ровным диафизом. Нижний суставной блок слабо вытянут в боковом направлении. Надмыщелковое отверстие овальное, его длина в 2 раза превышает его ширину.

Р а з м е р ы . См. в таблице 12.

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я . Размеры кости меньше, чем у *Homotherium*, *Megantereon* и *Panthera gombaszoegensis*. Находка из Ливенцовки по размерам и степени выраженности гребней сходна с *Panthera pardus*, но отличается большим медио-латеральным сжатием тела кости и более вертикально расположенным энтепикондиллярным отверстием. Относительно стройные пропорции сближают ливенцовскую форму с гепардами, а ее размеры близки к таковым у *Acinonyx pardinensis*, *Miracinonyx inexpectatus* и *M. trumani* (Van Valkenburgh et al., 1990). Форма суставного блока, форма сечения диафиза, выраженность энтепикондиллярного отверстия сближают плечевую кость из Ливенцовского карьера с таковой у представителей *Acinonyx*. Современный *A. jubatus* мельче ископаемой формы. В целом, дистальный конец плечевой кости из хапровских слоев немного крупнее, чем у *A. pardinensis* (табл. 12).

Таблица 12. Сравнение промеров плечевых костей *Acinonyx* (данные в скобках — вычисленные)

Table 12. The comparison of some *Acinonyx* humerus (data in square bracket are calculated)

Humerus	<i>Acinonyx</i> sp.	<i>Acinonyx pardinensis</i>	<i>Acinonyx jubatus</i>
Промеры, мм	Ливенцовка; АМЗ, № ОП-1734	Западная Европа; Bonifay, 1971; Kurten, Crusafont, 1977	колл. Зоомузея МГУ; рецентный
Длина максимальная	[240–250]	237,0–269,0	
Медиолатеральный диаметр диафиза, минимальный	19,0	18,1–21,5	15,2
Ширина нижней артикулярной фасетки	42,3	35,6–42,8	28,8

Для среднего и позднего плиоцена Евразии был характерен один вид гепарда *A. pardinensis*. Сходные размеры кости и возраст хапровской фауны позволяют предположить принадлежность формы из Ливенцовки к этому виду. Однако недостаточность данных делает невозможным точное определение.

М а т е р и а л . Дистальная часть левой плечевой кости (АМЗ, № ОП-1734); Ливенцовский карьер; хапровские слои.

Подсемейство Machairodontinae Gill, 1872

Род *Homotherium* Fabrini, 1890

Homotherium crenatidens (Fabrini, 1890)

Фототабл. III, фиг. 3–5

Megantherion crenatidens: Fabrini, 1890, p. 121, pl. VI, fig. 3.

Machairodus sp.: Байгушева, 1971, с. 12, табл. 1, фиг. 6.

Homotherium crenatidens: Сотникова и др., 2002, с. 84.

Г о л о т и п — Музей геологии и палеонтологии университета Флоренции (Италия), левый верхний клык; Италия, Верхнее Вальдарно; плиоцен, виллафранк.

О п и с а н и е. Верхний клык уплощенный, с зазубренными краями. Нижняя челюсть крупная. Симфизная часть глубокая; развиты подбородочный выступ и подбородочный гребень. Подбородочных отверстий три, из них два крупных. Они расположены под диастемой C_1 - P_3 и под P_3 . Третье маленькое отверстие находится над первым из них. Клык плотно примыкает к резцам, имеет два зазубренных кия.

Все зубы зазубрены. Премоляры значительно редуцированы. P_3 с одним корнем, отделен от P_4 диастемой. Передний и задний гребни главного бугорка на P_3 зазубрены. Передний дополнительный бугорок на P_3 образован цингулумом, задний выражен более отчетливо и хорошо отделен от главного. Базальный воротничок сзади хорошо прослеживается на латеральной стороне коронки. Коронка P_3 имеет отчетливый задний наклон. P_4 четырехбугорковый, все бугорки несколько отклонены назад. Первый бугорок заметно отделен от остальных. Четвертый маленький, переходит на задне-лингвальной стороне зуба в цингулум. Остальные бугорки стерты. Видимая часть корней на $1/3$ сросшаяся. Задняя часть коронки P_4 в зубном ряду перекрывается с параконидом M_1 . M_1 крупный, без следов талонида и метаконида.

Р а з м е р ы в м м. Продольный диаметр C^1 — 27,0, поперечный диаметр — 12,5. Длина ряда C_1 - M_1 — 129,0. Диастема C_1 - P_3 — 37,0. Длина диастемы P_3 - P_4 — 2,5. Остальные промеры см. в таблице 13.

С р а в н е н и е и **з а м е ч а н и я**. Размеры нижней челюсти находятся в пределах изменчивости *Homotherium crenatidens*. Длина ряда C_1 - M_1 близка таковой у наиболее крупного гомотерия из Рокка-Нейры ($L C_1$ - M_1 = 132,0 мм; Bonis, 1976). Экземпляр из Ливенцовского карьера крупнее таковых *Homotherium davitasvilii* Vekua из Квабеби (Грузия) и *H. cf. davitasvilii* из Удунги (Забайкалье).

В настоящее время почти все плио-плейстоценовые европейские виды *Homotherium* рассматриваются как синонимы *H. crenatidens*. Различия между ранее выделенным *H. nestianum* Fabrini и *H. crenatidens* являются результатом индивидуальной изменчивости в рамках одного вида гомотериев и полового диморфизма. Некоторые азиатские формы очень близки европейским и часто рассматриваются в рамках вида *H. crenatidens* (Сотникова, 1989).

В Западной Европе наиболее информативные находки плиоценовых гомотериев известны из среднего виллафранка, в то время как ранневиллафранкские экземпляры редки. Более древние *H. cf. crenatidens* представлены в фауне Одесских катакомб (Украина, конец MN 15), и *H. davitasvilii* в Квабеби (Грузия, MN 16; Веква, 1972). Гомотерии из этих местонахождений отличаются в среднем меньшими размерами и имеют слабо редуцированный P_3 , а также M_1 ненамного длиннее,

чем P_4 . Такие же признаки наблюдаются у *H. cf. davitasvilii* из Удунги (Забайкалье, MN 16a).

Таблица 13. Сравнение промеров нижних зубов некоторых находок виллафранкских *Homotherium*. Промеры из: 1 — Ficarelli, 1979; 2 — Ballesio, 1963; 3 — Bonis, 1976; 4 — АМЗ, № ОП-1684; 5 — Bolomey, 1965; 6 — ПИН, 3120/344; 7 — коллекция ОГУ; 8 — Веква, 1972; 9 — Сотникова и др., 2002

Table 13. The comparison of some Villafranchian *Homotherium* lower teeth measurements. Data from: 1 — Ficarelli, 1979; 2 — Ballesio, 1963; 3 — Bonis, 1976; 4 — АМЗ, № ОП-1684; 5 — Bolomey, 1965; 6 — PIN, 3120/344; 7 — collection of Odessa National university; 8 — Vekua, 1972; 9 — Sotnikova et al., 2002

Зона по млекопи- тающим	Местонахож- дение	Условные обозначения	P_3		P_4		M_1	
			L	W	L	W	L	W
MNQ 18	Верхнее Вальдарно ¹	V	7,9	4,5	20,4	9,2	31,5	12,7
			9,5	5,5	—	—	31,0	13,1
			12,0	6,4	23,5	10,4	33,5	13,4
			—	—	22,5	10,4	30,0	13,4
			—	—	24,7	10,0	33,9	13,5
MN 17/18	Сенез ²	S	8,0	—	22,0	—	32,0	—
MN 17	Рокка Нейра ³	R	6,5	—	18,2	—	32,5	—
	Ливенцовка ⁴	L	10,0	—	24,7	—	35,4	—
	Гренгану ⁵	G	6,7	—	20,5	—	32,0	—
	Куруксай ⁶	T	8,0	—	21,5	—	29,9	—
MN 15/16	Одесские катакомбы ⁷	O	12,7	7,1	22,2	9,6	27,5	13,0
		O	13,3	7,7	23,7	10,3	28,3	12,2
		O	—	—	23,1	10,2	29,2	12,2
MN 16	Квабеби ⁸	K	9,0	—	20,0	—	26,0	—
	Удунга ⁹	K	—	—	21,0	—	25,0	—
		U	—	—	18,5	8,5	25,8	11,0

Анализ евроазиатского материала показывает, что изменчивость у гомотериев наблюдается в размерах черепа, верхнего клыка, величине диастемы C_1 - P_3 и степени развития P_3 . В большинстве случаев эти вариации, по-видимому, связаны с половым диморфизмом (Сотникова и др., 2002).

Эволюционные преобразования у гомотериев проявляются в упрощении структуры премоляров и тенденции к их редукции. Размеры и положение в челюсти P_3 очень изменчивы. Длина P_4 постепенно уменьшается относительно длины M_1 во времени. Этот признак позволяет разделить русцинийско-ранневиллафранкских и средне-поздневиллафранкских гомотериев (Сотникова и др., 2002). На основании этих данных гомотерий из Ливенцовки попадает во вторую группу (рис. 7).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Евразия; средний–верхний плиоцен.

М а т е р и а л. Фрагмент правого верхнего клыка (РОМК, № Л-78); правая ветвь нижней челюсти с C_1 и P_3 - M_1 , без резцов и восходящей ветви (АМЗ, № ОП-1684); Ливенцовский карьер; хапровские слои.

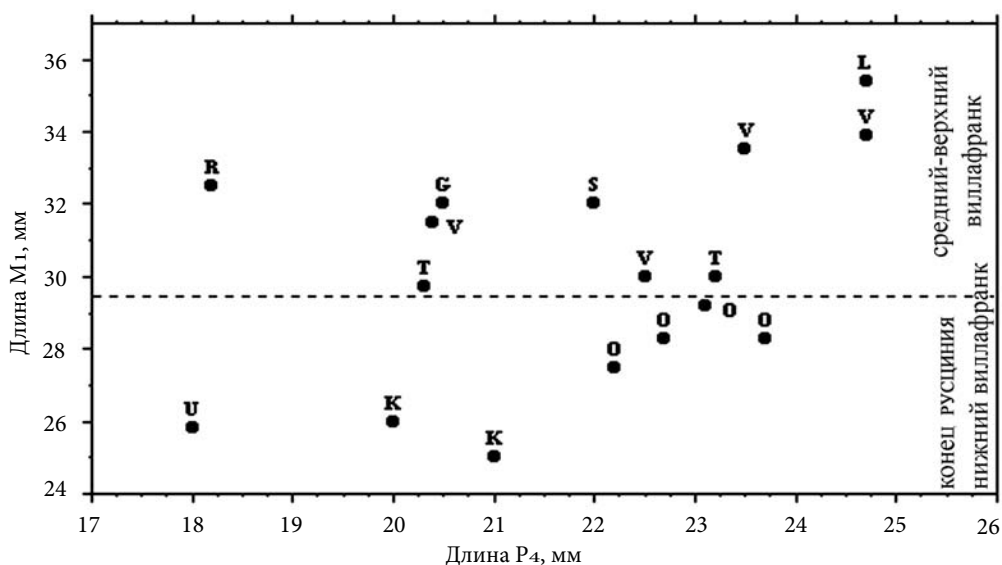


Рис. 7. Соотношение длин P_4 и M_1 у некоторых *Homotherium*. V — Верхнее Вальдарно; S — Сенез; R — Рокка Нейра; L — Ливенцовка; G — Гренгану; T — Куруксай; O — Одесские катакомбы; K — Квабеби; U — Удунга

Fig. 7. The ratio of P_4 and M_1 length of some *Homotherium* species. V — Upper Valdarno; S — Seneze; R — Rocca Neyra; L — Liventsovka; G — Grenganu; T — Kuruksay; O — Odessa carst; K — Kvabebi; U — Udunga

ОТРЯД PROBOSCIDEA Illiger, 1811
 Подотряд Elephantoida Osborn, 1921
 Семейство Gomphotheriidae Cabrera, 1929
 Род *Anancus* Aymard, 1859
Anancus arvernensis (Croizet et Jobert, 1828)

Mastodon arvernensis: Croizet, Jobert, 1828, p. 198.

Anancus arvernensis: Osborn, 1936, p. 223.

Л е к т о т и п — Национальный музей естественной истории, Париж, Франция; MNHN, № A.C. 1830, колл. Croizet et Jobert, фрагмент верхней челюсти с D^2 - D^3 ; Франция, Перрье, Пюи-де-Дом; средний плиоцен, нижний виллафранк.

О п и с а н и е. Размеры крупные. Верхние бивни длинные (до 2–3 м), почти прямые, несколько изогнуты в медиальном направлении. Постоянные бивни без эмали. Нижняя челюсть массивная, укороченная. Симфизный отдел нижней челюсти сравнительно короткий, короче длины зубного ряда. Срединная часть симфизного желобка расширена. Нижние бивни у взрослых особей отсутствуют. Коренные зубы с характерным чередованием рядов бугров. Эмаль гладкая, ее толщина достигает 5–8 мм. Для постоянных нижних и верхних коренных зубов характерно следующее количество рядов бугров: $M_1 \frac{4}{4}$ $M_2 \frac{4-5}{4-5}$ $M_3 \frac{5.5}{5.5-6.5}$ (Osborn,

1936; Алексеева, 1971a; Metz-Muller, 1996). В долинках между основными рядами бугров расположены дополнительные бугорки. У некоторых форм в долинках бугров может присутствовать цемент.

С р а в н е н и е . *Anancus arvernensis* сходен с примитивным индийским *A. perimensis* (Falconer et Cautley) в образовании шестого ряда бугров на верхних M^3 . Однако у *A. arvernensis* M^3 отличаются от зубов ананкуса из Индии меньшим развитием цемента в долинках бугров, большим смещением половинок рядов бугров по отношению друг к другу, а также наличием большего числа вторичных элементов коронки, особенно на ее наружной части.

Овернский мастодонт имеет сходное количество промежуточных бугров на внутренних половинах зуба со среднеплиоценовым *A. osiris* Aramburg (Arambourg, 1945). Но *A. arvernensis* отличается большей шириной M^3 , усложненным строением рядов, меньшей степенью наклона бугров к сагиттальной плоскости зуба, большим развитием вторичных элементов и наличием цемента.

Наличие промежуточных бугров на M_3 и более широкая коронка зуба отличает *A. arvernensis* от *A. properimensis* Osborn из верхнего миоцена Индии (Arambourg, 1945). От *A. sivalensis* из верхнего плиоцена Индии овернский мастодонт отличается меньшей выраженностью чередования бугров на зубах и большим количеством промежуточных бугорков. *A. petrocchii* (Coopmans) (нижний плиоцен, Ливия) отличается от *A. arvernensis* большим количеством дополнительных элементов в долинках основных бугров зубов. Зубы *A. arvernensis* крупнее и относительно длиннее таковых у *A. kenyensis* (Macinnes) из нижнего плиоцена Кении (Macinnes, 1942). Кроме того, *A. kenyensis* отличается наличием пяти рядов бугров на $M^2/2$. От *A. cuneatus* (Teilhard de Chardin et Trassart) (?нижний плиоцен, Китай) овернский мастодонт отличается меньшими размерами зубов, относительно широкими коронками, большей высотой бугров и большим количеством вторичных элементов коронки зуба. По сравнению с *A. kazakhstanicus* Aubekerova (Аубекерова, 1974a) из есекартканского местонахождения (юго-восточный Казахстан), *A. arvernensis* мельче, на коренных зубах имеет цемент, воротничковую бугристость и большее количество промежуточных бугорков.

З а м е ч а н и я . Часто все находки мастодонтов из виллафранкских местонахождений, учитывая общее сходство в строении зубов, относят к *A. arvernensis*. Однако о неоднородности *A. arvernensis* свидетельствуют особенности в морфологии структуры зубов и нижних челюстей у ранних и поздних форм. По-видимому, целесообразно разделить всех бугорчато-зубых мастодонтов, относимых ранее к *A. arvernensis* (или сходных с ними), на несколько подвидов. В пользу разделения ранних и поздних форм ананкусов высказывались К. Арамбур (Arambourg, 1945, 1979), Л. И. Алексеева (Алексеева, 1961, 1986) и другие исследователи. Уже утвердились такие подвиды, как *A. a. arvernensis*, *A. a. brevirostris*, *A. a. chilhiacensis*, *A. a. falconeri* и *A. a. sinensis*.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Евразия; верхний миоцен — нижний плейстоцен.

Anancus arvernensis alexeevae Bajguscheva, 1971

Фототабл. V, фиг. 1

Mastodon arvernensis: Хохловкина, 1940, с. 83; Громов, 1948, с. 44.*Anancus arvernensis*: Янькова, 1959, с. 46; Дуброво, 1963а, с. 158; Алексеева, 1965, с. 70; 1977а, с. 81.*Anancus alexeevae*: Байгушева, 1971, с. 14; 1984, с. 169; Алексеева, 1986, с. 59.

Г о л о т и п — РОМК, № Л-103; правая верхнечелюстная кость с M^2 и M^3 ; Северо-Восточное Приазовье, Ливенцовский карьер; верхний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е . Верхние зубы с большим числом дополнительных бугорков в первых двух долинках (conules, согласно номенклатуре Metz-Muller, 1996), их число колеблется от 2 до 5. Каждый ряд бугров четко разделен на две половины, смещенных относительно друг друга. Все зубы между буграми и в долинках имеют цемент. Вершины бугров направлены вперед и расходятся радиально по отношению к основанию коронки. Количество рядов бугров, образующих зуб, на M^2 — 4, на M^3 — 5, помимо переднего и заднего талонов (табл. 14). На M^3 передний талон хорошо развит и состоит из плотного ряда бугорков. На M^3 имеется тенденция к образованию шестого ряда бугров, что заключается в сильном развитии бугров заднего талона, которые приобретают свой отдельный корень (экз. РОМК, № Л-104). В каждом ряду имеется по 2–3 промежуточных бугра. Хорошо развита воротничковая бугристость на внутренних и наружных частях коронки.

Таблица 14. Промеры коренных зубов *Anancus arvernensis alexeevae* из местонахождений хапровского комплекса

Table 14. Measurements of *Anancus arvernensis alexeevae* molars from localities of Khapry complex

№	Параметры, мм	M^3	M_3
		min-M-max	min-M-max
1	Число рядов бугров (без талонов)	5–(5,14)–6	6
2	Длина коронки	175,0–(179,5)–188,0	199,0–(203,3)–210,0
3	Наибольшая ширина коронки	81,0–(83,7)–87,0	70,0–(76,1)–81,0
4	Наибольшая высота коронки	60,0–(64,0)–70,0	54,0–(56,7)–59,0
5	Толщина эмали	5,0–(6,2)–7,0	5,0–(6,6)–8,0
6	Индекс 3:2	46,0–(47,8)–52,5	35,9–(37,85)–39,5
7	Индекс 1:2	2,81–(2,97)–3,19	2,86–(2,95)–3,01

Нижние челюсти относительно некрупные, с коротким подбородочным отростком, опущенным вниз. На нижних челюстях бивней не обнаружено.

Коронка M_3 удлинённая. Вершины бугров направлены вперед. Имеется четкое чередование бугров. Количество рядов бугров (лофидов) на M_2 — 4, на M_3 — 6. Промежуточных и дополнительных бугорков гораздо меньше, чем на верхних зубах. Цемент развит на всех зубах.

Р а з м е р ы в м м . Высота челюсти позади альвеолы M_3 — 118,0–133,0. Расстояние от переднего наружного подбородочного отверстия до конца подбородочного отростка нижней челюсти — 80,0. Длина коронок нижних зубов: dp_3 — 46,0; dp_4 — 79,0; M_1 — 100,0; M_2 — 135,0; M_3 — 199,0–210,0. Толщина слоя

зубной эмали на вершине бугра — 10,0–13,0, а у основания до 3,2. Остальные размеры см. в таблице 14.

С р а в н е н и е . В зубной системе *Anancus* из Ливенцовки наблюдается значительное сходство с таковой у типичного овернского мастодонта из нижнеплиоценовых отложений Европы (Перрье, Тосканы, Тревокс, Сполето, Косякино и др.). Однако по сравнению с типовым подвигом *A. a. arvernensis* нижние челюсти мастодонта из Ливенцовки менее массивны. Кроме того, на M^3 *Anancus a. alexeevae*, в отличие от *A. a. arvernensis*, наблюдается тенденция к образованию шестого ряда бугров. У мастодонта хاپровского комплекса высота челюсти позади альвеолы M_3 , размеры зубов, длина подбородочного отростка гораздо меньше (рис. 8, 9), чем у *A. a. arvernensis* и *A. a. brevirostris* (Gervais et Serres) из Монпелье. Отличие ананкуса Алексеевой от этих форм заключается также в увеличении числа дополнительных бугорков и наличии хорошо выраженного цемента (Алексеева, 1965, 1986). Отсутствие молочной смены бивней на нижних челюстях также отличает эту форму от типового подвида.

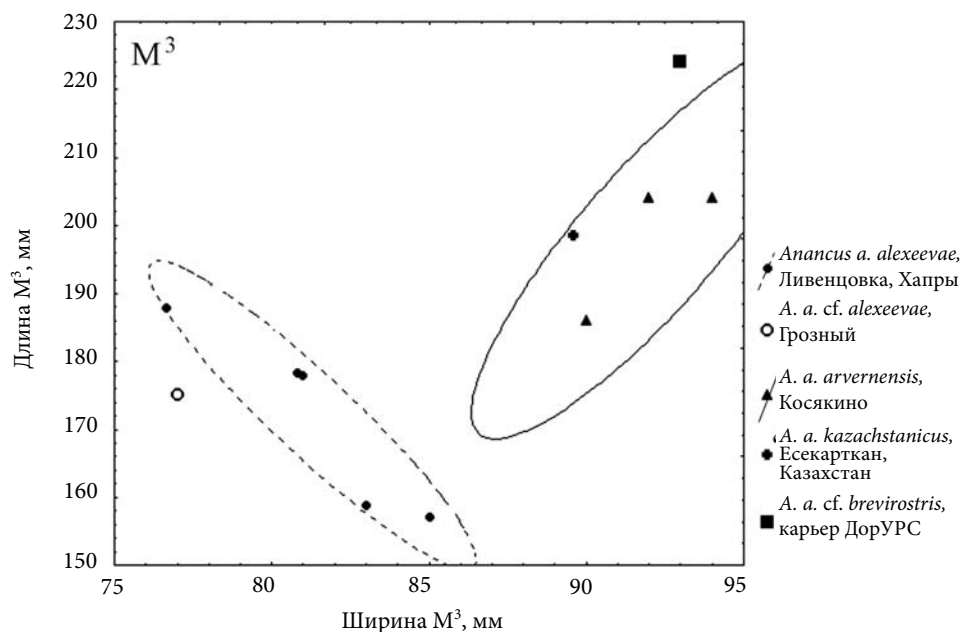


Рис. 8. Соотношение параметров M^3 некоторых подвигов *Anancus arvernensis* (Croizet et Jobert)

Fig. 8. The ratio of M^3 parameters of some *Anancus arvernensis* subspecies (Croizet et Jobert)

Передний талон M^3 у мастодонта хайровского комплекса по степени развития и строению сходен с таковым у *A. a. sinensis* Horwood (русский, Китай). Но зубы *Anancus* из Китая более узкие и крупные. От *A. a. sinensis* мастодонт из Ливенцовки отличается в большей степени развитыми вторичными элементами, большей высотой бугров, меньшими размерами и относительно широкими зубами.

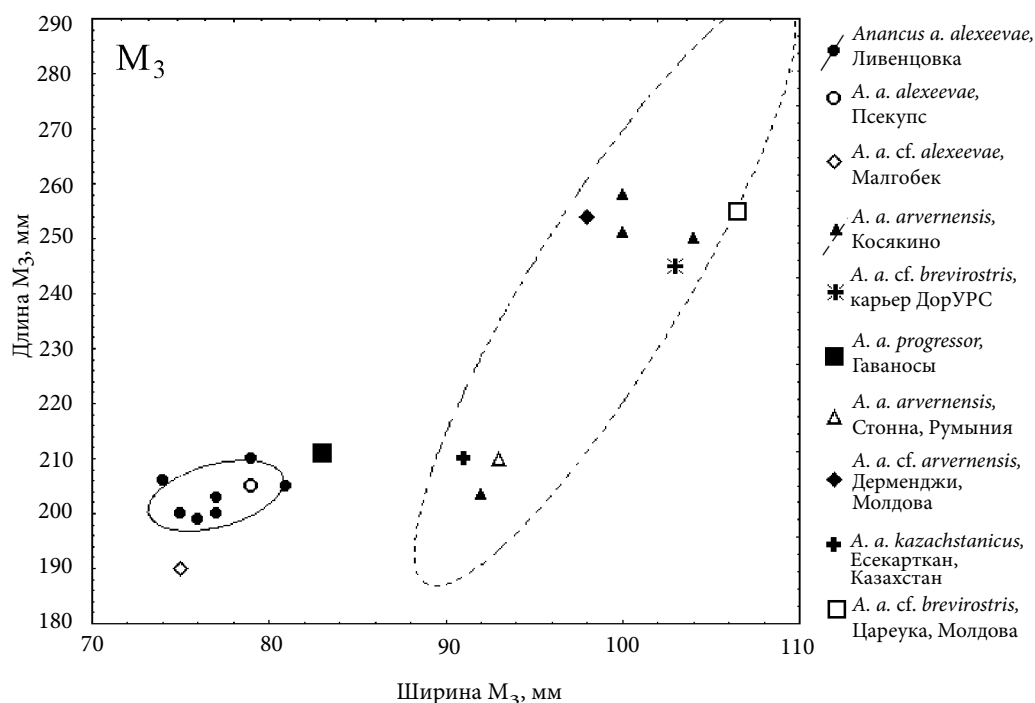


Рис. 9. Соотношение параметров М₃ некоторых подвигов *Anancus arvernensis* (Croizet et Jobert)

Fig. 9. The ratio of М₃ parameters of some *Anancus arvernensis* subspecies (Croizet et Jobert)

A. a. alexeevae крупнее *A. a. chilhiacensis* Boeuf (Boeuf, 1992) из Шилака (нижний плейстоцен, Франция) и *A. a. falconeri* Osborn (верхний плиоцен, Великобритания). Мастоdont из халпровских слоев имеет меньшее количество дополнительных бугорков в промежуточных долинах М³.

З а м е ч а н и я . Целый ряд признаков позволяет говорить о самостоятельности *A. a. alexeevae*: меньшая массивность, длина и ширина нижней челюсти, большая опущенность вниз подбородочного отростка, тенденция к образованию шестого ряда бугров на М³, мелкие размеры зубов, хорошо выраженные вторичные образования — дополнительные бугорки в передних двух поперечных долинах М³ и воротничка, развитие цемента.

Не исключено, что к *A. a. alexeevae* могут быть отнесены находки из ряда позднелистоценовых и раннелистоценовых местонахождений Северного Кавказа — Псекупс (станция Саратовская), Малгобек (Моздок), Ляпино (Мариуполь) (Байгушева, 1971), Саблия, а также Югославии — Веленье (Алексеева, 1986). Челюсть *A. arvernensis* с М₁-М₂ из карьера Цимбал (Таманский полуостров; Дуброво, 1963б), возможно, также принадлежит этому таксону.

В средне- и верхнелистоценовых местонахождениях Европы и сопредельных территорий находки остатков *Anancus* нередки: *A. arvernensis* ssp. из Юкари-Зогютону (Турция; Becker-Platen et al., 1975), *A. arvernensis* из Этүэр, Виалетт,

Рокка Нейра, Виллароя, Пардин, Оливолы, Сен-Валье, Вальдарно (Франция), Сесклон, Полилаккос (Греция; Koufos, Kostopoulos, 1997a), *A. a. chilhiacensis* из Шилака (Франция, Voeuf, 1992) и Eastern Scheld Estuary (Нидерланды; Van Essen, Mol, 1996). На территории Британских островов в позднем плиоцене обитал *A. a. falconeri* Osborn (Osborn, 1936; Алексеева, 1986).

В конце плиоцена ананкоидные мастодонты исчезли почти со всей территории Азии, где были до этого широко распространены. Измельчание поздних форм *Anancus*, тенденция к образованию шестого ряда бугров на М³, появление дополнительных бугорков и цемента в долинах зубов, вероятно, является реакцией этих животных на аридизацию климата, начавшуюся в конце плиоцена, и связанным с этим изменением растительных сообществ. Дальнейшее иссушение и похолодание климата привело к вымиранию мастодонтов в пределах Европы. Последние *Anancus* в Восточной Европе еще встречались в псекупском и таманском фаунистических комплексах (Дуброво, 1963б; Алексеева, 1986).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Причерноморье, Приазовье, верхний плиоцен.

М а т е р и а л . Фрагменты верхних челюстей с зубами (РОМК, №№ Л-103, Л-104, Л-344, Л-418), нижние челюсти с зубами (РОМК, №№ Л-755, Л-118, Л-120, Л-124, Л-554, Л-1025; АМЗ, № ОП-1460, ТГПИ, № М-1/45), изолированные верхние и нижние зубы (всего 29 экземпляров), кости посткраниального скелета, Ливенцовский карьер; хапровские слои.

Семейство Elephantidae Gray, 1821

Подсемейство Mammuthinae Simpson, 1945

Род *Archidiskodon* Pohlig, 1889

Archidiskodon meridionalis (Nesti, 1825)

Elephas meridionalis: Nesti, 1825, p. 195, pl. 1, figs. 1, 2.

Elephas antiquus: Falconer, Cautley, 1846, p. 17.

Elephas planifrons: Deperet et al., 1923, p. 101.

Archidiskodon meridionalis: Osborn, 1942, p. 969.

Mammuthus meridionalis: Maglio, 1973, p. 53.

Л е к т о т и п — Музей геологии и палеонтологии университета Флоренции, Италия, IGF, № 1054; череп с М³; Италия, Верхнее Вальдарно; верхний плиоцен, верхний виллафранк.

О п и с а н и е . Череп невысокий. Затылок широкий: ширина его больше скуловой ширины. Затылочные бугры обычно хорошо развиты. Абсолютная ширина черепа в области затылка больше, чем в области скуловых дуг. Лоб вогнутый. Лобно-теменной гребень отсутствует. Носовое отверстие низкое, широкое, его нижний край находится выше или на уровне верхних краев глазных орбит. Надглазничные отростки короткие. Носовой роstrum широкий у основания, заостренный на конце, направлен вперед и вверх. Межчелюстные кости средней ширины, слабо расширяющиеся к переднему концу. Альвеолы бивней почти параллельны. Нижняя челюсть с длинным, массивным, направленным вперед и не-

сколько вниз, подбородочным отростком. Коренные зубы невысокие, высота пластин M^3 достигает 120–180 мм, M_3 — 104–150 мм. Коронка зуба широкая — на M^3 до 126 мм, на M_3 до 122 мм. Общее число пластин последних коренных зубов $M^3/3$ от 10 до 18. Частота пластин 3,3–6,5. Фигура стирания пластин «меридионалоидного типа». Толщина эмали 2,4–5 мм.

Подвидовой состав. *A. m. rumanus* Stefanescu, *A. m. gromovi*, *A. m. meridionalis*, *A. m. tamanensis* Dubrovo, *A. m. taribanensis* (Gabunia et Vekua), *A. m. vestinus* Azzaroli, *A. m. cromerensis* Deperet, Mayet et Roman, *A. m. voigtshtensis* Dietrich.

Сравнение. От *A. sonorensis* Osborn из нижнего плейстоцена Мексики южный слон отличается в среднем меньшей длиной M^3 , меньшей массивностью подбородочного отростка и несколько меньшей высотой горизонтальных ветвей нижней челюсти (Дуброво, 1964).

Замечания. Существуют разногласия в отношении родовой принадлежности меридионалоидных слонов. Некоторые исследователи не признают валидность рода *Archidiskodon* и относят всех представителей южных слонов к роду *Mammuthus* (Maglio, 1973; Aguirre, Morales, 1990; Lister, 1993a, b, 1996; Lister, Sher, 2001; Lister, Essen, 2003 и др.). Согласно другой точке зрения роду *Archidiskodon* придается самостоятельность, и он рассматривается в качестве примитивной стадии слонов мамонтовой линии (Osborn, 1942; Гарутт, 1954; Дуброво, 1960, 1963a, 1964, 1989; Байгушева, 1971; Алексеева, 1977a; Azzaroli, 1977; Garutt et al., 1977 и др.). Помимо более архаичных зубных характеристик меридионалоидные слоны имеют, по подсчетам Гарутта (1998), двадцать восемь отличительных признаков в строении скелета от такового у представителей рода *Mammuthus* (*M. trogontherii* и *M. primigenius*). В частности, в качестве характерных особенностей меридионалоидных слонов им указываются относительно укороченный и низкий череп, более высокое расположение носового отверстия, более короткие надглазничные отростки, незначительное развитие бугров слезных костей, сильно развитый подбородочный отросток нижней челюсти, большая относительная длина шейного отдела позвоночника, сериальное расположение костей запястья, относительно удлинённые фаланги.

Распространение. Средний плиоцен — нижний плейстоцен Евразии.

Archidiskodon meridionalis gromovi Garutt et Alexejeva, 1964

Elephas aff. *planifrons*: Pavlowa, 1910, p. 10.

Elephas cf. *planifrons*: Pavlowa, 1931, p. 67; Громов, 1948, с. 44; Бурчак-Абрамович, 1951, с. 75.

Elephas meridionalis: Богачев, 1923, с. 108; Громов, 1933, с. 46; 1948, с. 42; Громов, Мирчинк, 1936, с. 86; Aguirre, 1969, p. 1372.

Archidiskodon planifrons: Никифорова, Алексеева, 1959, с. 15.

Archidiskodon meridionalis: Янькова, 1959, с. 42; Алексеева, 1961, с. 34; Дуброво, Байгушева, 1964, с. 35; Дуброво, 1964, с. 82; 1989, с. 78; Dubrovo, 1985, p. 242; Tobien, 1970, p. 90; Габуня, Дуброво, 1990, с. 75.

Archidiskodon gromovi: Гарутт, Алексеева, 1964, с. 7; Алексеева, Гарутт, 1965, с. 161; Алексеева, 1965, с. 73; 1969, с. 36; 1977а, с. 13; Байгушева, 1971, с. 14; 1984, с. 169; Вислобокова, 1974, с. 173; Гарутт, Форонова, 1976, с. 35; Azzaroli, 1977, с. 149; Громов, 1977, с. 83; Garutt et al., 1977, p. 4; Garutt, Bajgusheva, 1981, с. 7; Вангенгейм, Певзнер, 1991, с. 137; Foronova, Zudin, 1995, p. 111; Байгушева, Титов, 2001, с. 71; Гарутт, Тихонов, 2001, с. 54; Логвиненко, 2001, с. 98; Форонова, 2001, с. 79.

Mammuthus meridionalis: Aguirre, Morales, 1990, p. 9; Lister, 1993a, p. 80; 1996, p. 205; Lister, Sher, 2001, p. 1095; Lister, Essen, 2003, p. 50.

Archidiskodon meridionalis gromovi: Titov, 2001, p. 152.

Г о л о т и п — РОМК, № Л-113, череп взрослого самца; Северо-Восточное Приазовье, Ливенцовский карьер; верхний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е (рис. 10а). Череп относительно низкий, вытянутый в сагиттальном направлении (отношение длины черепа к высоте — 86 %). Лоб вогнутый и узкий (отношение его ширины к ширине черепа в области затылка — 29 %). Седловидная впадина макушки почти не выражена. Затылочные бугры выражены слабо, и плоскость затылка образует с горизонтальной осью черепа угол около 90°. Межчелюстные кости незначительно расширяются в переднем направлении. Нижняя челюсть имеет длинный, широкий, направленный вперед и вниз подбородочный выступ (Алексеева, Гарутт, 1965; Garutt, Baigusheva, 1981). При извлечении черепа экз. РОМК, № Л-113 из породы была повреждена вершина черепа, поэтому, по свидетельству В. Е. Гарутта (устное сообщение, 1999), на реконструкции эта область черепа, возможно, несколько искажена.

Коренные зубы низкие и широкие (ширина коронки составляет 80–85 % высоты, индекс гипсодонтности — 1,03–(1,29)–1,44). Зубы характеризуются относительно небольшим числом и частотой пластин (табл. 15, рис. 11–14). Фигуры стирания на жевательной поверхности неустойчивые, «меридионалоидного типа».

Р а з м е р ы в м м. См. в таблице 15.

С р а в н е н и е. От *A. m. meridionalis* и других подвидов *A. m. gromovi* отличается большей удлинненностью черепа в сагиттальном направлении, большей узостью лба и положением плоскости затылка, расположенного под углом, близким к 90° по отношению к жевательной поверхности верхних коренных зубов, а также слабо выпуклой теменной частью (рис. 10а).

Зубы *A. m. gromovi* отличаются более низкой, относительно широкой и короткой коронкой (рис. 11–12). Количество и частота пластин у слона хапровского комплекса в среднем меньше, чем у других слонов меридионалоидной группы (рис. 13–14). По сравнению с более архаичным *A. m. rutanus* слон из хапровских слоев имеет большее количество пластин.

М³/₃ слонов хапровского комплекса и *A. meridionalis* cf. *gromovi* из поселка Сабли (Ставропольский край, коллекция ГИН № 4358) имеют близкие параметры (табл. 15). Зубы из Сабли обладают относительно более длинной и широкой коронкой и, в среднем, большим количеством пластин (рис. 14).

С зубами южных слонов «примитивного типа» из Англии — Норвич-Крага (Lister, Essen, 2003), Италии — Монтополи, Лайатино, Сан-Реголо и Сан-Миниато, Инчиза Белбо (Azzaroli, 1977), Венгрии — Асзод (Voros, 1985), Румынии — Тулущешты и Чернатешты (Алексеева, 1977а), Молдавии — Фарладаны (Pavlow, 1910), Казахстана — Подпуска (Vislobokova, 1996) и Таджикистана — Курукская, моляры

слона из хапровских слоев имеют сходные частоту пластин и толщину эмали. Фрагментарность находок архидискодонтных слонов из ранне-средневиллафранкских местонахождений Западной, Центральной и Южной Европы, отнесенных В. Мальо (Maglio, 1973) к *A. meridionalis* “Laiatico stage”, не позволяет детально сопоставить их с коллекцией зубов *A. m. gromovi*.

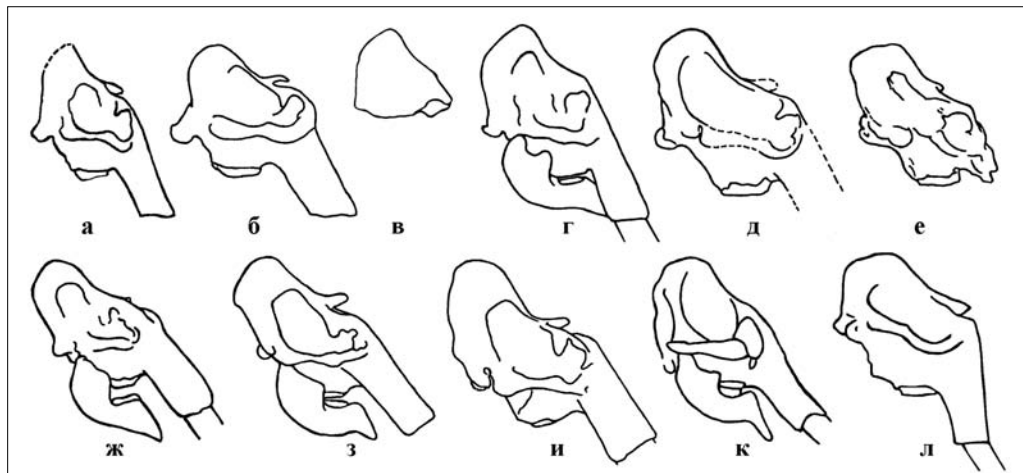


Рис. 10. Изменчивость формы черепа у слонов рода *Archidiskodon* (по Azzaroli, 1977; Дуброво, 1989; Lister, 1996; Palombo, Ferreti, 2005): а — *A. meridionalis gromovi* Garutt et Alexejeva (Ливенцовка, ad, самец); б — *A. m. meridionalis* Nesti, (Шилак, Франция); в — *A. meridionalis* ssp. (В. Вальдарно, Италия), г — *A. m. meridionalis* (Сенез, Франция); д — *A. m. meridionalis* (В. Вальдарно, Италия, тип, ad, male); е — *A. m. meridionalis* (В. Вальдарно, лектотип, ad, самец); ж — *A. m. meridionalis* (Аквилла, Италия); з — *A. m. taribanensis* Gabunia et Vekua (Тарибана, Грузия, тип); и — *A. m. vestinus* Azzaroli (Скоппито, Италия, тип); к — *A. m. tamanensis* Dubrovo (с. Обиточное, Запорожская область, Украина); л — *A. m. tamanensis* (Синяя Балка, Таманский полуостров, тип, subad). Вне масштаба

Fig. 10. The changeability of the skull shape of elephants *Archidiskodon* (by Azzaroli, 1977; Dubrovo, 1989; Lister, 1996; Palombo, Ferreti, 2005): а — *A. meridionalis gromovi* Garutt et Alexejeva (Liventsovka, ad, male); б — *A. m. meridionalis* Nesti (Chilhac, France); в — *A. meridionalis* ssp. (U. Valdarno, Italy); г — *A. m. meridionalis* (Seneze, France); д — *A. m. meridionalis* (U. Valdarno, Italy, type, ad, male); е — *A. m. meridionalis* (U. Valdarno, lectotype, ad, male); ж — *A. m. meridionalis* (Akvilla, Italy); з — *A. m. taribanensis* Gabunia et Vekua (Tharibana, Georgia, type); и — *A. m. vestinus* Azzaroli (Scoppito, Italy, type); к — *A. m. tamanensis* Dubrovo (Obitochnoe, Ukraine); л — *A. m. tamanensis* (Sinaya Balka, Tamanian peninsula, type, subad). Out of scale

Находки из Хапров и Ливенцовки отличаются от зубов типичного *A. m. meridionalis* из Верхнего Вальдарно (Италия), Сенез, Шаньи (Франция) и целого ряда средне- и поздневиллафранкских местонахождений Центральной, Западной и Южной Европы (Maglio, 1973; Azzaroli, 1977; Дуброво, 1989; Lister, 1993a, 1996) в среднем меньшим количеством пластин на $M^3/3$ и меньшей частотой пластин (рис. 11, 13). Учитывая некоторую разновозрастность местонахождений Верхнего Вальдарно, затруднительно говорить о достоверности имеющейся выборки южных слонов. В Западной Европе мало массовых коллекций зубов слонов из одного местонахождения, и данные о параметрах зубов *A. m. meridionalis*

(Maglio, 1973; Дуброво, 1989) включают промеры зубов из различных местонахождений.

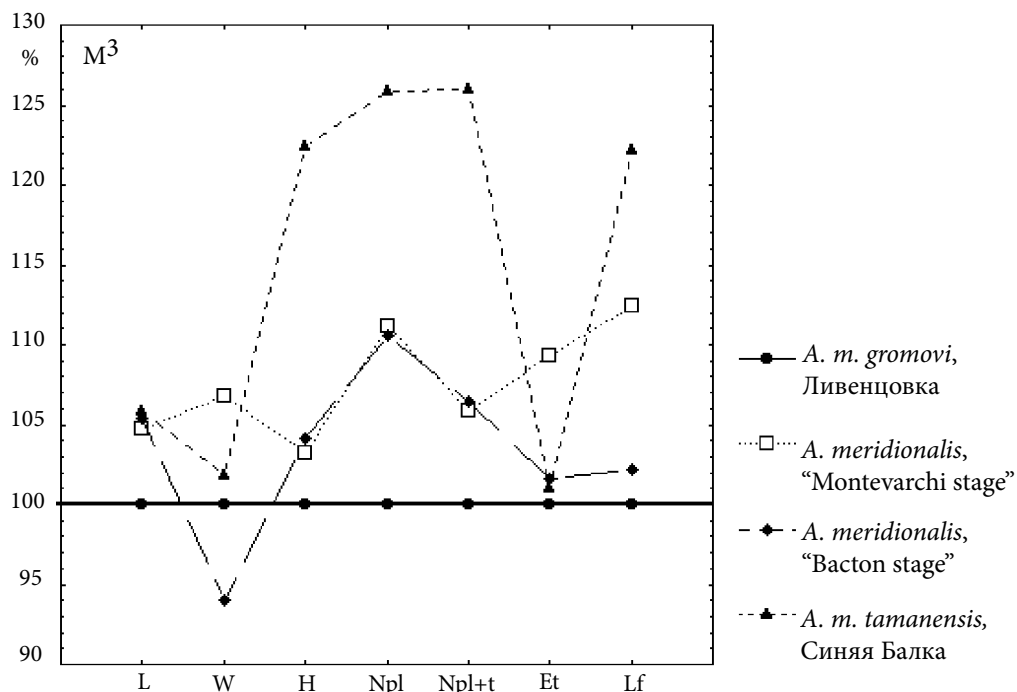


Рис. 11. Соотношения средних показателей M^3 некоторых представителей *Archidiskodon*. L — длина коронки; W — ширина коронки; H — высота коронки; Npl — количество пластин; Npl+t — количество пластин с талоном; Et — толщина эмали; Lf — частота пластин. (В. Мальо (Maglio, 1973) обобщены данные по зубам всех степеней стертости *A. meridionalis* из разных местонахождений, поэтому сравнение со слонами из "Laiatico stage" и обобщенными данными по всем меридионалоидным слонам не внесено в график)

Fig. 11. The ratio of mean value of plate number and lamellar frequency of M^3 of some *Archidiskodon* representatives. L — length of the crown; W — width of the crown; H — height of the crown; Npl — number of plates; Npl+t — number of plates with talon; Et — enamel thickness; Lf — lamellar frequency

По сравнению с M^3 , *A. meridionalis* cf. *meridionalis* (экземпляры ГИН, №№ 312/12-15, 306/70) из местонахождений на р. Псепкупс (ст. Бакинская, балка Холодная, поздний плиоцен; Громов, 1948; Алексеева, 1977а, б) для зубов слона Громова характерно меньшее количество и частота эмалевых пластин (рис. 14). По этим показателям зубы слонов из местонахождений псепкупского комплекса сближаются с аналогичными показателями *A. m. meridionalis*.

M^3 слона из хапровских слоев отличаются от зубов *A. meridionalis* cf. *meridionalis*, найденного на северном берегу Азовского моря (экз. БКМ, № 4114, г. Бердянск, балка Зукалова), меньшими показателями длины коронки и числа пластин, но имеют близкие показатели ширины, высоты нестертой пластины и частоты пластин (Байгушева, 1984). Зубные характеристики слона Громова хорошо отличаются от таковых *A. meridionalis* cf. *meridionalis* (табл. 15, рис. 13–14) из Георгиевска и Пятигорска (Гарутт, Сафронов, 1965).

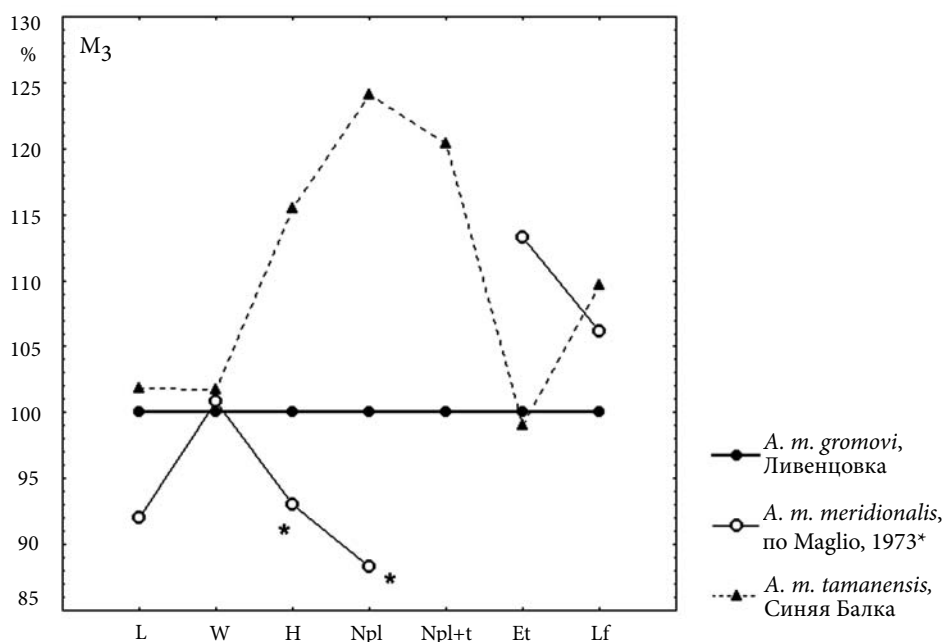


Рис. 12. Соотношения средних показателей M_3 некоторых представителей *Archidiskodon*. Обозначения см. на рисунке 11

Fig. 12. The ratio of mean value of M_3 characteristics of some *Archidiskodon* representatives. Notations see at figure 11

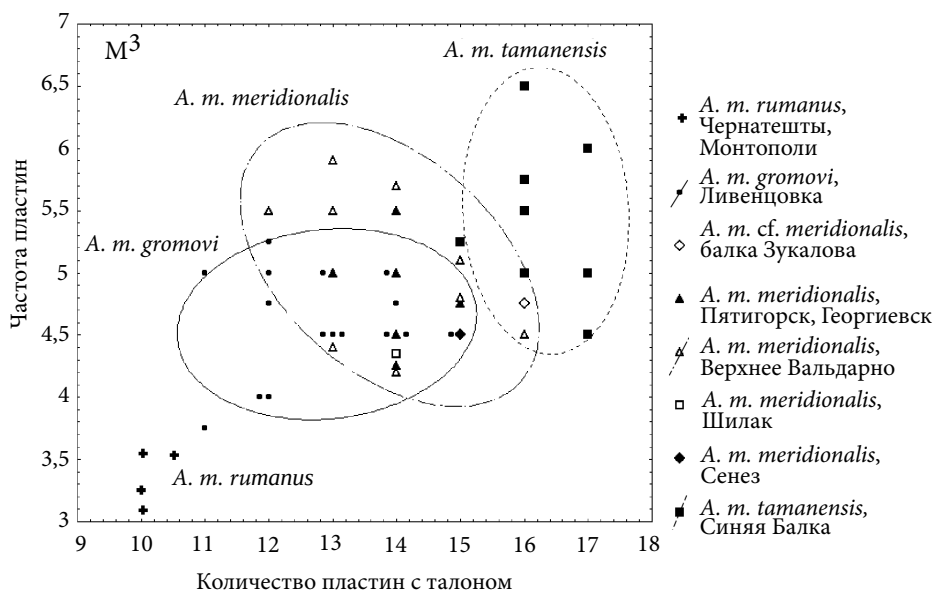


Рис. 13. Скаттер-диаграмма соотношения количества пластин (с талоном) и частоты пластин на M^3 у некоторых слонов рода *Archidiskodon*

Fig. 13. Scatter diagram of the ratio of number of plates with talon and lamellar frequency of M^3 of some ancient elephants of the genus *Archidiskodon*

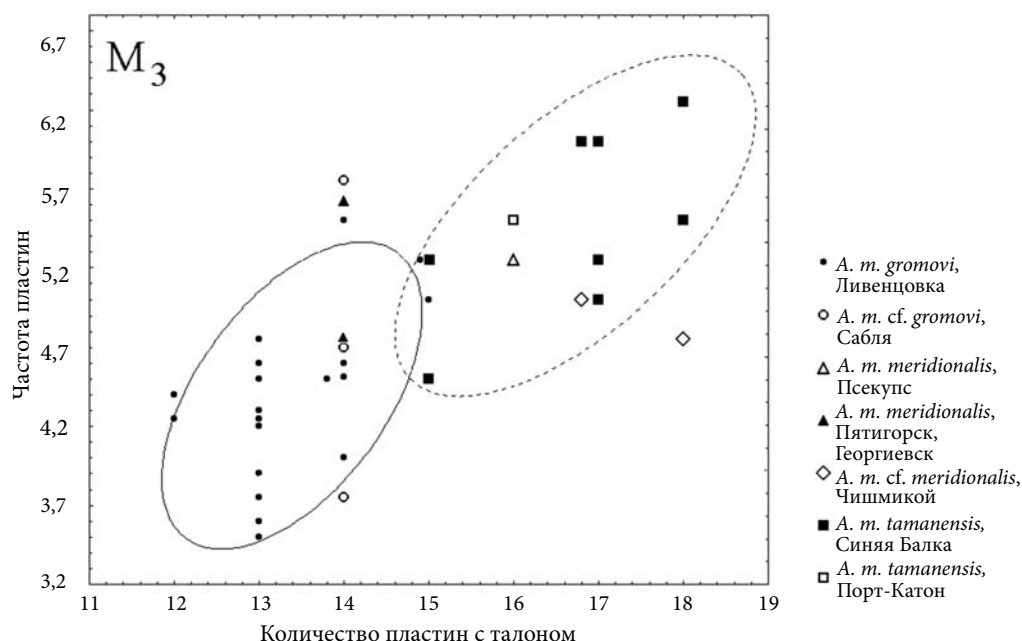


Рис. 14. Скаттер-диаграмма соотношения количества пластин (с талоном) и частоты пластин на M_3 у некоторых слонов рода *Archidiskodon*

Fig. 14. Scatter diagram of the ratio of number of plates with talon and lamellar frequency of M_3 of some ancient elephants of the genus *Archidiskodon*

Сравнение крупных серий $M^3/3$ *A. m. gromovi* с коллекциями зубов раннеплейстоценового *A. m. tamanensis* показало, что такие показатели, как длина коронки и частота эмалевых пластин у этих форм перекрываются (особенно это характерно для верхних зубов). Зубы слонов из Ливенцовки имеют меньшее количество, частоту пластин и длину коронки по сравнению с таманскими слонами из Синей Балки (Таманский полуостров) и Обиточного Запорожской области (ЗИН, № 4318, количество пластин более 15 с талоном, длина коронки 302 мм).

Таблица 15. Параметры $M^{2/3}$ некоторых древних слонов рода *Archidiskodon* (в скобках указаны средние показатели)
 Table 15. $M^{2/3}$ parameters of some ancient elephants of genus *Archidiskodon* (data in bracket are mean)

Вид	Источник	Кол- во	Длина коронки (L)	Толщина эмали (Et)	Ширина зубных пластин (W)	Количество пластин (Npl)	Количество пластин (с талоном) (Npl+)	Частота пластин (Lf)
<i>Archidiskodon m. tumanus</i>	Коллекция ЗИН, слепок; Lister, Essen, 2003	4	284; 293	2,8-(3,4)-4,25	115	9-10	10	3,1-(3,9)-4,9
		3	-	3,0; 4,0-5,0	-	10	-	3,0; 4,0; 4,9
<i>Archidiskodon m. tumanus</i>	Bossilkovitsi; Markov, Sprasov, 2003	2	260	-	95	7	-	-
<i>A. m. gromovi</i>	Коллекция РОМК, АМЗ, ГИН, ПИН	38	235-(264,9)-296	2,5-(3)-4	88,2-(102,7)-121	9-(11,6)-13	11-(13)-15	3,25-(4,5)-5,25
		43	257-(289,5)-328	2,5-(3)-5	77-(96,4)-107	11-(12,1)-13	12-(13,7)-15	3,5-(4,33)-5,25
<i>A. m. cf. gromovi</i>	Сабли, коллекция ГИН	3	-	3	91,8-102,3	-	-	4,6-5
		3	319,0; 341,0	3	90,0-112,0	13	14	3,75-5,75
<i>A. meridionalis</i>	Maglio, 1973 (обобщенные)	40	228,8-(273)-317,1	2,6-(3,3)-4,1	85,6-(104,8)-126,4	11-(12,8)-14	-	3,7-(4,9)-6,1
		36	212-(266,3)-306	2,4-(3,4)-4,1	69,1-(97,2)-119,4	10-(12,1)-14	-	3,5-(4,6)-5,9
<i>A. meridionalis</i>	Maglio, 1973 Laiatico stage	3	260,6; 267,2	3,2-(3,9)-4,9	102,2-109,1	11	12	3,7-(3,8)-3,9
		-	-	-	-	-	-	-
<i>A. meridionalis</i>	Maglio, 1973	9	228,8-(277,4)-315	2,4-(3,3)-3,9	92,0-(109,7)-126,4	11-(12,9)-14	12-(13,8)-15	4,2-(5,1)-5,9
<i>A. meridionalis</i>	Montavarchi stage Maglio, 1973	-	-	-	-	-	-	-
		6	230-(279,3)-314,3	2,7-(3,0)-3,4	89,9-(96,7)-116,5	12-(12,8)-14	13-(13,8)-15	4-(4,6)-6,1
<i>A. m. meridionalis</i>	Bacton stage Дуброво, 1989	-	-	-	-	-	-	-
		-	-	3,0-4,0	86,0-122,0	10-14	-	4-5
<i>A. m. meridionalis</i>	В. Вальдарно: Maglio, 1973; Lister, 1993a; Lister, Essen, 2003	22	-	1,7-(3,11)-3,7	-	12-13	-	4-5,5
		12	-	2,2-(3,09)-4,3	-	12-(13,0)-15	13-(13,9)-16	4,45-(5,3)-6,4
<i>A. m. cf. meridionalis</i>	Пескупс, коллекция ГИН	2	258,0	3,2,9	98,0; 97,0	-	(14)	4,75; 4,75
<i>A. m. tamanensis</i>	Георгиевск, Пятигорск Гарутт и др., 1965	1	265,0	3,25	102,0	-	(16)	5,25
		11	253-(274,2)-327	2,7-(3,08)-3,6	90,0-(107,5)-121,0	-	13-(14,1)-15	4,25-(4,8)-5,5
<i>A. m. tamanensis</i>	Синяя балка, Дуброво, 1960, 1964, В. Е. Гарутт	8	252-(272)-322	-	90,0-(107,1)-120,0	-	14-(14,8)-16	3,75-(4,67)-5,6
		29	252-(280,5)-317	2,5-(3,03)-3,5	85,0-(97,5)-115,0	12-(14,7)-17	15-(16,3)-17	4,5-(5,5)-6,5
<i>A. m. tamanensis</i>		31	259-(298,4)-328	2,5-(2,97)-4,0	82,0-(97,0)-122,0	12-(14)-17	15-(16,5)-18	4-(4,75)-6

Зубы *A. m. gromovi* отличаются от таковых у слона из нижнеплейстоценовых отложений около с. Самарское (Азовский район, Ростовская область, Байгушева, 1984). Частота пластин у *A. m. gromovi* меньше, чем на стертых зубах *A. meridionalis* cf. *tamanensis* из Самарского (Npl — 6–6,5). На M² *A. m. gromovi* полное количество пластин меньше (8–10 с талоном), чем у слона из Самарского (12+талон) и длина M² меньше (у слона из Самарского — 232 мм).

Кости посткраниального скелета *A. m. gromovi* имеют близкие размеры и пропорции с остальными представителями вида, отличаясь несколько меньшими размерами (рис. 15–16).

З а м е ч а н и я . С территории Восточной Европы известно несколько подвидов южного слона: *A. m. rumanus* (Румыния, ранний–средний виллафранк), *A. m. gromovi* (Северный Кавказ, Приазовье, средний виллафранк), *A. m. meridionalis* (Евразия, средний ? – поздний виллафранк), *A. m. taribanensis* (Закавказье, поздний виллафранк), *A. m. tamanensis* (Приазовье, поздний виллафранк).

Принимая одновозрастность остатков ханжурской мегафауны (см. гл. 2, 6), мы предполагаем наличие в коллекции остатков только одного подвида архидискодонтного слона. Принадлежность данных остатков одному таксону была установлена и раньше на основании изучения морфологии серии M²/₂ и M³/₃ (Дуброво, Байгушева, 1964).

Учитывая целый ряд отличий от типичных *A. m. meridionalis*, мы считаем слона ханжурского комплекса отдельным таксоном подвидового ранга. Наличие в Европе южного слона более примитивного облика отмечалось целым рядом авторов (Ramaccioni, 1936; Maglio, 1973; Azzaroli, 1977; Lister, 1993a, 1996). Наблюдаемая изменчивость в строении черепов у различных архидискодонтных слонов (рис. 10) может свидетельствовать об их несколько различной специализации и об их значительном разнообразии. Подтверждением этому служит таксономическое разнообразие родственной группы хоботных — *Mammuthus*. В плейстоцене известно несколько таксонов мамонтов, различавшихся особенностями морфологии зубной системы и черепа (Форонова, 2001).

В степной части Восточной Европы раньше установились более аридные условия. Поэтому здесь архидискодонтные слоны, вероятно, раньше приобрели параметры черепа, сближающие их с поздними представителями *Archidiskodon* Западной Европы и даже с *Mammuthus*: относительно небольшой угол между плоскостью затылка, вытянутостью черепа в сагиттальном направлении, меньшую глубину черепа (Maglio, 1973; Дуброво, 1989; Lister, 1996). Возможно, эволюция южных слонов степных областей шла, как и у типичных мамонтов, по пути смещения центра тяжести черепа назад и увеличения эффективности работы шейных мышц (nuchal muscles), что облегчало добывание травянистой растительности. Западноевропейские южные слоны, а также слоны из Закавказья (Тарибана), обитая в условиях с менее выраженной аридностью, в меньшей степени зависели от травянистой растительности. Поэтому их эволюция шла в начале по пути увеличения затылочных бугров, расширяя тем самым поверхность для прикрепления мощной мускулатуры, поддерживающей голову. И только в конце раннего плейстоцена (конце позднего виллафранка) в связи с общим остепнением большей части Европы, поздние формы *Archidiskodon* стали приобретать черты, сближающие их с ранними слонами Восточной Европы (уменьшение степени наклона поверхности затылка, относительное укорочение черепа). К сожалению, отдельные

черепы из различных местонахождений, часто не имеющие точной датировки, не позволяют с уверенностью говорить о пределах изменчивости краниометрических признаков у *A. meridionalis*.

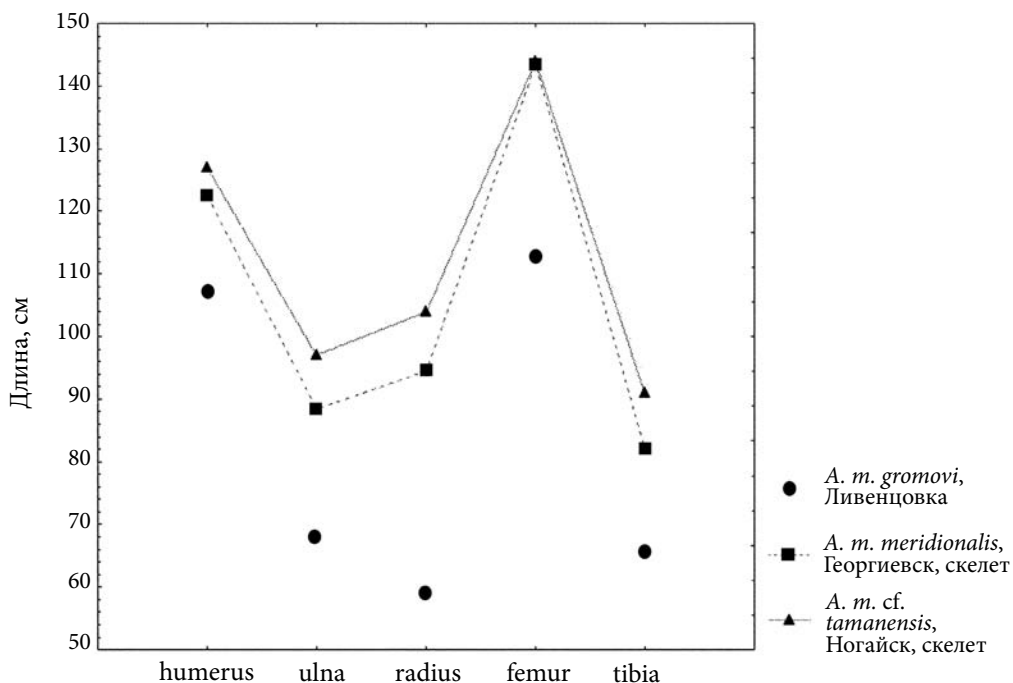


Рис. 15. Соотношение длин костей конечностей некоторых слонов р. *Archidiskodon* юга России. *Archidiskodon meridionalis gromovi* Garutt et Alexejeva из коллекции Ростовского и Азовского краеведческих музеев; *A. m. meridionalis* Nesti, Георгиевск (по Гарутт, 1954); *A. m. cf. tamanensis* Dubrovo, Ногайск (по Гарутт, 1954)

Fig. 15. The ratio of limb bones lengths of some *Archidiskodon* from the south of Russia. *Archidiskodon meridionalis gromovi* Alexejeva et Garutt from the collection of Rostov-on-Don and Azov local museums; *A. meridionalis meridionalis* Nesti, Georgievsk (by Garutt, 1954); *A. meridionalis cf. tamanensis* Dubrovo, Nogaisk (by Garutt, 1954)

Параметры зубов практически у всех таксонов *A. meridionalis* в значительной степени перекрываются. Поэтому при характеристике зубов необходимо рассматривать все параметры в комплексе.

Учитывая ландшафтно-климатические отличия между различными участками обширного ареала архидискодонтных слонов в Евразии, можно предполагать распространение нескольких географических подвидов на этой территории в разные периоды плио-плейстоцена. Вероятно, уровню *A. meridionalis gromovi* соответствует группа слонов *A. meridionalis* “Laiatico stage”. *A. m. meridionalis* из Западной, Центральной и Южной Европы имеют сходные черты с многочисленными, но разрозненными находками архидискодонтных слонов из раннеплейстоценовых местонахождений Северного Причерноморья и Северного Кавказа. Поздняя форма архидискодонтного слона из Приазовья — *A. m. tamanensis* по своим характеристикам приближается к *A. m. vestinus* из Италии, *A. m. cromerensis* из Англии и *A. m. voigtshensis* из Германии.

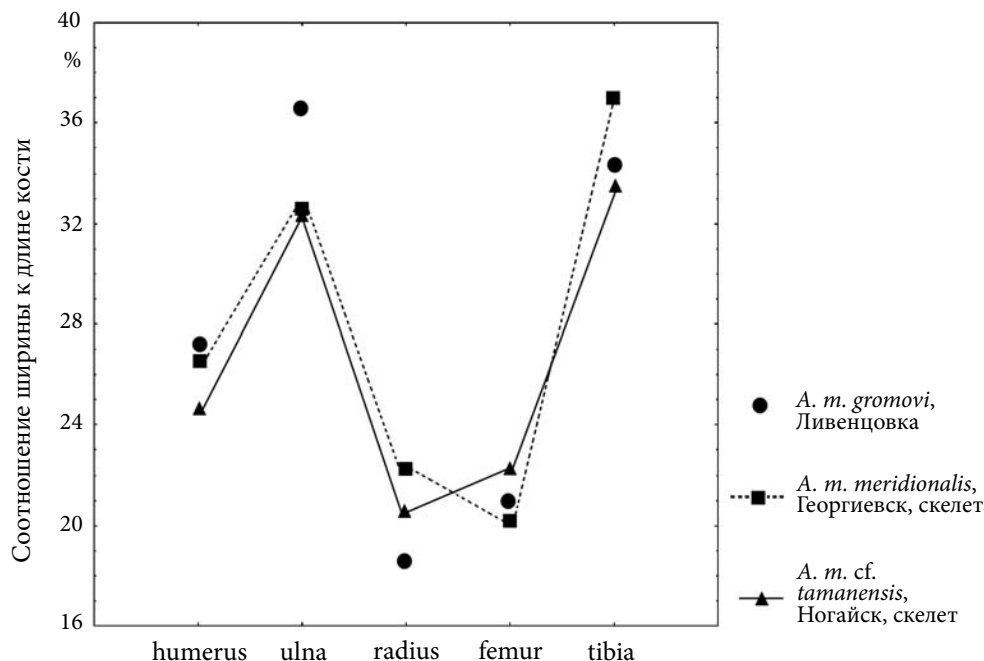


Рис. 16. Сравнение пропорций костей конечностей некоторых слонов рода *Archidiskodon*

Fig. 16. Proportions of limb bones of some *Archidiskodon* from south of Russia

Одним из отличительных признаков *A. "gromovi"*, по свидетельству авторов таксона (Алексеева, Гарутт, 1965), является наличие постоянного последнего верхнего предкоренного зуба, который трактуется как показатель примитивности данного таксона. Указанный премоляр присутствует на черепе из Хапров (экз. ГИН, № 300/122) и представляет собой редуцированный постоянный премоляр, состоящий из нечетких рядов бугорков. Наличие на черепе слона из Хапров (экз. ГИН, № 300/122) одновременно функционировавших "P⁴" и M¹ дало повод В. И. Громову (1977) и В. Е. Гарутту (Garutt et al., 1977) предполагать наличие у слона хапровского комплекса вертикальной смены первой генерации зубов. Другие исследователи считают данный факт атавизмом (Дуброво, 1989) или нарушением развития dp² (Maschenko, 2002).

Наличие постоянного премоляра достоверно известно у *Protelephas planifrons* Falconer et Cautley, но в ряде работ есть указания на присутствие такового у находок *Elephas celebensis* Hoojer, *A. meridionalis*, *Mammuthus imperator* Seidi, *M. trogontherii* Pohlig, "*Protelephas proplanifrons*" Osborn (Громов, 1977; Дуброво, 1989; Aguirre, Morales, 1990). Известно, что атавизмы и случаи с ненормальным развитием в естественных популяциях встречаются довольно редко и вероятность их обнаружения в геологической летописи очень мала. Наличие постоянной смены премоляров на единственном известном черепе *A. m. gromovi* этого (индивидуального) возраста может говорить об обычности для этого таксона, скорее всего, рудиментарного признака.

Высота скелета слона из Ливенцовки в холке составляла около 3,2–3,5 м. По своим размерам слон Громова близок к некрупным формам *Mammuthus*, однако

отличается от последних более стройными конечностями и удлинненными плечевыми костями.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Восточная Европа и, возможно, территория Средней Азии и Казахстана; верхний плиоцен; средний виллафранк.

М а т е р и а л . Череп взрослого самца (РОМК, № Л-113), Ливенцовка; часть черепа (ГИН, № 300/122), Хапры; нижние челюсти — 22 экземпляра; M^3 — 38 экземпляров; M_3 — 43 экземпляра, всего более 250 остатков зубов и костей посткраниального скелета, РОМК, АМЗ, ГИН, ПИН, ЗИН, РГУ; Хапры, Ливенцовка, Мокрый Чалтырь, Морская; хапровские слои.

ОТРЯД PERISSODACTYLA

Подотряд Hippomorpha

Семейство Equidae Gray, 1821

Подсемейство Merychippinae Simpson, 1951

Род *Hipparion* Christol, 1832

Hipparion moritutum Kretzoi, 1954

Hipparion moritutum: Kretzoi, 1954, p. 239.

Hipparion sp.: Громов, 1948, с. 462; Байгушева, 1971, с. 11; Габуня, 1959, с. 103.

Hipparion cf. *moritutum*: Титов, 2000б, с. 1.

Hipparion aff. *crassum*: Forsten, 2002, p. 479.

О п и с а н и е (рис. 18е). Размеры гиппариона средние или мелкие (Габуня, 1959). Зуб M^{1-2} с тонким эмалевым слоем. Характеризуется мелкой задней бухтой и нераздвоенными парастилем и мезостилем. Протокон длинный, но довольно широкий. Среднестертый зуб обладает сильно складчатой эмалью, в особенности внутренней долинки. Шпора pli saballin разветвленная.

Р а з м е р ы в м м. См. в таблице 16.

С р а в н е н и е . Значительная относительная длина протокона верхнего моляра в сочетании с очень сильной складчатостью эмали отличает рассматриваемую находку почти от всех известных форм *Hipparion*.

От позднего гиппариона *H. (Neohipparion) crusafonti* хапровская форма отличается длинным и одновременно широким протоконом и большей складчатостью эмалевого слоя. От *H. sefvei* из Монголии (начало позднего плиоцена) экземпляр из хапровских слоев отличается более округлым и крупным протоконом, менее разветвленной pli saballin. По сравнению с *H. stavropolense* из Косьякинского карьера (Северный Кавказ, нижний плиоцен) зуб гиппариона из Хапров обладает более крупным протоконом и более разветвленной pli saballin. Меньшая складчатость эмали отличает описываемый зуб от таковых *H. malustenense* из Малуштени (Румыния). Зуб из Хапров отличается от таковых *H. crassum* (Европа, нижний плиоцен) большим протоконом, меньшей глубиной задней бухты и более разветвленной pli saballin.

Заостренная форма мезостилиа, сильная складчатость внутренних стенок мажора, ветвистая pli saballin и большой округлый протокон сходны у зуба из Хапров таковыми у *H. moritutum* из Рэд-Крагз (Англия; Koenigswald, 1970).

З а м е ч а н и я . Описание основано на материале из сборов В. И. Громова в Хапровском карьере, хранившемся в коллекции ГИН РАН, приведено в работе Л. К. Габуния (1959). Согласно автору описания, характер складчатости эмали сближает гиппариона из Хапров с *Hipparion* sp. из Аркнети (верхний миоцен, Южная Осетия), но от последнего он отличается удлинненным протоконом.

Таблица 16. Промеры M^{1-2} гиппариона *Hipparion moriturum* из Хапровского песчаного карьера (Габуния, 1959, с. 103)

Table 16. Measurements of *Hipparion moriturum* M^{1-2} from Khapry sand pit (by Gabunia, 1959, p. 103)

Промеры	M^{1-2}
Длина жевательной поверхности, мм	20,5
Ширина, мм	23,0
Индекс формы протокона, %	56,2
Индекс длины протокона, %	39,0
Отношение ширины к длине коронки, %	112,2
Складчатость эмалевого слоя	<u>2-9-6-0</u> 4,5

При анализе ряда работ (Koenigswald, 1970; Samson, 1975; Жегалло, 1978) возникает представление о тесной взаимосвязи видов *H. sefvei* Forsten, *H. stavropolense* Macarović, *H. crassum* Gervais и *H. moriturum*. Эти виды представляются членами одной филетической линии и их можно рассматривать в качестве таксономической группы неопределенного надвидового ранга (Титов, 2000б). Гиппарионы этой линии мигрировали из Центральной Азии в Западную Палеарктику на морфологической стадии, близкой к *H. stavropolense* (Жегалло, 1978). Вероятно, *H. apscheronicum* из апшеронских отложений Азербайджана (Габуния, 1959) является одной из поздних форм данной группы. Гиппарион из Хапров имеет признаки, сближающие его с этими таксонами (Титов, 2000б).

В экологическом аспекте гиппарионы этой группы рассматриваются как обитатели сравнительно влажных интразональных стадий. Сильная складчатость тонкой эмали в сочетании с длинным протоконом, возможно, указывает на приспособленность этого вида к листовым кормам (Громова, 1952). Длительное переживание гиппарионов на фоне экспансии первых однопалых эквид группы *E. stenonis* стало возможным только в интразональных стадиях, что снизило уровень конкурентных отношений гиппарионов с *Equus*. Аналогичная ситуация имела место и в Центральной Азии, обеспечив сосуществование *Proboscoidipparion sinense* Sefve и *Equus sanmeniensis* Teilhard et Piveteau в Нихэвани (Жегалло, 1978; Qiu, Qiu, 1995). Интересно, что значительная относительная длина протокона в сочетании с очень сильной складчатостью эмали у *H. moriturum* сходны с таковыми *Proboscoidipparion*. Однако от последних находка из Хапров хорошо отличается более широким и округлым протоконом, раздвоенным парастилем и трапецевидным мезостилем.

У нас нет оснований считать остатки, описанные как *H. moriturum*, переотложенными в хапровский ориктоценоз из какого-либо более низкого стратиграфического уровня. Кроме вышеописанного зуба в коллекциях АМЗ и ГГМ хранит-

ся несколько зубов *Hipparion* ex gr. *elegans* Громова из Воловой балки и Хапров. Эти находки мы считаем переотложенными (Титов, 2000б). В. И. Громов (1948) отмечал находки трех зубов и нескольких обломков костей гиппарионов из Хапровского карьера, указывая на их малую окатанность и сохранность, сходную с остатками животных хапровского комплекса. А. Форстен (Forsten, 1998a) также указывает на наличие в коллекции РОМК (экз. № Л-254) мелкой пяточной кости из Ливенцовки, которая, возможно, принадлежит *Hipparion*.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Европа; верхний плиоцен — ? нижний плейстоцен.

М а т е р и а л . Средне- или сильно стертый верхнекоренной зуб М¹ или М². Хапровский карьер; хапровские слои. Материал в коллекции ГИН не обнаружен.

Подсемейство Equinae Gray, 1821

Род *Equus* Linnaeus, 1758

Подрод *Allohippus* Kretzoi, 1938

Equus (Allohippus) livenzovensensis Bajgusheva, 1978

Фототабл. V, фиг. 2–5

Equus sp.: Громов, 1933, с. 46.

Equus stenonis: Хохловкина, 1940, с. 83; Громов, 1948, с. 45.

Equus stenonis cf. *major*: Громова, 1949, с. 70.

Equus ex gr. *stenonis*: Верещагин, 1959, с. 60; De Giuli, 1972, с. 47; Алексеева, 1977a, с. 117.

Equus robustus: Громова, 1962, с. 159.

Equus cf. *bressanus*: Байгушева, 1971, с. 15.

Allohippus major euxinicus: Samson, 1975, p. 165.

Equus livenzovensensis: Байгушева, 1978, с. 98; 1984, с. 172; 1990, с. 5; Azzaroli, 1990, с. 339; 2000, с. 1; Кузьмина, 1997, с. 20; Forsten, 1998a, с. 650; 1999, с. 1385; Eisenmann, 2003, p. 33.

Equus (Allohippus) stenonis livenzovensensis: Alberdi, Bonadonna, 1983, с. 169; 1987, p. 85; Muller-Lhotska, 1984, p. 152.

Equus major: Forsten, 1998a, с. 648.

Allohippus «morphe A and B»: Eisenmann, 2004, s. 299.

Г о л о т и п — РОМК, № Л-4, поврежденный череп самки; Северо-Восточное Приазовье, Ливенцовка; верхний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е (рис. 17–19). Размеры черепа крупные. Череп относительно узкий. Лицевая часть черепа вытянутая, отогнута вниз по отношению к мозговой. У экземпляра ЗИН, № 31078 угол излома черепной оси около 25°. Вдоль межносового шва заметна борозда. Небо вогнутое. Тело клиновидной кости плоское. Сошниковый индекс низкий — 91,8 (экз. ЗИН, № 31078). Каудальный край носовой вырезки располагается над Р². Глазница удлинённая, направлена вбок. Верхние края глазниц лежат значительно ниже поверхности лобных костей. Скуловые дуги широко раздвинуты в стороны. Костный слуховой канал высокий и прямой, загнут кверху. Слуховое отверстие направлено дорзо-латерально-каудально; расстояние от нижнего края наружного слухового отверстия до наиболее удаленной

точки *processus styloideus* — 35 мм (экз. РОМК, № Л-4). Края сосцевидной кости прямые и четко прослеживаются от *sulcus a. meningica aboralis* до места слияния височного гребня с затылочным. Сосцевидная часть височной кости узкая и длинная, треугольной формы. Засуставной отросток развит относительно хорошо (высота 25 мм у экз. РОМК, № Л-4). Сагиттальный гребень низкий, раздвоен на уровне *os occipitale*. На височной кости этот гребень образует треугольную площадку, окаймленную обрывистыми высокими стенками. Выйная ямка затылочной кости (*fossa puchalis*) широкая и глубокая, опоясывает снизу затылочную бугристость. Затылочный индекс (отношение максимальной высоты затылка к ширине у заднего края глазниц) — 49,0 (экз. РОМК, № Л-4). Имеются рудиментарные предглазничные впадины — «слезная» и «молярная». На границе лобной и теменной костей выражено углубление. Надглазничное отверстие овальное, вытянуто в предне-заднем направлении. *Tuber maxillare* на черепе самки из Ливенцовки (экз. РОМК, № Л-4) короче, чем у экземпляра ЗИН, № 31078 (32,0 и 36,0 мм соответственно). Резцовая ширина небольшая. Отношение резцовой ширины к ширине лба у заднего края глазниц составляет 32,0 % (РОМК, № Л-4) и 31,4 % (экз. ЗИН, № 31078).

Верхний резцовый ряд дугообразно изогнут. На среднестертых постоянных верхних и нижних резцах все чашечки замкнутые. Жевательная поверхность слабостертых резцов субовальная, у сильностертых — призмовидная. У самок C^1 развиты слабее, чем у самцов. Сохраняется альвеола рудиментарного P^1 . Развит dp^2 . Верхние щечные зубы характеризуются значительной складчатостью эмали (рис. 18), в особенности на внутренней стенке передней фасетки. На сильностертых зубах складчатость эмали менее выражена. Протокон относительно короткий, имеет «сапожковидную» форму. Индекс длины к ширине протокона для P^3 - P^4 составляет 34,7–52,8, для M^1 - M^2 — 31,0–46,4. Размеры зубов от средних до крупных. Лингвальная стенка протокона уплощенная или несколько вогнутая. Буккальный край протокона может быть прямым или выпуклым. Гипокон широкий, на конце закруглен или имеет «клюв». Долинка гипокона относительно глубокая, неширокая. Лингвальный край гипокона расположен на уровне основания протокона. Шпора *pli caballin* довольно длинная на слабо- и среднестертых зубах, обычно одиночная, редко образуется дополнительно небольшая складочка. Парастиль и мезостиль сдавлены с боков. Парастиль широкий, округлый, на крупных премолярах имеет тенденцию к раздвоению. Мезостиль относительно узкий, несколько уплощен латерально на крупных премолярах, нераздвоенный. Длина ряда коренных зубов незначительно меньше таковой предкоренных; индекс соотношения длины премоляров и моляров — 1,03 (экз. ЗИН, № 31078).

Нижняя челюсть узкая и удлинённая. Угол между горизонтальной и восходящей ветвью нижней челюсти составляет 110° (экз. РОМК, № Л-1911) — 121° (экз. АМЗ, № 1535). Нижний край челюсти прямой. Симфиз длинный.

Размер нижних зубов от средних до крупных (рис. 19). Двойная петля стенового типа, относительно равнолопастная — метаконид несколько крупнее метастилида (кроме P_2). Петли двойной петли обычно округлые, вытягиваются в переднезаднем направлении по мере стирания коронки зуба. Задняя долька (постфлексид) сильно складчатая на предкоренных и слабостертых коренных зубах. Индекс длины постфлексиды составляет 37,9–52,8 для P_{3-4} ; 27,2–58,7 для M_{1-2} . На предкоренных наружная долька неглубокая, по мере стирания зуба

приближается к шейке двойной петли, но не заходит внутрь нее. На заднекоренных эктофлексид (наружная долинка) проникает в шейку двойной петли уже на слабостертых зубах, а на сильностертых — соединяется с лингвофлексидом. Выемка лингвофлексида V-образная, небольшая на слабостертых зубах и глубокая на средне- и сильностертых. Энтоконид широкий округлый, при слабой степени стертости может образовывать «клюв». Pli saballin одиночная, варьирует в размерах, на сильностертых зубах может отсутствовать. Протостилид не выражен.

Кости конечностей крупные и относительно стройные (табл. 17–18). Копытные фаланги относительно узкие.

Таблица 17. Промеры пястных костей Mc III лошадей из Ливенцовского карьера
Table 17. Measurements of metacarpal bones Mc III of horses from Liventsovka sand pit

Mc III		<i>Equus livenzovensis</i>				<i>Equus sp.</i>			
№	Промер, мм	n	min	max	M	n	min	max	M
1	Длина максимальная	9	267,0	300,0	275,3	9	258,0	279,0	265,0
2	Ширина диафиза	8	36,0	42,5	39,7	8	35,0	40,0	37,0
3	Ширина дистального сустава	7	50,0	59,2	53,4	6	48,0	55,0	49,9
4	Индекс 2:1×100	8	12,9	15,7	14,4	8	13,0	15,2	13,9
5	Индекс 3:1×100	7	18,4	20,3	19,3	6	17,9	20,8	18,8

Таблица 18. Промеры плюсневых костей Mt III лошадей из Ливенцовского карьера
Table 18. Measurements of metatarsal bones Mt III of horses from Liventsovka sand pit

Mt		<i>Equus livenzovensis</i>				<i>Equus sp.</i>			
№	Промер, мм	n	min	max	M	n	min	max	M
1	Длина максимальная	13	304,0	330,0	315,8	8	275,0	307,0	296,5
2	Ширина диафиза	13	32,0	43,0	38,3	8	30,0	39,0	34,3
3	Ширина дистального сустава	13	46,0	58,0	52,7	8	40,0	51,0	45,4
4	Индекс 2:1×100	13	10,1	13,3	12,1	8	9,9	13,1	11,6
5	Индекс 3:1×100	13	15,1	17,9	16,7	8	13,4	17,1	15,3

Р а з м е р ы в м м . Основная длина черепа РОМК, № Л-4 (восстановленная) около 580, экземпляра ЗИН, № 31078 — около 600. Длина жевательной поверхности верхних зубов: P^2 — 32,0–49,0; P^{3-4} — 30,0–36,4; M^{1-2} — 25,0–32,6; M^3 — 27,0–35,0. Длина жевательной поверхности нижних зубов: P_2 — 32,5–41,5; P_{3-4} — 28,0–36,0; M_{1-2} — 26,5–36,0; M_3 — 35,0–38,5.

С р а в н е н и е . По сравнению с *E. süssenbornensis* Wust (Зюссенборн, Германия) и *E. verae* Sher (Колымская низменность) лошадь из хапровских слоев в среднем меньше и имеет менее складчатую эмаль зубов, меньший протокон и более длинные метаподии.

Размеры костей и зубов ливенцовской лошади превышают таковые у *E. (Allohippus) stenonis* Cocchi, *E. sanmeniensis* Teilhard de Chardin et Piveteau (Нихэвань,

Китай), *E. altidens* Reichenau (Германия), *E. sivalensis* Falconer (Сивалики) и *E. nomadicus* Falconer et Cautley (Индия).

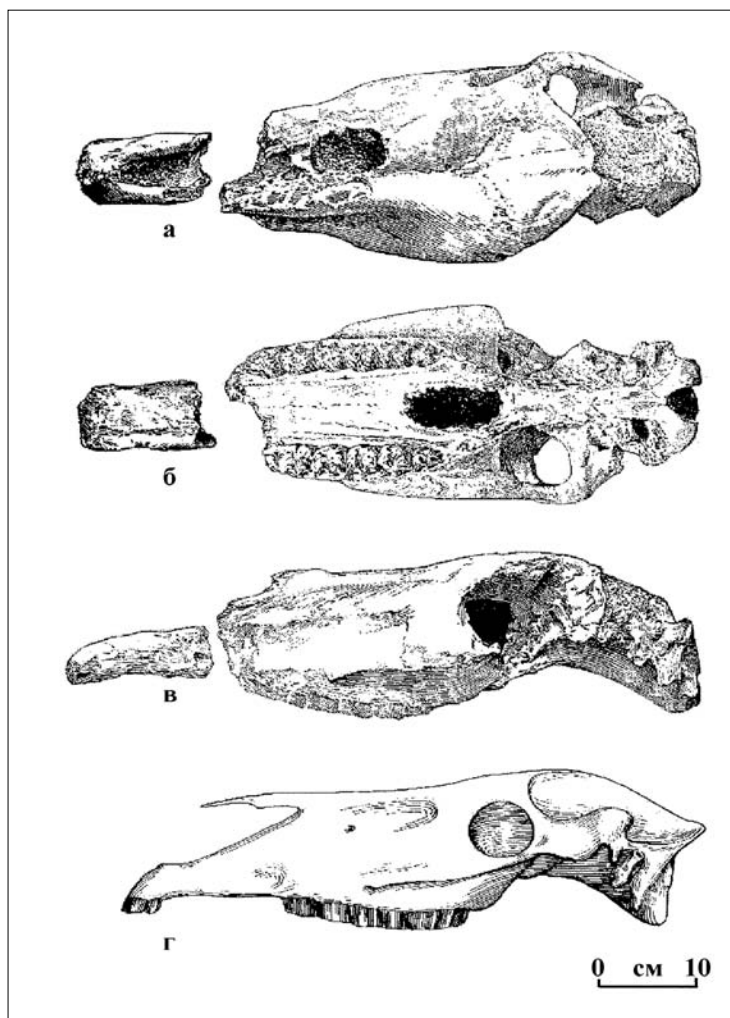


Рис. 17. *Equus* (A.) *livenzovensis* Bajgusheva, черепа: а-в — экз. ЗИН, № 31078: а — дорсальная, б — вентральная, в — латеральная стороны, Хапровский карьер (по Громова, 1949); г — голотип РОМК, № Л-4 (реконструкция), латеральная сторона, Ливенцовский карьер (по Azzaroli, 1990)

Fig. 17. *Equus* (A.) *livenzovensis* Bajgusheva, skulls: а-с — specimen ZIN, № 31078: а — dorsal view, б — ventral view, в — lateral view, Khapry sand pit (by V. I. Gromova, 1949); г — holotype ROMK, № L-4 (reconstruction), lateral view, Liventsovka sand pit (by Azzaroli, 1990)

С типичными стеноновыми лошадьми *E. (A.) livenzovensis* имеет много сходных черт: удлиненная морда, узкий лоб, направленный вверх длинный слуховой канал, форма протокона и двойной петли и др. (рис. 20–21). Однако кроме более крупных размеров у ливенцовской лошади есть и другие отличительные признаки: носовая вырезка заканчивается на уровне P^2 , а не P^3 , как у других стеноновых лошадей; сильнее развита предорбитальная ямка и др. Резцовая шири-

на у ливенцовской лошади меньше (70 мм), чем у *E. (A.) stenonis* из Сен-Валье (78–82 мм). Индекс отношения резцовой ширины к ширине лба у заднего края глазниц ливенцовской лошади 32,1 %, у лошади из Сен-Валье 35,0 %.

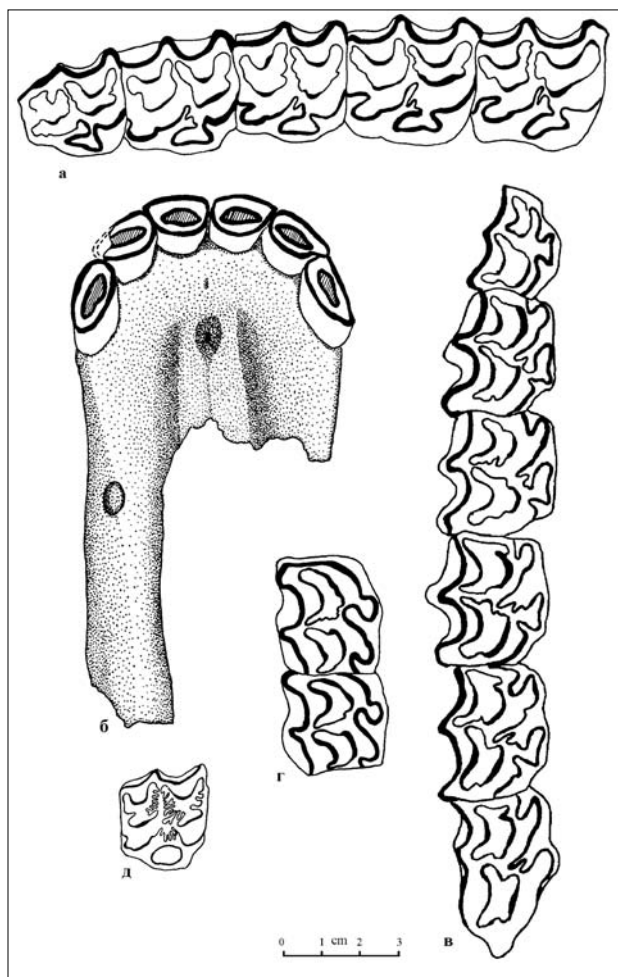


Рис. 18. *Equus* (A.) *livenzovensis* Bajgusheva: а — голо-тип РОМК, № Л-4, P³-M³; б — экз. РОМК, № Л-4, фрагмент верх-ней челюсти с резцами, Ливен-цовский карьер; в — экз. ЗИН, № 31078, P²-M³, Хапровский кар-рьер; *Equus* sp.: г — экз. АМЗ, № ОП-1509, P⁴-M¹, Ливенцовский карьер; *H. moriturum* Kretzoi: д — экз. ГИН 6/№, M¹-², Хапровский карьер (по Габуня, 1959)

Fig. 18. *Equus* (A.) *livenzovensis* Bajgusheva: а — holotype ROMK, № L-4, right P³-M³; б — specimen ROMK, № L-4, the fragment of upper jaw with incisors, Liventsovka sand pit; в — specimen ZIN, № 31078, left P²-M³, Khapry sand pit; *Equus* sp.: г — specimen AKM, № OP-1509, right P⁴-M¹, Liventsovsky sand pit; *H. moriturum* Kretzoi: д — specimen GIN 6/№, M¹-², Khapry sand pit (by Gabunia, 1959)

По сравнению с типичными стеноновыми лошадьми ливенцовская форма имеет более крупные и относительно стройные кости конечностей, в частности, метаподии и проксимальные фаланги, относительно короткие вторые фаланги. По пропорциям костей конечностей лошадь из хапровского аллювия сходна с грацильными лошадьми *E. cf. altidens* (Forsten, 1998a, b), только заметно крупнее.

З а м е ч а н и я . К данному виду нами были отнесены наиболее крупные остатки лошадей из хапровской коллекции с морфологическими признаками, позволяющими объединить их в одну группу.

Зубные характеристики крупной лошади хапровского комплекса близки к таковым у лошадей сборной группы *E. (A.) major* – *E. (A.) bressanus* – *E. (A.) robustus*. Однако, размеры и пропорции костей конечностей у этих форм иные (рис. 22–27). Метаподии ливенцовской лошади менее массивные, чем у *E. (A.) major* – *E. (A.) bressanus* из Сенеза (Франция), Ист-Рантона (Италия), Вюрцбург-Шалькцберга

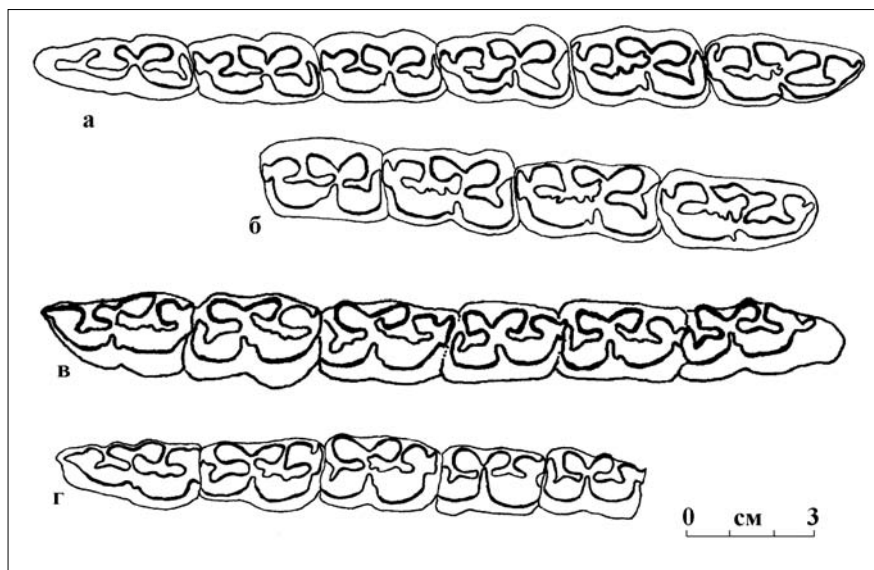


Рис. 19. *Equus (A.) livenzovensis* Bajgusheva: а — экз. AM3, № ОП-1535, P_2-M_3 , б — экз. AM3, № ОП-1538, P_2-M_1 , в — экз. РОМК, № Л-229, P_2-M_3 , *Equus* sp.: г — экз. РОМК, № Л-860, P_3-M_3 , Ливенцовский карьер

Fig. 19. *Equus (A.) livenzovensis* Bajgusheva: а — specimen AMZ, № OP-1535, P_2-M_3 , б — specimen AM3, № OP-1538, P_2-M_1 , в — specimen ROMK, № L-229, P_2-M_3 , *Equus* sp.: г — specimen ROMK, № L-860, P_3-M_3 , Liventsovsky sand pit

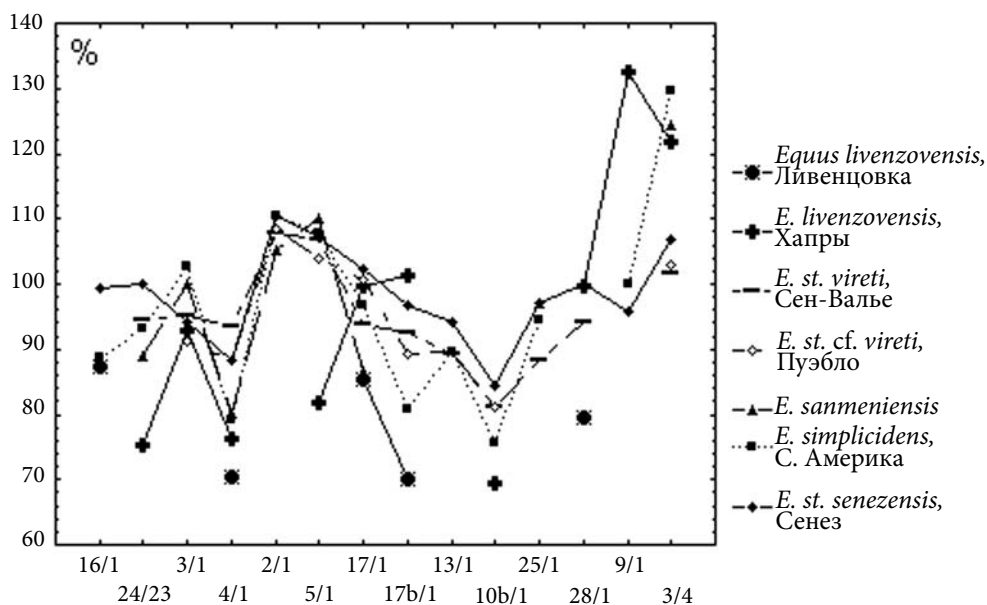


Рис. 20. Соотношение параметров черепов у некоторых стеноновых лошадей. Промеры взяты по Eisenmann, 1980. Измерения даются в сравнении с *Equus hemionus*

Fig. 20. The ratio of some stenonid horses' skulls' parameters. Measurements by Eisenmann, 1980 are given in comparison with *Equus hemionus*

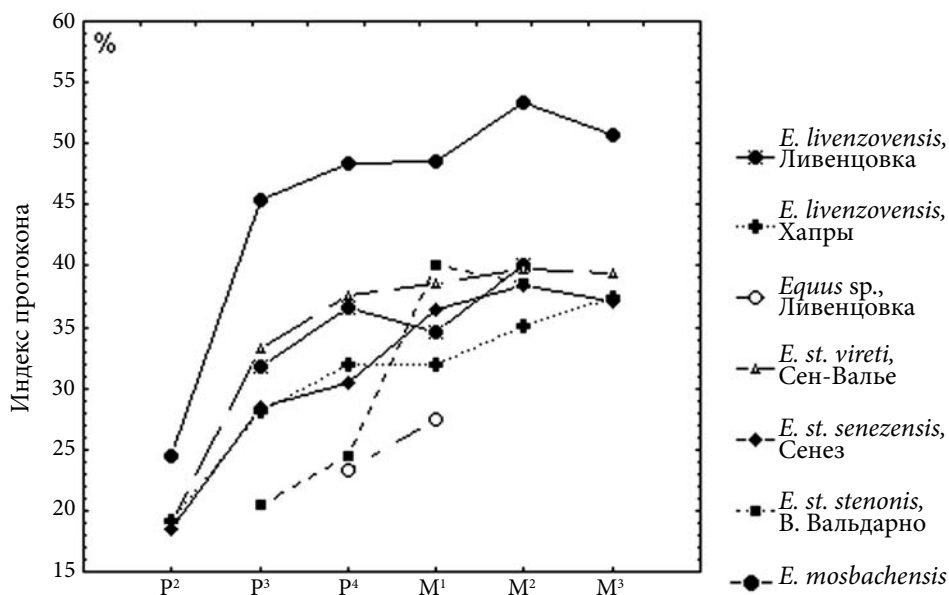


Рис. 21. Сравнение характера изменения длины протокона в ряду верхних зубов лошадей хапровского комплекса и некоторых других лошадей

Fig. 21. The comparison of the protocone's length changing in the upper teeth row of horses of Khapry Faunistic Complex and some other ones

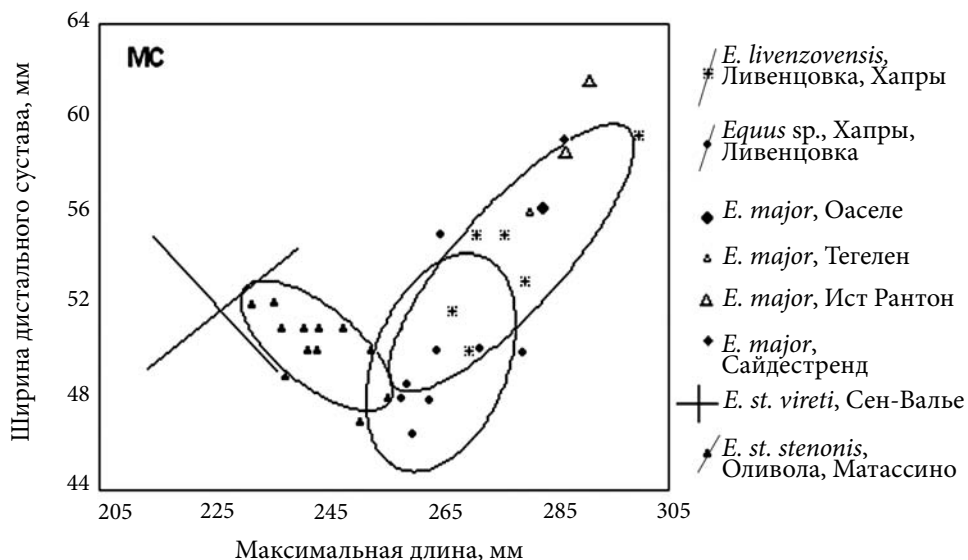


Рис. 22. Соотношения длин передних метаподий и ширины их дистального сустава у некоторых виллафранкских лошадей. Данные по *Equus major* Boule по Samson, 1975; Форстен (личное сообщение, 1999); *E. stenonis vireti* Prat по Eisenmann, 1979

Fig. 22. The ratio of the length of the metacarpus and distal articular surface breadth of some Villafranchian horses. Data for *E. major* Boule from Samson (1975); A. Forsten (pers. com.); *E. stenonis vireti* Prat from V. Eisenmann (1979)

(Германия), Кишланга (Венгрия) и Моисеевки (Казахстан) (Azzaroli, 1990; Forsten, 1998a). С *E. (A.) livenzovensis* сходны остатки лошадей из Татаурово (Россия), Псепкупса (Северный Кавказ) и, возможно, Новых Танатар, Долинского (Молдавия), Крыжановки (Украина), Тегелена (Нидерланды), Сайдстренда (Великобритания), Оаселе (Молдавия), Бактона (Италия), Подпуск-Лебяжьего (Vislobokova, 1996; Forsten, 1998a). Относимые к *E. (A.) livenzovensis* остатки из средневиллафранкских местонахождений — Монтополи (Италия), Хуэляго, Ринкон-1 (Испания), по мнению А. Форстен (Forsten, 1998a), отличаются от лошади из хапровских слоев меньшей длиной и меньшей стройностью метаподий.

Форстен (Forsten, 1998a) считала возможным выделить в составе хапровского комплекса две крупные формы лошадей — *E. livenzovensis* и *E. major* Boule. С нашей точки зрения это нецелесообразно ввиду отсутствия явных различий в параметрах костей и характеристик зубной системы. Отличия метаподий *E. (A.) livenzovensis* от находок, относимых к *E. (A.) major*, позволяют говорить о самостоятельности ливенцовской формы. Наличие в выборке отдельных особо крупных экземпляров зубов и костей скелета (бедренные и большие берцовые кости) можно объяснить половым диморфизмом.

Метаподии крупной лошади из хапровских слоев отличаются от более мелкой *Equus* sp. из этого местонахождения, в основном, большими размерами. Однако наблюдаются также различия в строении суставных фасеток проксимального сустава, меньшей грацильности, иных пропорциях дистального сустава (рис. 22–27).

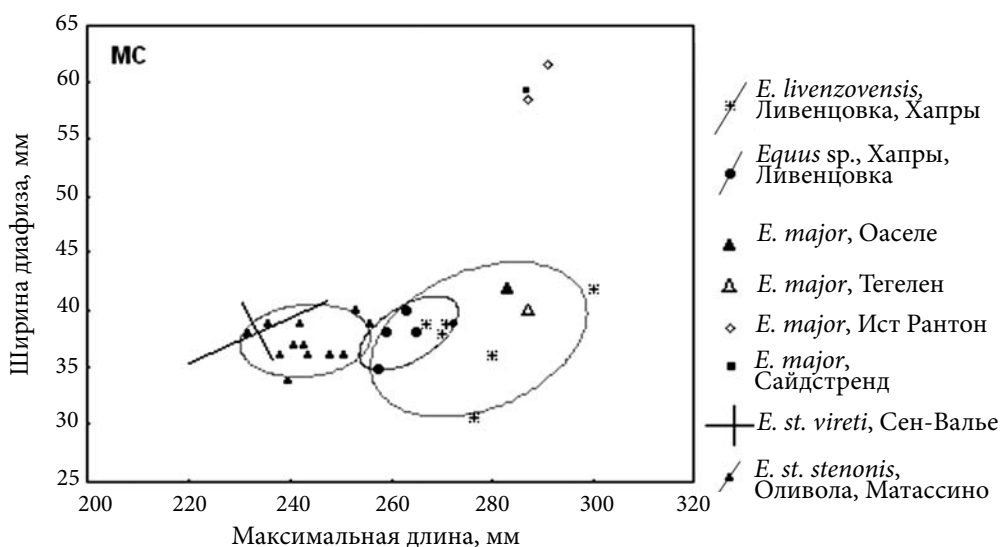


Рис. 23. Соотношение показателя стройности передних метаподий у некоторых виллафранкских лошадей. Данные по *Equus major* Boule: Samson, 1975; А. Форстен (pers. com.); *E. stenonis vireti* Prat — по Eisenmann, 1979

Fig. 23. The ratio of the parameters of slenderness of fore metapodiums of some Villafranchian horses. Data for *E. major* Boule from Samson (1975); A. Forsten (pers. com.); *E. stenonis vireti* Prat from V. Eisenmann (1979)

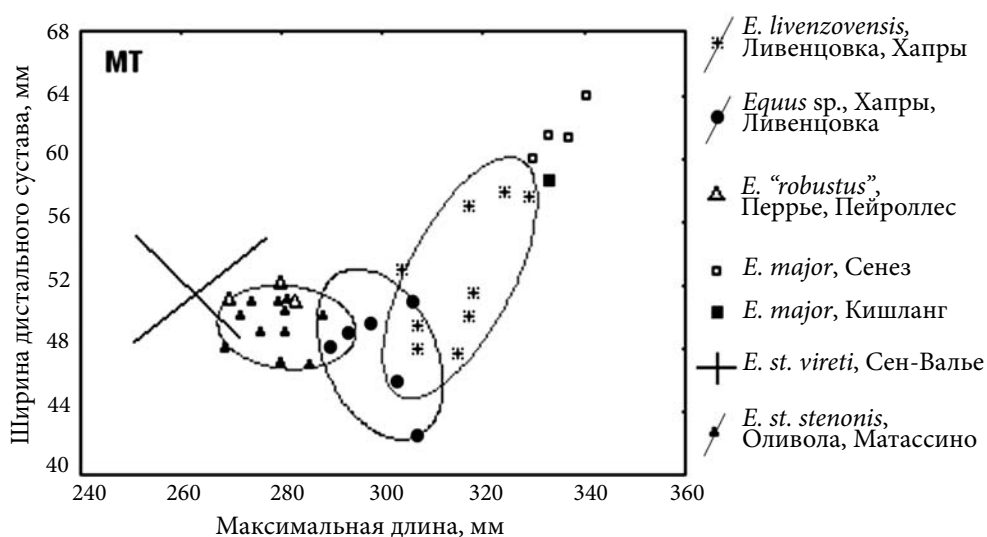


Рис. 24. Соотношение значений длины задней метаподии к ширине ее дистального сустава у некоторых виллафранкских лошадей. Данные взяты из De Giuli, 1972; Eisenmann, 1979; Prat, 1980; А. Форстен (pers. com.)

Fig. 24. The ratio of the metatarsus length and distal articular surface breadth of some Villafranchian horses. Data by De Giuli, 1972; Eisenmann, 1979; Prat, 1980; A. Forsten (pers. com.)

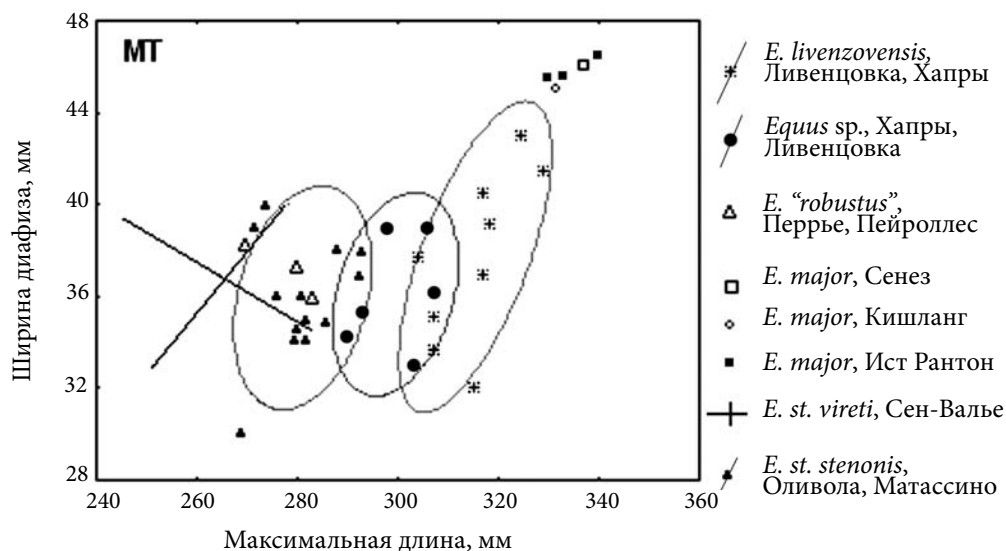


Рис. 25. Соотношение значений длины задней метаподии к ширине диафиза у некоторых виллафранкских лошадей. Данные взяты из De Giuli, 1972; Eisenmann, 1979; Prat, 1980; А. Форстен (pers. com.)

Fig. 25. The ratio of the metatarsus length and diaphysis breadth of some Villafranchian horses. Data by De Giuli, 1972; Eisenmann, 1979; Prat, 1980; A. Forsten (pers. com.)

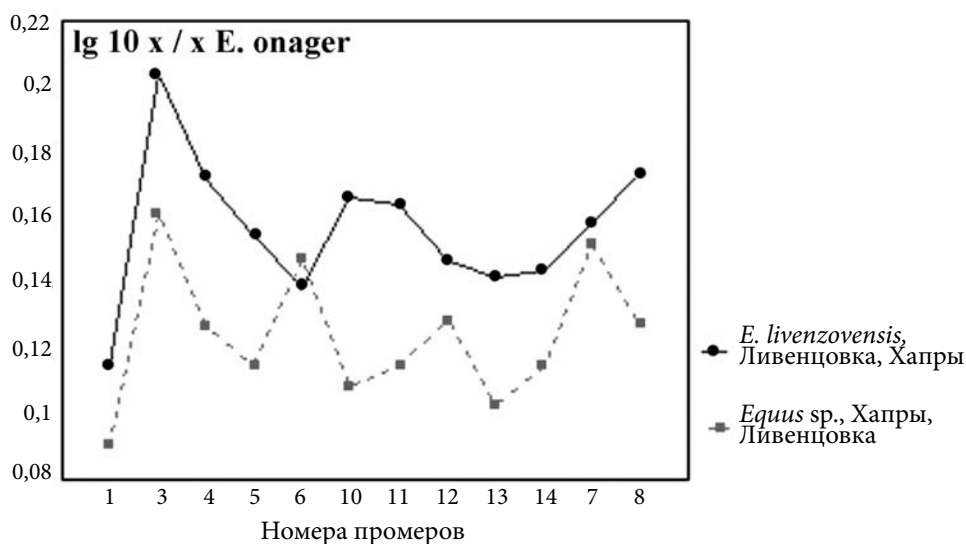


Рис. 26. Соотношение усредненных характеристик передних метаподий у разных видов лошадей хапровского комплекса (промеры по Eisenmann, 1979): 1 — максимальная длина кости; 3 — ширина диафиза; 4 — поперечный диаметр диафиза; 5 — ширина проксимального диафиза; 6 — поперечный диаметр проксимального сустава; 7 — наибольший диаметр суставной фасетки запястной кости; 8 — диаметр суставной грани для крючковой кости; 10 — ширина дистального конца кости в надсуставных буграх; 11 — ширина дистального сустава; 12 — диаметр суставного киля; 13 — минимальный диаметр сустава; 14 — поперечный диаметр дистального сустава

Fig. 26. The ratio of the averaged parameters of fore metapodials of different horses' species of Khapry Faunistic Complex (measurements by Eisenmann, 1979): 1 — maximal length of the bone; 3 — the minimal breadth of diaphysis; 5 — proximal articular breadth; 6 — articular proximal antero-posterior diameter; 7 — width of the articular facet for the magnum; 8 — width of the posterior articular facet for the hamatum; 10 — distal maximal supra-articular breadth; 11 — distal articular maximal breadth; 12 — distal maximal depth of the keel; 13 — distal minimal depth of the lateral condyle; 14 — distal maximal depth of the medial condyle

Вариабельность признаков внутри данной группы остатков довольно большая, но выделить внутри нее отдельные морфотипы не представляется возможным, все наблюдаемые отклонения укладываются в пределах одной морфологической группы. Различия значений индексов и линейных промеров зубов, а также изменчивость формы эмалевых структур объясняются неодинаковой степенью стертости зубов и индивидуальной изменчивостью.

Колебание длины передних метаподий у ливенцовской лошади составляет 11 %, а задних — 8 %, что не превышает аналогичные показатели на выборках из других местонахождений. Как показано на массовой выборке одновозрастных остатков *Hipparion elegans* Gromova (Громова, 1952), колебания отдельных параметров могут достигать 15 %. Согласно И. Е. Кузьминой (1997), различия в параметрах костей *Equus* в зависимости от половой принадлежности особи может достигать (по длине) 25 % для пястных и 9–12 % для плюсневых костей. Для других стеноновых лошадей (*E. (A.) s. vireti*, *E. (A.) s. stenonis* Cocchi, *E. (A.) s. senezensis*

Prat и др.) также характерна значительная изменчивость размеров костей конечностей (De Giuli, 1972; Eisenmann, 1979, 1980).

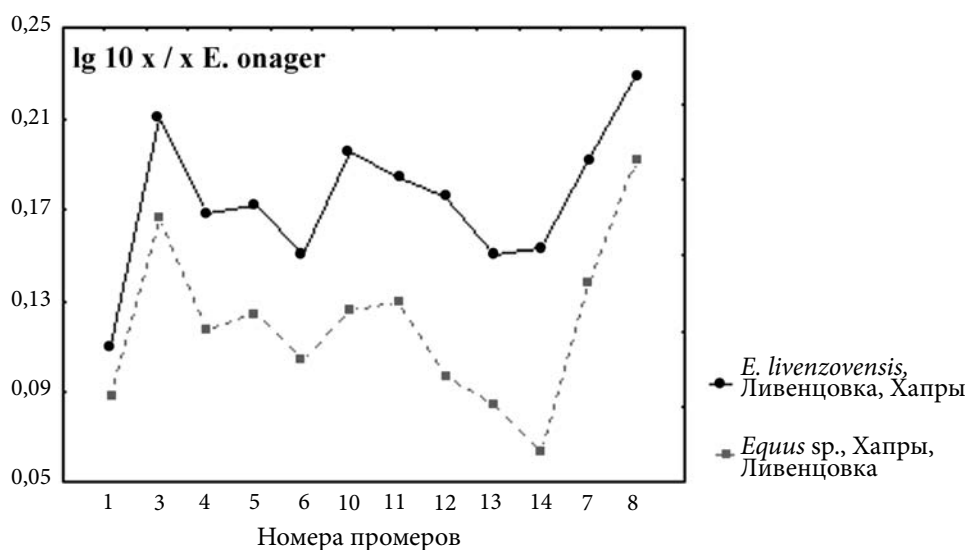


Рис. 27. Соотношение усредненных характеристик задних метаподий у разных видов лошадей хапровского комплекса. Обозначения — см. рисунок 26

Fig. 27. The ratio of the averaged parameters of hind metapodials of different horses' species of Khapry Faunistic Complex. The notation see at figure 26

Ливенцовская лошадь, вероятно, была типичным обитателем лесостепных (саванноподобных) ландшафтов. Целый ряд характеристик свидетельствует о том, что эта лошадь питалась довольно сочной высокорослой растительностью и обитала в малозасушливых биотопах: длинная узкая морда, узкие резцы, короткий протокон, сильноскладчатая и относительно тонкая эмаль, массивные конечности, сильное развитие боковых связок на метаподиях, уплотненность дистальных частей конечностей. Массивность метаподий этой лошади сходна с таковой у современных саванной зебры *E. burchelli boehmi* (индекс массивности диафиза Мс III — 14,97, Мт III — 13,2) и горной зебры *E. zebra hartmannae* (индекс массивности диафиза Мс III — 14,76, Мт III — 12,97).

Распространение. Причерноморье, Приазовье, Западная Сибирь; верхний плиоцен — ? нижний плейстоцен.

Материал. Череп самки (РОМК, № Л-4), Ливенцовка; череп самца (ЗИН, № 31078), Хапры; верхние и нижние зубные ряды (всего 17); изолированные верхние и нижние зубы (всего 84); передние метаподии (Мс III) — 19 экземпляров; задние метаподии и их фрагменты (Мт III) 32 экземпляра; более 250 остатков других частей посткраниального скелета, коллекции РОМК, АМЗ, РГУ, ЗИН, ГИН, ПИН; Хапры, Ливенцовка, Мокрый Чалтырь, Морская; хапровские слои.

Equus sp.
Фототабл. V, фиг. 6–7

Equus sp.: Хохловкина, 1940, с. 83; Громов, 1948, с. 45; Eisenmann, 2004, s. 301.

Equus cf. *stenonis*: Громова, 1949, с. 72; Байгушева, 1971, с. 19; Bajgusheva et. al., 2001, p. 134.

Equus cf. *altidens*: Байгушева, 1990, с. 5; Forsten, 1998a, с. 648.

Allohippus cf. *mygdoniensis*: Eisenmann, 2004, s. 301.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е (рис. 18d). Размеры средние. Верхние коренные зубы характеризуются отсутствием сильной складчатости эмали, узким нераздвоенным и приплюснутым в передне-заднем направлении мезостилем, широким парастилем, округлым коротким протоконом (индекс длины протокона — 23,8 на P⁴ и 25,0–27,3 на M¹), округлым гипоконом, неглубокой долилкой гипокона, отсутствием pli saballin. Формула постфлексиды среднеразмерной лошади из Приазовья — 12233 (по Eisenmann, 1980).

К этой форме отнесены наиболее мелкие нижние зубы с относительно равнолопастной двойной петлей (рис. 18d). Складчатость задней долилки у этих зубов выражена в меньшей степени, чем у зубов крупной лошади из хапровских слоев. Наружная долилка относительно глубокая. На предкоренных зубах она не доходит до шейки двойной петли даже на сильностертых экземплярах. Для коренных характерно значительное проникновение эктофлексиды (наружной долилки), который часто соприкасается с выемкой лингвофлексиды даже на многих слабостертых зубах.

Из костей конечностей к этой группе лошадей из хапровских слоев отнесены самые мелкие и грацильные (табл. 17–18; рис. 22–27). Задние метаподии характеризуются слабым выступанием срединного гребня.

Размеры метаподий превышают таковые у всех однопалых лошадей позднего плиоцена — раннего плейстоцена, кроме крупных форм из группы *E. (A.) major* – *E. (A.) bressanus* – *E. (A.) robustus*. Принимая во внимание грацильность костей конечностей и, в частности, метаподий, «мелкую форму» лошадей хапровского комплекса сравнивают с мелкими тонконогими плейстоценовыми лошадьми, относимыми к *E. altidens*. К данному виду относят всех древних мелких лошадей с грацильными костями конечностей (Forsten, 1999). Однако больший размер зубов и более короткий протокон отличают *Equus* sp. хапровского комплекса от *E. altidens* из Зюссенборна (Musil, 1969). От *E. aff. altidens* из Дманиси (Грузия) *Equus* sp. из Приазовья отличается более длинными метаподиями (Кузьмина, 1997). Массивность метаподий описываемой формы (табл. 17–18) сходна с таковой у пустынной зебры *E. grevyi* (индекс массивности Mc III — 13,8, Mt III — 11,75).

З а м е ч а н и я. Некоторые авторы считают, что «мелкая форма» лошади из хапровского аллювия и *E. altidens* таксономически тесно связаны (Байгушева, 1990; Forsten, 1998a). Учитывая азиатское влияние на облик хапровской териофауны (см. гл. 7), можно предположить, что именно в этом сообществе впервые появляются лошади, близкие к *E. altidens*. В последующем, по мере нарастания аридизации, подобные лошади становятся характерными и для остальной Европы. Однако, с нашей точки зрения, размеры и пропорции костей конечностей — скорее экологический, чем таксономический признак. Поэтому грацильность метаподий мы считаем приспособлением мелкой лошади хапровского комплекса к обитанию

в открытых и сухих биотопах. Некоторые сходства в стройности костей и строении ряда элементов зубов с полуослами и куланами, вероятно, являются проявлениями параллелизма и появляются как реакция на сходные условия обитания.

Два таксона Equidae — более крупной стенонопоподобной лошади и более мелкой, установлены в местонахождениях Грузии (Ахалкалаки, Дманиси; Forsten, 1998b), Румынии (Финтина Луи Митилан, Ротбав-Сильвестру; Radulesco, Samson, 1990), Тирасполе (Gromova, Dubrovo, 1975), Италии (В. Вальдарно, Ле Вилле, Фиглайна, Тассо, Цикогна, Терранова; Azzarolli, 1965; Forsten, 1998b), Германии (Унтермасфельд, Зюссенборн, Войгштедт; Musil, 1969; Kahlke, 2000; Forsten, 1998b), Франции (Сенез; Eisenmann, 1980), Греции (Полилаккос; Koufos, Kostopoulos, 1997a), Китая (Нихэвань; Eisenmann, 1975), Монголии (Налайха; Eisenmann, Kuznetsova, 2004), Казахстана (Подпуск-Лебяжье, местонахождения «илийского» комплекса; Кожамкулова, 1981; Коченов, Кожамкулова, 1988; Vislobokova, 1996), Таджикистана (Куруксай; Биостратиграфия..., 1988; Forsten, Sharapov, 2000). Местонахождения Северного Кавказа — не исключение. Несколько форм указывалось в составе хапровской и псепкупской позднеплиоценовых фаун млекопитающих (Громова, 1962; Байгушева, 1978, 1990; Forsten, 1998a). В позднем плейстоцене Крыма и Северного Кавказа зачастую сосуществовали *Equus caballus latipes* и *E. hydruntinus* (Громова, 1949). Кроме того, Форстен (Forsten, 1999) считала, что некрупные лошади со стройными костями конечностей, относимые ею к *E. cf. altidens*, почти всегда сосуществовали с крупными формами лошадей типа *E. (A.) major*. Хапровская фауна — не исключение. Вероятно, пространство ресурсов в лесостепных ландшафтах конца плиоцена — начала плейстоцена позволяло сосуществовать двум формам лошадей. Обычно наиболее массовыми в тафоценозах являются стенонопоподобные крупные лошади. Мелкие формы часто представлены таксонами с куланопоподобными или ослопоподобными признаками.

М а т е р и а л . Верхние зубы (P⁴-M¹ AMЗ, № ОП-1509); нижние зубные ряды (AMЗ, № ОП-1537, РОМК, №№ Л-860, Л-1278), Ливенцовка; передние метаподии (Mc III) и их фрагменты — 9 экземпляров; задние метаподии (Mt III) — 7 экземпляров; другие части посткраниального скелета; всего около 50 остатков, коллекции РОМК, AMЗ; Хапры, Ливенцовка, Морская, Воловая Балка; хапровские слои.

Подотряд Ceratomorpha

Семейство Rhinocerotidae Gray, 1821

Подсемейство Dicerorhininae Simpson, 1945

Род *Stephanorhinus* Kretzoi, 1942

Stephanorhinus ex gr. *megarhinus*-*kirschbergensis*

Фототабл. VI, фиг. 1–6; VII, фиг. 1–4

Rhinoceros cf. etruscus: Хохловкина, 1940, с. 83; Громов, 1948, с. 44; Байгушева, 1971, с. 20.

Dicerorhinus etruscus: Байгушева, 1964, с. 46; Алексеева, 1977а, с. 110.

Dicerorhinus aff. *megarhinus*: Габуния и др., 1986, с. 102.

Dicerorhinus cf. megarhinus: Байгушева, 1984, с. 173.

Stephanorhinus ex gr. *jeanvireti*: Bajgusheva et al., 2001, p. 134.

О п и с а н и е (рис. 28). Зубы брахиодонтные. Корни мощные. Эмаль слабоморщинистая, не покрыта цементом. На P^2 из Хапров (экз. РОМК, № X-1024) шпора (кроше) и криста слиты, образуют на стертой жевательной поверхности дополнительный замкнутый эмалевый островок. Таким образом, на P^2 имеется три марки. Эктолоф выпуклый. Металоф выражен хорошо, наклонен назад. Внутренняя часть зуба заметно утолщена, гипокон не обособлен. С внутренней стороны гипокон и протокон в месте их соединения разделены вертикальной бороздой, исчезающей при стирании. Воротничок развит на передней стороне зуба.

P^3 (экз. РОМК, № X-1024) четырехугольных очертаний (рис. 28). Парастильная складка и ребро паракона выражены почти по всей длине зуба, сглаживаясь лишь у самого основания. Метакон выражен хорошо. Эктолоф слегка наклонен внутрь. Протолоф и металоф развиты хорошо, слегка загнуты назад. Средняя долинка узкая, глубокая. Хорошо выражены кроше и криста. Задняя долинка глубокая, вход в нее закрыт высокой стенкой. Дополнительная фасета не образуется.

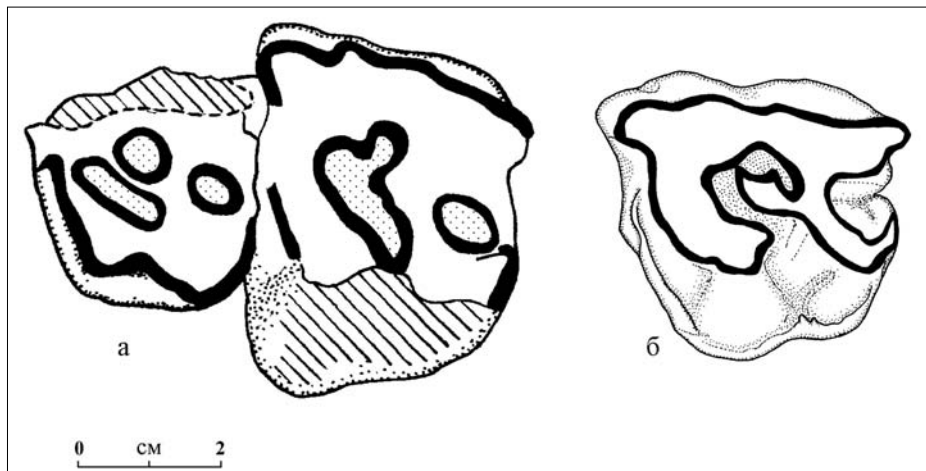


Рис. 28. *Stephanorhinus* ex. gr. *megarhinus* – *kirchbergensis*: а — экз. РОМК, № X-1024, левые P^2 – P^3 , Хапровский карьер; б — экз. ПИН, № 1358/86, левый M^1 , Ливенцовский карьер

Fig. 28. *Stephanorhinus* ex. gr. *megarhinus* – *kirchbergensis*: а — specimen ROMK, № X-1024, left P^2 – P^3 , Khapry sand pit; б — specimen PIN, № 1358/86, left M^1 , Liventsovka sand pit

M^1 и M^2 (экз. РОМК, № Л-317, ПИН, № 1358/86) имеют довольно узкое кроше, глубоко входящее в среднюю долинку и на сильностертых зубах соединяющееся с кристой (рис. 29). Средняя долинка S-образно изогнута, глубокая. Между протоконом и гипоконем во внутренней части средней долилки на уровне воротничка имеются небольшие эмалевые бугорки. На гипоконе заметна вертикальная борозда. Воротничок развит на передней и, частично, на лингвальной стенках зуба. Парастиль и метастиль хорошо выражены. Задняя долинка треугольная, глубокая, у входа с удлинненным массивным бугорком, при сильном стирании образующим заднюю стенку.

M^3 (экз. ГИН, № 301/1) треугольных очертаний, имеет хорошо развитые протолоф и эктолоф. На протолофе заметна противошпора. В латеральной части средней долилки присутствует небольшой эмалевый островок, являющийся, возможно, остатком кроше.

Горизонтальная ветвь нижней челюсти узкая и относительно невысокая, постепенно суживающаяся к симфизу (табл. 19). Каудальный конец симфиза лежит под передней половиной P_3 . Угол между горизонтальной и восходящей ветвями нижней челюсти составляет от 106° (экз. РОМК, № МЧ-1270) до 132° (экз. РОМК, № Х-566). Симфизная часть на имеющихся образцах не сохранилась.

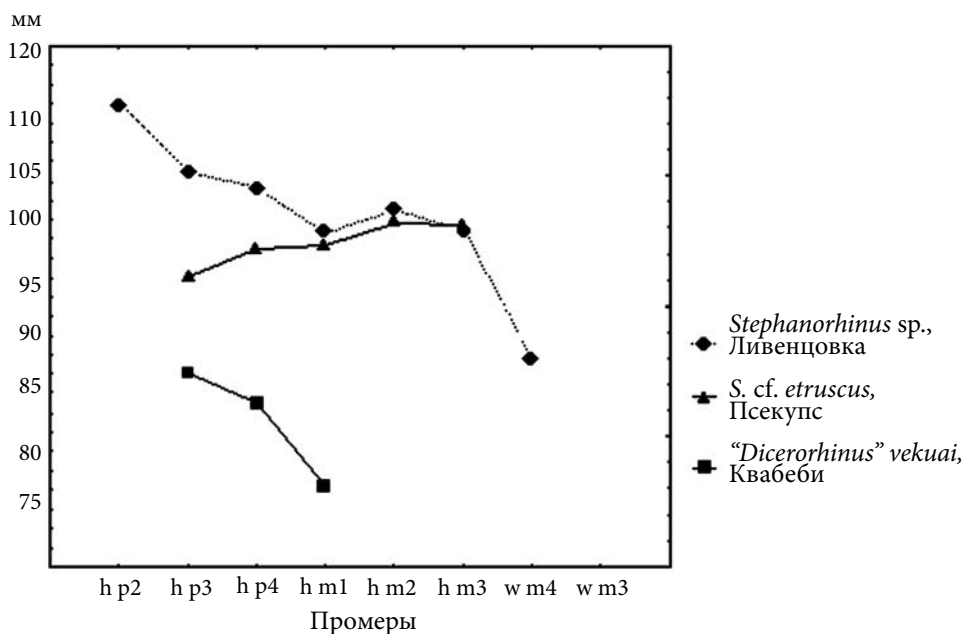


Рис. 29. Соотношение параметров нижних челюстей у некоторых носорогов из Приазовья и Грузии. Обозначения: h — высота тела челюсти; w — ширина тела челюсти

Fig. 29. The ratio of the lower jaws' parameters of some rhinoceros from Sea of Azov Region and Georgia. Notations: h — the depth of the horizontal ramus of lower jaw; w — the width of the horizontal ramus of lower jaw

Постоянные нижние предкоренные зубы моляризованы. Все зубы имеют сходную высоту коронок. Ширина металофида у основания коронки на P_2 - M_1 меньше, чем ширина гиполофида или равна ей. У M_2 и M_3 ширина металофида превышает ширину гиполофида. Задний гребень (гипоконид) полностью смыкается с передним гребнем (протоконидом) только в верхней части коронки на слабостертых зубах. Металофид и гиполофид в поперечном сечении U-образные. Жевательная поверхность P_2 имеет треугольное очертание. Отношение высоты нестертой коронки к наибольшей ее длине 88,8 % у экз. РОМК, № Л-32 и 75 % у экз. РОМК, № Х-566. Воротничок слабо развит на предкоренных. На коренных зубах складка воротничка хорошо заметна, но она не сплошная. Иногда воротничок покрыт множеством мелких бугорков. У входа в заднюю внутреннюю долину часто имеется несколько бугорков эмали.

Кости конечностей относительно стройные (табл. 20–22). Плечевая кость прямая, с хорошо развитыми дельтовидной бугристостью и латеральным надмыщелком дистального конца кости. Блок плечевой кости несколько скошен по отношению к продольной оси кости. Третья пястная кость (Mc III) стройная. Фасетка для Mc II небольшая. Фасетки для Mc IV разделены желобом на переднюю и заднюю

части. Задняя фасетка для Мс IV овальная. Мышечки дистального сустава бедренной кости располагаются почти параллельно продольной оси кости. Блок для коленной чашечки массивный с относительно невысокими блоковыми гребнями. Надмышечки дистального конца кости развиты хорошо. Таранная кость (астргал) относительно низкая с широким и массивным латеральным гребнем блока.

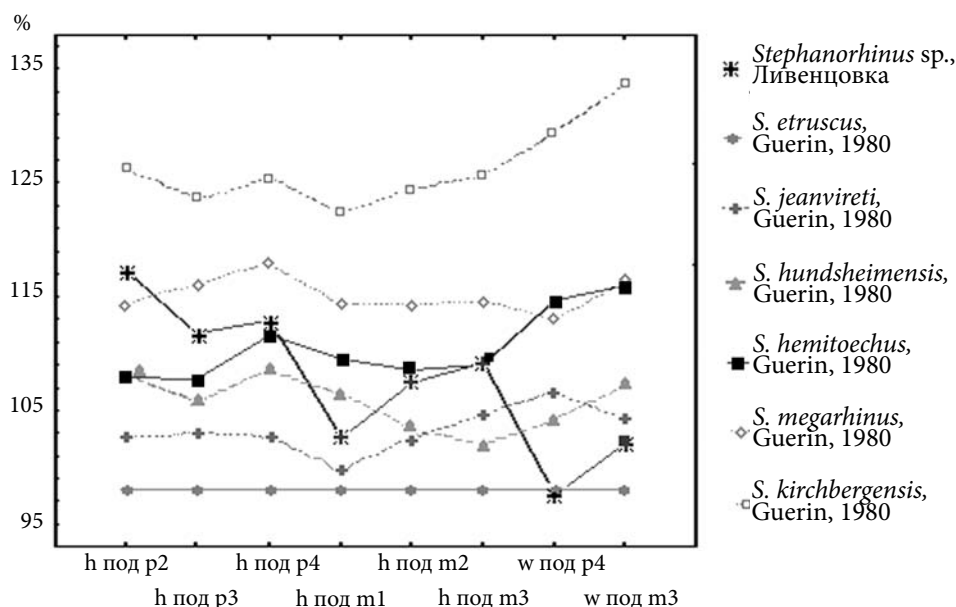


Рис. 30. Соотношения средних параметров нижних челюстей у представителей рода *Stephanorhinus*. Обозначения: h — высота тела челюсти; w — ширина тела челюсти

Fig. 30. The ratio of the lower jaws' averaged parameters of some *Stephanorhinus*. Notations: h — the depth of the horizontal ramus of lower jaw; w — the width of the horizontal ramus of lower jaw

Размеры в мм. Размеры жевательной поверхности P² 32,1 × 40,0; P³ (экз. РОМК, № X-1024) — 37,0 × 52,3; M² 41,0 × 44,0; M³ 61,0 × 50,2. Ширина M¹ — 54,2. Высота нестертой коронки в передненааружном отделе M₂ — 40,0 (экз. РОМК, № Л-32). Длина третьей пястной кости (Мс III) 215,0, ширина в середине диафиза 50,2. Высота астргала 89,0, ширина — 102,1.

Сравнение. Носорог хапровского комплекса, в общем, крупнее средних параметров *S. etruscus* (Falconer), *S. jeanvireti* (Guerin), *S. hundsheimensis* (Toula) и мельче средних размеров *S. megarhinus* (Cristol) и *S. miguelcrusafonti* (Guerin et Santafe). Он крупнее *S. hemitoechus* (Falconer) и мельче *S. kirchbergensis* (Jager) и *S. vekuai* (Ciskarishvili) (табл. 20–22).

Брахиодонтные зубы отличают носорога из Ливенцовки и Хапров от *S. kirchbergensis*, обладающего гипсодонтными премолярами, и *S. hemitoechus* с гипсодонтными молярами (Fortelius et al., 1993).

Горизонтальная ветвь нижней челюсти носорога из Ливенцовки значительно выше, чем у мелкого *S. etruscus* и более крупного *S. hundsheimensis*, уступает лишь *S. megarhinus*. В то же время нижняя челюсть носорога из Приазовья тоньше, чем у *S. hundsheimensis*, и приближается к толщине *S. etruscus*. Отличается она и слабым увеличением высоты горизонтальной ветви от симфизной части к восходящей ветви (рис. 29–30).

Таблица 19. Промеры нижних челюстей и зубов *Sterphanorhinus* ex gr. *megarhinus-kirchbergensis* из ханровских слоев. М — среднее значение
 Table 19. Measurements of *Sterphanorhinus* ex gr. *megarhinus-kirchbergensis* mandibles and teeth from Khapry layers. М — mean data

Промеры, мм		Stephanorhinus ex gr. megarhinus-kirchbergensis											
№		РОМК № Л-5	РОМК, № X-566	РОМК, № Л-1765	РОМК, № МЧ-1270	РОМК, № Л-32	АМЗ, № ОП-1694	ГИН, № 301/11	ГИН, № 301/35	РОМК, № Л-1062	РОМК, № Л-371	min-max	М
1	Высота горизонтальной ветви (Нгм) под P ₂ -P ₃	76,2	–	82,0	–	–	–	–	–	–	–	76,2–82,0	79,1
2	Нгм под P ₃ -P ₄	78,5	81,8	85,0	–	82,4	81,0	–	–	–	–	78,5–85,0	81,8
3	Нгм под P ₄ -M ₁	82,2	88,7	85,6	–	87,5	91,0	–	–	–	–	82,2–91,0	87,5
4	Нгм под M ₁ -M ₂	86,0	96,0	96,0	84,3	86,0	96,0	82,3	87,0	–	–	82,3–96,0	86,5
5	Нгм под M ₂ -M ₃	91,0	97,0	99,0	88,8	–	99,0	80,5	–	–	–	80,5–99,0	94,0
6	Нгм позади M ₃	94,5	101,0	101,0	89,8	–	103,0	–	–	–	–	89,8–103,0	101,0
7	Ширина горизонтальной ветви между P ₄ -M ₁	45,0	57,1	50,6	–	51,0	46,0	48,0	48,0	–	–	45,0–57,1	48,0
8	Ширина горизонтальной ветви под M ₃	–	–	–	–	–	–	51,0	–	–	–	51,0–51,0	51,0
9	Высота челюсти с венечным отростком	–	–	–	–	–	–	>210	–	–	–	–	–
10	Длина P ₂ -M ₃	–	–	–	–	–	–	(232)	–	–	–	–	–
11	Длина P ₃ -M ₃	–	–	–	–	–	–	204,4	–	–	–	–	204,4
12	Длина P ₂ -P ₄	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
13	Длина M ₁ -M ₃	–	–	–	–	–	–	135,0	–	–	132,0	132,0–135,0	133,5
14	P ₂ Длина (L)	32,6	–	–	29,5	–	–	–	(30)	–	–	29,5–32,6	31,1
15	Ширина (W)	21,2	–	–	20,0	–	–	–	–	–	–	20,0–21,2	20,6
16	P ₃ Длина	36,4	–	36,8	36,5	–	–	35,0	40,0	–	35,5	35,0–40,0	36,5
17	Ширина	26,8	–	26,6	26,0	–	–	24,6	27,0	–	30,5	24,6–30,5	26,7
18	P ₄ Длина	40,0	–	39,0	40,0	42,0	47,0	38,3	37,0	40,8	40,0	37,0–47,0	40,0
19	Ширина	28,8	–	28,8	28,7	27,0	33,0	25,6	29,0	28,6	32,0	25,6–33,0	28,8
20	M ₁ Длина	41,0	50,0	46,5	42,0	49,0	48,0	41,0	42,0	–	42,0	41,0–50,0	42,0
21	Ширина	32,2	36,7	33,0	32,5	31,0	37,0	27,4	30,5	–	35,2	27,4–37,0	32,5
22	M ₂ Длина	47,2	54,0	47,8	47,0	–	53,0	45,0	–	–	49,3	45,0–54,0	47,8
23	Ширина	32,6	37,0	22,4	33,5	–	37,5	28,6	–	–	35,5	22,4–37,5	33,5
24	M ₃ Длина	50,0	57,0	51,0	52,0	51,8	57,0	46,6	–	–	55,0	46,6–57,0	51,9
25	Ширина	31,0	35,4	30,0	35,0	30,5	35,0	30,0	–	–	33,5	30,0–35,4	32,3

Таблица 21. Сравнение промеров бедренных костей некоторых представителей *Stephanorhinus*. М — среднее значение; данные в скобках — примерный размер
Table 21. The comparison of femur measurements of some representatives of *Stephanorhinus*.
 М — mean data, data in square bracket are approximate

№	Femur Промеры, мм	<i>Stephanorhinus</i> ex gr. <i>megarhinus</i> – <i>kirchbergensis</i>		<i>S. cf.</i> <i>etruscus</i>		<i>S. megarhinus</i>				<i>S. jeanvireti</i>				<i>S. etruscus</i>				<i>S. hundsheimensis</i>		<i>S. hemito-</i> <i>echus</i>		<i>S. cf.</i> <i>kirchbergensis</i>	
		колл. РОМК		РОМК, № Л-182 dex		6/№, р. Дон		Guérin, 1980		Guérin, 1980		Guérin, 1980		Fortellus et al., 1993		Guérin, 1980;		Fortellus et al., 1993		Guérin, 1980;		Fortellus et al., 1993	
		min-max	n	min-max	n	min-max	n	min-max	n	min-max	n	min-max	n	min-max	n	min-max	n	min-max	n	min-max	n	min-max	n
1	Минимальная ширина диафиза	68,0	–	17	65–101,5	81,68	13	65,0–78,0	69,27	25	48,0–69,0	59,6	4	68,32	3	74,17	1	100,0					
2	Минимальный поперечник диафиза	54,8	58,5	18	50–71	63,5	12	53,0–72,0	61,17	24	47,0–65,5	53,9	4	49,55	3	54,67	1	58,0					
3	Ширина диафиза над 3–м vertelom	[90]		14	150–177	161,8	8	128–164	145,1	17	101–140,5	121,4	3	82,0	3	93,17	1	119,0					
4	Максимальная ширина дистального конца	136,0	121,0	17	133–174	158,5	12	143–160,5	151,1	21	115–135	124,1	3	131,17	3	145,0	1	169,0					
5	Поперечник латеральной части дистального сустава	119,5	124,0	–	–	–	–	–	–	3	–	126,5	3	126,5	3	133,93	1	153,0					
6	Поперечник медиальной части дистального сустава	151,0	161,0	10	144–188	171,7	10	167–176	171,4	15	125–161	154,0	3	154,0	3	165,17	1	190,2					

Таблица 22. Сравнение большеберцовых костей некоторых представителей *Stephanorhinus*
Table 22. The comparison of tibia measurements of some representatives of *Stephanorhinus*

№	Tibia Промеры, мм	Stephanorhinus ex gr. <i>megarhinus-kirchbergensis</i>		S. megarhinus			S. jeanvireti			S. etruscus			S. hundsheimensis		S. hemitoechus	
		Л-436	Л-592	n	min-max	M	n	min-max	M	n	min-max	M	n	M	n	M
1	Максимальная ширина проксимального конца	>131	157,0	13	119,0–157,0	140,04	10	123–140,0	134,9	21	101,0–115,0	109,48	5	116,7	2	127,65
2	Поперечник проксимального конца	95,0	130,3	10	118,0–144,5	136,25	10	123–137,5	131,1	20	95,0–117,5	107,35	3	118,23	1	(119)
3	Минимальная ширина диафиза	63,5	64,0	22	56,0–80,0	69,55	13	61,0–70,0	65,23	26	43,0–61,5	53,04	4	54,62	5	58,38
4	Поперечник диафиза	50,0	58,0	21	54,0–76,0	64,64	12	56,0–69,0	62,88	26	43,0–63,0	51,33	3	51,67	5	51,2

Очертания эктолофа на среднестертых M^2 и P^3 из хапровских слоев сходны с таковыми у *S. megarhinus*. Отсутствие воротничка на лингвальной стороне верхних моляров и довольно крупный P_2 отличает ливенцовского носорога от *S. hemitoechus* и сближает с остальными видами этого рода.

Двулопастной кроше и хорошо развитые кроста и метакон на P^3 отличают носорога из хапровских слоев от *S. vekuai*. P^2 из Хапров отличается от такового у носорога из Квабеби наличием вертикальной борозды, образующейся в месте соединения гипокона и протокона, а также наличием воротничка на передней стороне зуба. На внутреннем конце металофа M^2 , в отличие от *S. vekuai*, имеется воротничок на передней и задней стенках зуба. Нижняя челюсть у приазовской формы выше, чем у *S. vekuai*.

Более крупные размеры нижней челюсти, узкие нижние моляры, слабое развитие воротничка на нижних предкоренных и верхних коренных, более высокий астрагал отличают носорога из хапровских слоев от *S. cf. etruscus* из Псекупса (экз. ПИН, № 719/29). Относительно широкая таранная кость носорога из Ливенцовки (отношение высоты к ширине — 0,87) отличается от таковых у других представителей рода более массивным латеральным гребнем блока.

У носорога из Ливенцовки и Хапров имеются черты, характерные для *S. jeanvireti* и *S. etruscus*: близкие размеры, брахиодонтность зубов, слабая морщинистость эмали, отсутствие дополнительных бугорков на лингвальной стороне зуба. Однако более высокая горизонтальная ветвь нижней челюсти, большие размеры костей конечностей, иные формы суставных поверхностей отличают носорога хапровского комплекса от этих представителей рода.

Кости конечностей носорога из Ливенцовки имеют признаки, сближающие его с крупными плио-плейстоценовыми носорогами Европы. Наибольшее морфологическое сходство он имеет с *S. kirchbergensis*.

З а м е ч а н и я . Существует несколько точек зрения на филетические связи внутри рода *Stephanorhinus*. Громова (1965) выводила следующие линии носорогов: "*Dicerorhinus*" *etruscus* – "*D.*" *kirchbergensis* – "*D.*" *hemitoechus* в Западной Европе и "*D.*" *etruscus* – "*D.*" *kirchbergensis* в Восточной. К. Герен (Guerin, 1980) приводит другие филогенетические линии: "*D.*" *etruscus* – "*D.*" *hemitoechus* и "*D.*" *megarhinus* – "*D. merki*", не считая последнего потомком этрусского носорога. М. Фортелиус и др. (Fortelius et al., 1993) считают, что *S. megarhinus* – *S. kirchbergensis* (= *D. merki*) и, в свою очередь, *S. jeanvireti*, *S. hundsheimensis* (= *D. etruscus brachycephalus*), *S. etruscus* и *S. hemitoechus* образуют различные ветви развития. Во второй группе несколько обособлено стоит *S. hemitoechus*, а *S. hundsheimensis* и *S. etruscus* проявляют наибольшую степень сходства между собой. К. Хейссиг (Heissig, 1996) считает, что в плиоцене Европу заселяли носороги линии "*Dicerorhinus*" *schleiermacheri* – "*D.*" *megarhinus* – "*D.*" *jeanvireti*. А *S. etruscus* — потомок *S. pikermiensis*, некоторое время сосуществовал с позднеплиоценовым представителем этой линии. Мы придерживаемся точки зрения, объединяющей всех этих плио-плейстоценовых носорогов в один род *Stephanorhinus*.

Время существования хапровской фауны совпадает с распространением в Западной Европе *S. jeanvireti* и началом появления *S. etruscus* (Алексеева, 1977а; Fortelius et al., 1993; Heissig, 1996). Ряд отличий не позволяет однозначно отнести носорога из хапровских слоев к кому-то из них. Вероятно, носорог из Приазовья является позднеплиоценовой стадией развития ветви *S. megarhinus* – *S. kirchbergensis*. Воз-

можно, целый ряд находок восточноевропейских носорогов из позднего плиоцена и раннего плейстоцена, отнесенных ранее к *S. cf. etruscus*, может принадлежать к указанной группе *Rhinocerotidae*. Отличия от типичного *S. etruscus* отмечаются у некоторых средневиллафранкских носорогов Причерноморья, например, у стефаноринуса из местонахождения Гелазий, Турция (Heissig, 1996).

Стройные кости конечностей в совокупности с брахиодонтными зубами могут свидетельствовать об обитании этих животных на открытых пространствах и питании травой и веточно-лиственным кормом. Сходство пропорций конечностей и формы суставных поверхностей рассматриваемого носорога с таковой *S. kirchbergensis* и современного *Diceros bicornis* может свидетельствовать о том, что он занимал похожую нишу.

М а т е р и а л . Часть верхней челюсти с зубами (РОМК, № X-1024), Хапры; 4 изолированных верхних зуба; 12 экземпляров фрагментов нижних челюстей с зубами; 16 экземпляров костей поскраниального скелета; коллекции РОМК, АМЗ, ПИН, ГИН; Ливенцовка, Хапры, Мокрый Чалтырь, Морская; хапровские слои.

Подсемейство *Elasmotheriinae* Dollo, 1885
Род *Elasmotherium* Fischer von Waldheim, 1808
Elasmotherium chaprovicum Shvyreva, 2004
Фототабл. VI, фиг. 7–8

Elasmotherium sp.: Хохловкина, 1940, с. 83; Громов, 1948, с. 44; Швырева, 1995, с. 17.

Elasmotherium caucasicum: Байгушева, 1971, с. 21; Алексеева, 1977а, с. 114.

Elasmotherium cf. *caucasicum*: Bajgusheva et al., 2001, p. 134.

Elasmotherium chaprovicum: Швырева, 2004, с. 163.

Г о л о т и п — РОМК, № Л-1439, слабостертый М²; Северо-Восточное Приазовье, Ливенцовка; верхний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е (рис. 31). Обломок черепа представлен мозговой частью с поврежденным затылочным отделом (табл. 23). Череп удлинённый. Засуставной отросток конусообразный, отстоит от затылочных мышечков на расстоянии 226 мм. На лобных костях имеется значительное расширение, на котором находилось большое куполообразное возвышение шириной более 257 мм. Затылочные мышечки крупные, овальные.

Верхние зубы характеризуются наличием замкнутой задней долилки и неравномерной пloyчатостью эмали (рис. 31). Протокон на сильностертом Р⁴ овальный. Развито антекроше. Передний и задний протосинусы неглубокие. На М¹ протокон двулопастной. Кроше и антекроше соприкасаются. Зуб М² имеет незамкнутые корни. Протокон трехлопастной. Криста и антекроше сильно развиты. На эктолофе имеется кристелла. Кроше слабое. Эмаль, окаймляющая долилки, сильно складчатая.

Горизонтальная ветвь нижней челюсти (экз. РОМК, № Л-1585) массивная. М₂ и М₃ имеют тенденцию к замыканию корней.

Р а з м е р ы в м м. Альвеолярная длина М₂ — 67,0, ширина — 40,6. Длина М₃ — 82,0, ширина — 42,0. Остальные промеры см. в таблицах 23–24.

Таблица 23. Сравнение промеров черепов некоторых представителей *Elasmotherium*
Table 23. The comparison of skull measurements of some representatives of *Elasmotherium*

№	Промеры	<i>Elasmotherium</i> <i>chaprovicum</i>	<i>E. "peit"</i>	<i>E. sibiricum</i>					
		Ливенцовка	Токмак	Зеленокумск	Серепта	МГРИ	ПИН	Лучка СКМ-8470	Рохмановка ПМК-3518
		РОМК, № Л-257		Швырева, 1995					
1	Длина мозгового отдела (от нижнего края затылочного отверстия до орбитальной линии)	>330	450,0	410,0	-	-	-	-	-
2	Ширина в затылочных гребнях	>200	337,0	290,0	309,0	300,0	322,0; 237,0	251,0	327,0
3	Расстояние между мастоидными отростками	[284]		-	-	-	-	-	-
4	Ширина в предглазничных выростах	>320	435,0	375,0	445,0	432,0	457,0; 328,0	-	-
5	Ширина в скуловых дугах	[440]	412,0	380,0	396,0	424,0	423,0; 270,0	-	-
6	Минимальная ширина лобных костей за куполообразным возвышением	146,0	148,0	153,0	154,0	156,0	142,0; 140,0	167,0	179,0
7	Ширина куполообразного возвышения	>257	265,0	245,0	260,0	-	262,0	248,0	262,0
8	Высота затылочного отверстия	[87,5]	60,0	55,0	73,0	59,0	70,0; 58,0	57,0	67,0
9	Ширина затылочного отверстия	69,1	51,0	69,0	60,0	62,0	62,0; 58,0	54,0	64,0
10	Длина затылочных мыщелков	117,0	104,0	100,0	101,0	101,0	107,0; 85,0	93,0	98,0
11	Ширина затылочных мыщелков	195,7	207,0	189,0	139,0	189,0	182,0; 155,0		
12	Расстояние от края затылочных мыщелков до вершины засугованного отростка	226,0	-	-	-	-	-	-	-
13	Ширина basisphenoidum	80,0	-	-	-	-	-	-	-
14	Ширина parasphenoidum	58,8	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 24. Сравнение промеров верхних зубов некоторых представителей *Elasmotherium*

Table 24. The comparison of upper teeth measurements of some representatives of *Elasmotherium*

Промеры, мм	<i>Elasmotherium chaprovicum</i>	<i>E. "peii"</i>	<i>E. caucasicum</i>	<i>E. sibiricum</i>	
	Ливенцовка, Мокрый Чалтырь	Швырева, 1995	Борисяк, 1914; Швырева, 1995	Швырева, 1995; Хромов, 1999	
P ⁴	длина (L)	53,5	–	48,0–62,0	41,0–49,5
	ширина (W)	46,0	–	50,0–57,0	39,8–50,0
	высота (H)	81,0	–	–	>220
M ¹	длина (L)	>72	–	43,0–65,0	46,0–50,0
	ширина (W)	53,0	–	63,0–75,0	51,0–58,0
	высота (H)	61,2	–	–	–
M ²	длина (L)	83,0	70,0–(82,1)–89,7	70,0–(79,3)–86,0	60,5–(67,4)–74,6
	ширина (W)	54,0	49,3–(56,6)–63,0	64,0–(67,6)–75,6	49,0–(60,5)–72,0
	высота (H)	162,0	–	–	–

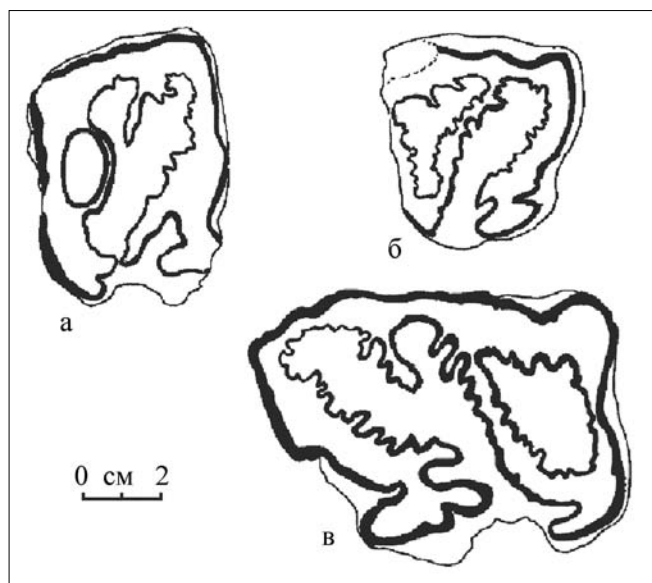


Рис. 31. *Elasmotherium chaprovicum*: а — экз. РОМК, № МЧ-1409, правый P⁴; б — экз. РОМК, № МЧ-1410, правый M¹, Мокрый Чалтырь; в — экз. РОМК, № Л-1439, левый M², Ливенцовский карьер

Fig. 31. *Elasmotherium chaprovicum*: а — specimen ROMK, № MCH-1409, right P⁴, Mokriy Chaltyr'; б — specimen ROMK, № MCH-1410, right M¹, Mokriy Chaltyr'; в — specimen ROMK, № L-1439, left M², the occlusal surface, Liventsovka (collection of Rostov local museum, Rostov-on-Don, Russia); Khapry alluvium

С р а в н е н и е . Сильная поврежденность черепа из Ливенцовки не позволяет детально сравнить его характеристики с известными находками эласмотериев. Ширина в скуловых дугах, размеры затылочного отверстия и мышцелков у экз. РОМК, № Л-257 несколько больше, чем у находок из Токмака, Светлого Яра, Зеленокумска (Швырева, 1995), Серепты (Бурчак-Абрамович, 1953а), Лучки, Рох-

мановки (Хромов, 1999) и других местонахождений (табл. 23). Отсутствие целых черепов этих животных из типового местонахождения *E. caucasicum* Borissiak — Синей Балки (Таманский полуостров) и данных о половом диморфизме у эласмотериев осложняют сравнение.

Верхние зубы эласмотерия хапровского комплекса крупнее, чем у *E. sibiricum* Fischer и попадают в пределы изменчивости у *E. caucasicum* и *E. peii* Chow (табл. 24, рис. 32–33). По соотношению ширины и длины (индекс ширины 78,6) M^2 из хапровских слоев более узкие, чем у кавказского (индекс ширины 85,52) и сибирского (индекс ширины 89,27) эласмотериев и приближается к *E. peii* (индекс ширины 79,64) из Китая (Швырева, 1995).

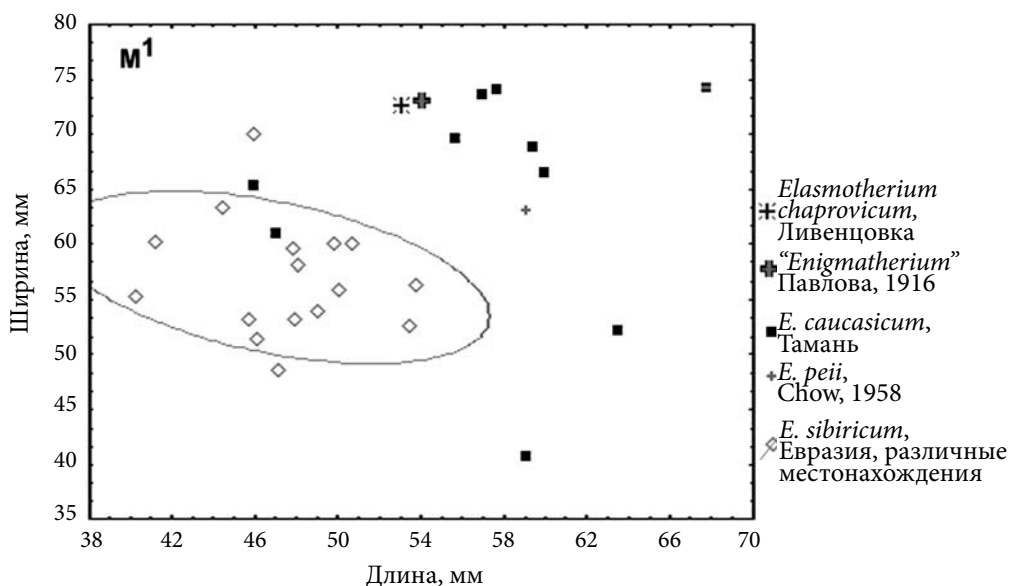


Рис. 32. Скаттер-диаграмма соотношений промеров M^1 у различных представителей *Elasmotherium*

Fig. 32. The ratio of M^1 parameters of different representatives of *Elasmotherium*

Замкнутая задняя долинка, неравномерная складчатость эмали и трехлопастной протокон на M^2 сближают верхнекоренные зубы эласмотерия из хапровских слоев с *E. caucasicum*. Заметны отличия в строении эмали у данной позднеплиоценовой формы от *E. sibiricum* и *E. peii*, у которых задняя долинка длительно существует открытой или отсутствует, складчатость эмали упорядоченная, протокон на M^2 двулопастной (Швырева, 1995). По соотношению ширины и длины нижние зубы эласмотерия из Ливенцовки (W/L — 60,5 для M_2 и 51,2 для M_3) отличаются от зубов кавказского (W/L — 54,55 и 48,1), сибирского эласмотериев (W/L — 49,76 и 48,87) и эласмотерия Пэй (66,0; 46,8).

З а м е ч а н и я . В настоящее время признается следующий состав рода (Швырева, 1995, 2004; Жегалло и др., 2002): *E. chaprovicum* (поздний плиоцен, Восточная Европа, Средняя Азия), *E. peii* (плиоцен, Китай), *E. caucasicum* (ранний плейстоцен, Восточная Европа, Средняя Азия), *E. sibiricum* (средний–поздний плейстоцен, Евразия).

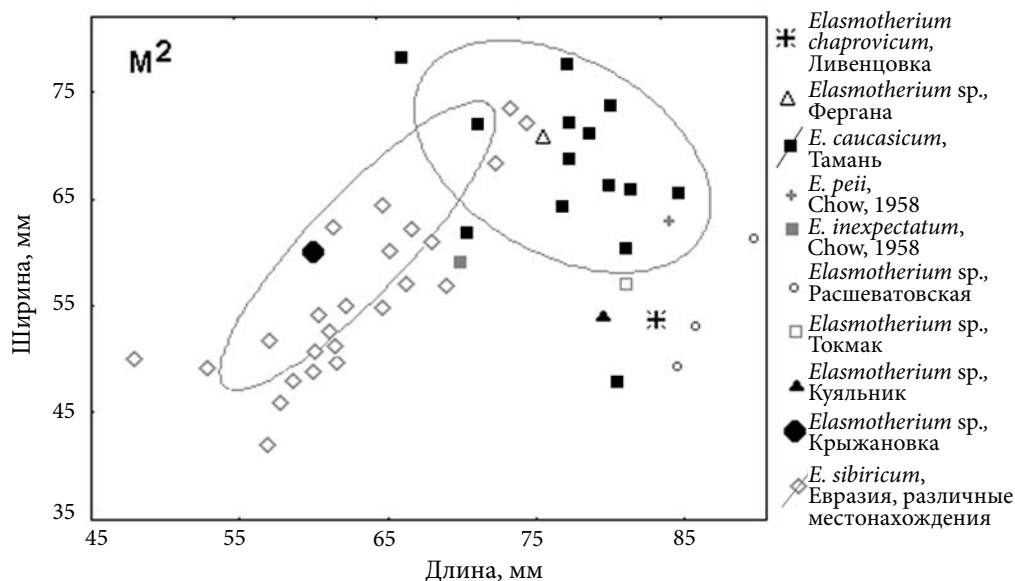


Рис. 33. Скаттер-диаграмма соотношений промеров M^2 у различных представителей *Elasmotherium*

Fig. 33. The ratio of M^2 parameters of different representatives of *Elasmotherium*

Находки позднеплиоценовых эласмотериев немногочисленны. Кроме местонахождений из хапровских слоев Приазовья они известны из местонахождения в окрестностях г. Токмак (череп; Запорожская область, Украина; Свистун, 1973; Швырева, 1995), из карьера Зубов сад у с. Саблинское (IV метакарпальная кость; Ставрополье; Алексеева, 1977а; Швырева, 1995), из верхних костеносных слоев у с. Крыжановка (изолированный M^2 ; Куяльницкий лиман, Северное Причерноморье; Гапонов, 1948), из Подпуск-Лебяжьего (Vislobokova, 1996), из азиатских местонахождений Кайраккум (фрагменты черепа и верхних зубов; Фергана, Узбекистан) и Ксиашагоу (Mc III, проксимальная часть лучевой кости, полулунная кость; Нихэвань, Китай; Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930). Астрагал подобного эласмотерия происходит из местонахождения около с. Новые Танатары (Молдавия), возраст которого, судя по остаткам млекопитающих, находится в пределах позднего плиоцена — раннего плейстоцена (Алексеева, 1977а; Швырева, 1995; David et al., 1997). Можно предположить широкое распространение *Elasmotherium* в доплейстоценовых фаунах.

В общем, хапровский эласмотерий обнаруживает наибольшее сходство с близким по возрасту кавказским эласмотерием, но отличается от последнего некоторыми характеристиками зубов. Хапровский эласмотерий характеризуется довольно крупным черепом и верхними щечными зубами и относительно массивными дистальными отделами костей конечностей, низким астрагалом с узким блоком и широким дистальным отделом. Верхние зубы характеризуются задней долиной, замкнутой на протяжении большей части высоты коронки, неравномерной пloidчатостью эмали и трехлопастным протоконом.

Существуют разногласия в понимании экологической приуроченности эласмотериев. Значительная стройность конечностей, относительно узкие фаланги

пальцев, увеличенные третьи метаподии и преимущественное развитие среднего пальца свидетельствуют об их обитании в обширных степных и лесостепных ландшафтах. Этот факт подтверждается приуроченностью местообитаний эласмотериев к открытым аридным пространствам Азии и Восточной Европы. Строение костей запястья и заплюсны сходно с таковым у белого носорога — обитателя остепненных саванноподобных ландшафтов.

На наш взгляд, для эласмотериев было характерно облигатное питание подземными частями растений, а не факультативное, как считает ряд исследователей (Флеров, 1953; Швырева, 1995; Жегалло, Носкова, 2001). Об этом свидетельствуют большой угол между основанием черепа и плоскостью затылка, гипертрофированное развитие гипсодонтии зубов с толстой складчатой эмалью, наличие зубного цемента, длинные отростки шейных позвонков, большие обонятельные доли головного мозга и узкий клиновидный конец роострума. Косвенным подтверждением этого предположения является время и место появления этих высокоспециализированных гигантов. Конец плиоцена ознаменован широким распространением в Евразии многочисленных травоядных (однопалых лошадей, крупных Bovidae, разнообразных антилоп). Это предполагает значительную заполненность данной экологической ниши. В связи с этим у эласмотериев развились приспособления для альтернативного способа питания подземными частями растений.

Вероятно, в начале развития ветви эласмотериев эти животные были типичными обитателями плакорных участков, проводя незначительное время возле воды. Питание подземными частями растений подразумевает меньшую зависимость этих животных от источников воды. Относительно влажный климат позднего плиоцена допускал произрастание на открытых пространствах большого количества растений с сочными корневищами. В ходе усиливающейся аридизации и остепнения евразийской зоны открытых пространств ареалы эласмотериев стали в большей степени приурочены к долинам рек и территориям, прилегающим к водоемам. Этим, возможно, и объясняется заметное увеличение количества находок поздних эласмотериев в плейстоценовых местонахождениях по сравнению с плиоценовыми.

Высокая специализация эласмотериев обуславливала их крайне слабую изменчивость. Это проявляется в сходстве многих признаков у различных видов эласмотериев и затрудняет работу по их дифференцировке. Наблюдаемая общая тенденция в развитии лоборогов проявляется в уменьшении размеров, увеличении стройности конечностей, уменьшении количества предкоренных зубов, упорядочивании эмалевых структур зуба, приобретении постоянного роста зубов и сильном развитии цемента.

М а т е р и а л . Обломок черепа (ПОМК, № Л-257), Ливенцовка; 4 экземпляра верхних зубов, 4 фрагмента нижних челюстей; кости посткраниального скелета (17 экз.), Ливенцовка, Мокрый Чалтырь; хапровские слои.

Отряд ARTIODACTYLA
 Подотряд Suiformes
 Инфраотряд Suina
 Семейство Suidae Gray, 1821
 Подсемейство Suinae Gray, 1821
 Род *Sus* Linnaeus, 1758
Sus strozzii F. Major, 1881

Sus strozzii: Major, 1881, p. 227.

Sus sp.: Хохловкина, 1940, с. 83; Громов, 1948, с. 45; Байгушева, 1971, с. 11.

Sus strozzii: Алексеева, 1977а, с. 125.

Sus cf. *strozzii*: Титов, 2000а, с. 86.

Л е к т о т и п — Музей института геологии, Флоренция, Италия, IGF 424, череп с нижней челюстью; Верхнее Вальдарно, Италия; нижний плейстоцен, верхний виллафранк.

О п и с а н и е (рис. 34). Обломок M^3 (экз. ПИН, № 1358/89) состоит из нескольких среднестертых бугорков (рис. 34а). Фрагментарность материала не позволяет сделать какие-либо промеры. Обломок левого нижнего клыка (экз. АМЗ, № ОП-1265) взрослого самца в сечении трехгранный (рис. 34б). Поверхность эмали мелкоребристая, ребристость поперечная.

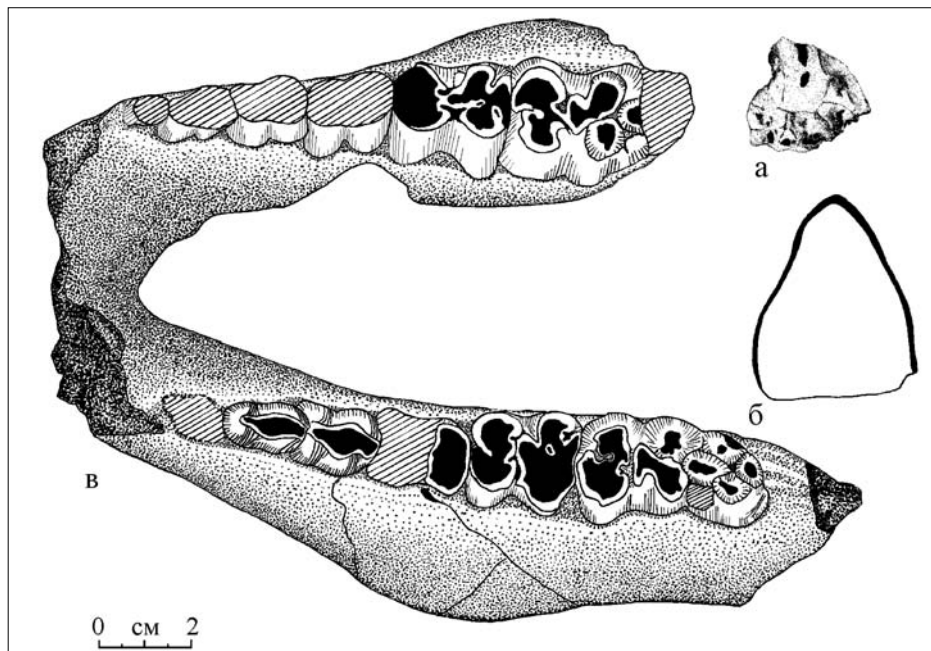


Рис. 34. *Sus strozzii* F. Major: а — экз. ПИН, № 1358/89, фрагмент левого M^3 ; б — экз. АМЗ, № ОП-1266, поперечное сечение обломка левого нижнего клыка, Ливенцовский карьер; в — экз. ГГМ, № 125-1/ПВ-556, слепок нижней челюсти, Хапровский карьер

Fig. 34. *Sus strozzii* F. Major: а — specimen PIN, № 1358/89, the fragment of left M^3 ; б — specimen AMZ, № OP-1266, cross section of the lower left canine, Liventsovka sand pit; в — specimen GGM, № 125-1/PV-556, the cast of the lower jaw, Khapry sand pit

Изучен слепок нижней челюсти, сделанный с оригинала, найденного в карьере возле станции Хапры (Алексеева, 1977а), представленный правой и левой горизонтальными ветвями, обломанными позади M_3 , без симфиза. Слепок не позволяет полностью оценить форму челюсти.

Вершина P_3 состоит из одного главного бугорка, коронка зуба несколько расширяется в абсоральном направлении. Основная вершина P_4 одиночная, вероятно, осложнена (степень стертости не позволяет оценить точно) передним и задним бугорками. Задняя половинка зуба несколько шире передней.

Коренные зубы брахиодонтные, с четырьмя основными бугорками, разделенными глубокими складками. Эмаль сильноскладчатая. Ясно выражен воротничок. M_1 почти прямоугольной формы. На сильно стертых прямоугольных M_2 имеется четыре основных бугорка и два дополнительных в долинке позади передней и задней пар основных бугорков, по средней линии зуба. Между параконидно-протоконидной и метаконидно-гипоконидной долями имеется перехват. M_3 имеет хорошо выраженные основные бугорки. В долинке между передней парой бугорков (параконидом и протоконидом) и задней (метаконидом и гипоконидом) расположен дополнительный бугорок. Дополнительные бугорки присутствуют и на талониде. По наружному краю между протоконидом и гипоконидом наблюдается маленький уплощенный бугорок. Ширина зуба в области передних и задних бугорков почти одинаковая, зуб несколько сужается при переходе в талонид. Между передними и задними парами бугорков наблюдается сужение коронки зуба.

Нестертый изолированный левый M_3 (экз. АМЗ, № ОП-1266) имеет сильно морщинистую эмаль. Основные вершины пирамидального типа. Расположение бугров сходно с таковым на M_3 слепка нижней челюсти из Хапров. Талонид обломан.

Размеры в мм. Длина сечения C_1 у основания — 26,4, ширина — 19,0; ширина задней грани — 18,0, наружной — 25,0. Ширина тела нижней челюсти под M_1 около 42,5, под M_2 более 40–44, а под M_3 несколько более 46; ширина между лингвальными поверхностями M_3 — 56,5. Ширина M_3 (экз. АМЗ, № ОП-1266) — 22,2, длина более 41,5, высота — 19,8, толщина эмали 1,5–3,0. Поперечный диаметр проксимального сустава правой лучевой кости (АМЗ, № ОП-1267) — 26,2; максимальный поперечник проксимального конца — 29,1; ширина медиальной фасетки сустава — 26,5; поперечник диафиза превышает 16,6. Остальные промеры см. в таблице 25.

Сравнение. Нижний клык по очертаниям похож на таковой *S. strozzi* из Западной Европы (Azzaroli, 1954), но несколько тоньше. Нижние клыки самцов *S. minor* из Русильона меньше — в сечении длина 18–20 мм, ширина 15,0–16,2 мм. У *S. strozzi* из Сенеза длина сечения клыка 26,5–34,5 мм, ширина 20,5–24,6 мм (измерения по рисункам).

Как и у современных самцов кабана, на описываемом клыке из Ливенцовки эмаль присутствует и на корне зуба, что нехарактерно для самок, у которых хорошо выражена граница между слоем эмали зуба и корнем. Эмаль на клыках современных кабанов имеет более мелкую поперечную ребристость, чем у *S. strozzi* из Хапров.

По методике определения возраста современных кабанов (Козло, Никитенко, 1967) мы определили, что возраст животного, которому принадлежала описываемая нижняя челюсть, составляет 6–7 лет. Насколько позволяет судить слепок, тело нижней челюсти у рассматриваемого экземпляра из Хапров шире, чем у современных кабанов, у которых ширина нижней челюсти в районе M_1 составляет 26–32 мм, под M_2 — 29–36 мм, под M_3 30–37 мм. *S. apscheronicus* Burchak-Abramovich et

Dzafarov из местонахождения Бинагады (Азербайджан; Бурчак-Абрамович, Джафаров, 1948) также имеет более узкую челюсть (29–32 мм под M_1).

Параметры зубной системы *Sus* из Ливенцовского карьера совпадают с таковыми у *S. strozzi*. Длина зубного ряда, а также параметры M_3 сходны с таковыми у *S. strozzi* и *S. scrofa* (табл. 25, рис. 35–36).

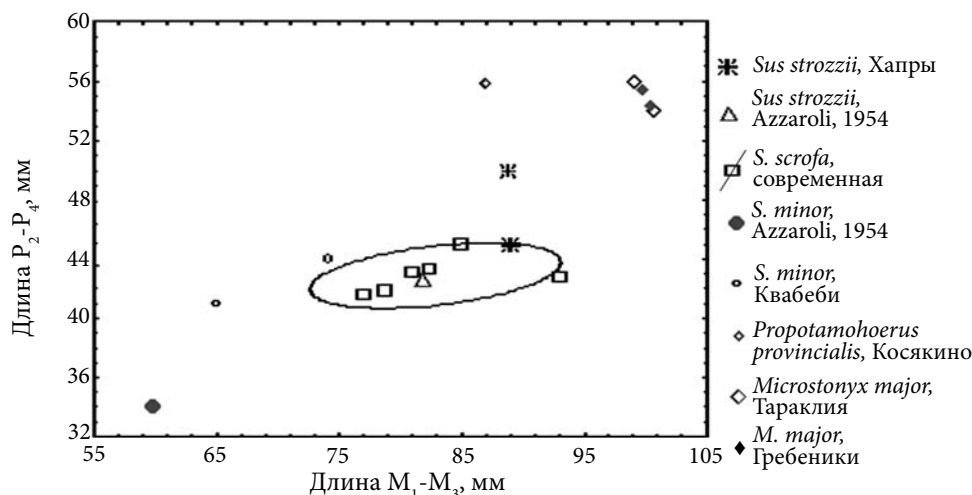


Рис. 35. Соотношение длин рядов моляров и премоляров (в мм) у некоторых представителей подсемейства Suinae

Fig. 35. The ratios between the length of the molar row and the length of the premolar row in some representatives of the subfamily Suinae

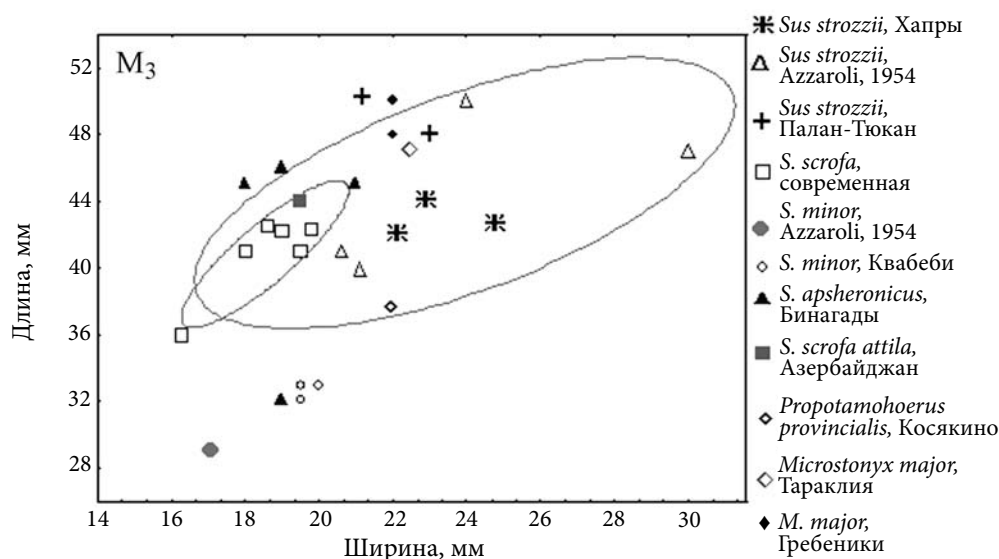


Рис. 36. Соотношение параметров M_3 (в мм) у некоторых представителей Suinae

Fig. 36. The ratio between the parameters of M_3 in some representatives of the subfamily Suinae

Таблица 25. Промеры нижних челюстей и нижних зубов некоторых представителей рода *Sus*
Table 25. Measurements of mandibles and lower teeth of some representatives of genus *Sus*. Data in square brackets are approximate

№ п/п	Источник Промеры, мм	<i>Sus strozzii</i>		<i>Sus scrofa</i>		<i>Sus minor</i>	
		Хапры, ГТМ sin	dex	Azzaroli, 1954 (по рисункам)	Зоомузей МГУ	Azzaroli, 1954 (по рисункам)	Векуа, 1972 Квабейи
1	Длина P ₂ -M ₃	>138	[140]	125,0-(130,7)-147,0	120,0-(124,1)-129,0	93,0	-
2	Длина P ₂ -P ₄	[50]	[45]	43,0-(43,2)-45,0	41,5-(42,9)-45,0	34,2	-
3	Длина M ₁ -M ₃	88,8	(89)	84,0-(86,3)-91,0	77,0-(81,2)-85,0	59,6	60,0-66,0
4	Длина P ₂	-	[8,9]	11,6-(17,8)-18,0	12,0-(13,0)-13,8	11,0	12,0-13,5
5	Ширина P ₂	-	[8,0]	5,8-(6,0)-6,5	5,0-(5,3)-5,8	6,7	8,0-12,0
6	Длина P ₃	15,2	15,2	16,0-(18,3)-19,5	14,5-(15,0)-15,8	14,5	13,5-15,0
7	Ширина P ₃	11,0	11,1	7,8-(9,03)-10,4	7,0-(7,7)-9,0	10,8	12,0-13,5
8	Индекс 7:6	72,4	73,0	45,6-(49,2)-53,3	46,0-(51,3)-57,0	74,5	82,8-100,0
9	Длина P ₄	16,8	16,4	16,8-(17,4)-18,2	15,4-(15,8)-16,6	12,0	13,0-13,5
10	Ширина P ₄	>14,3	15,4	8,8-(11,6)-13,1	9,0-(10,0)-11,0	9,1	16,0-17,0
11	Индекс 10:9	85,1	98,1	52,4-(66,1)-74,0	57,3-(63,4)-68,75	75,8	122,2-130,9
12	Длина M ₁	20,0	20,0	18,8-(19,5)-20,2	16,6-(17,5)-18,0	15,8	13,0-24,5
13	Ширина M ₁	[16]	17,8	13,5-(15,7)-19,2	12,0-(12,45)-13,0	14,5	17,0-21,0
14	Индекс 13:12	77,4	89,0	71,8-(80,7)-98,5	66,7-(71,3)-74,4	91,8	85,7-134,6
15	Длина M ₂	25,0	26,0	27,0-(27,7)-28,5	23,0-(23,7)-24,8	19,5	22,0-24,0
16	Ширина M ₂	22,0	21,1	17,5-(17,9)-18,1	15,2-(16,25)-17,0	17,0	21,0-22,0
17	Индекс 16:15	88,0	81,2	63,2-(64,5)-65,6	64,1-(68,6)-72,3	87,2	87,5-100,0
18	Длина M ₃	42,8	[44]	40,0-(44,2)-50,0	36,0-(40,8)-42,5	29,0	29,5-31,0
19	Ширина M ₃	24,8	22,9	21,3-(23,5)-30,0	16,3-(18,5)-19,8	17,3	20,0-22,0
20	Индекс 19:18	57,9	[52]	49,0-(51,3)-55,0	43,8-(45,4)-47,6	59,7	64,5-73,3
21	Расстояние между лингвальными поверхностями M ₃	56,5		34,5; 37,2; 39,3	37,0-(39,2)-41,5	-	-

S. arvernensis Croizet et Jobert и *S. namus* Van der Made из Сардинии (Made, 1989) мельче описываемой *S. strozzi* из Приазовья и обладают простым талонидом M_3 , состоящим из одного бугра; к тому же *S. namus* обладает более гипсодонтными зубами. Относительная длина ряда премоляров у этих видов больше, чем у крупных представителей *Sus*.

S. minor из руссиния Восточной Европы меньше *S. strozzi* из Приазовья (табл. 25). Морфологически зубы у этих форм сходны. Длина M_3 у руссинийской формы составляет 29–33 мм, длина зубного ряда 83–101 мм (Azzaroli, 1975). *S. minor* из Квабеби имеет значительно меньшие размеры моляров по сравнению с таковыми у находки из Хапров (Векуа, 1972; Azzaroli, 1975). На M_2 свиньи из руссиния Кавказа хорошо выражен талонид. Максимальная длина M_3 может достигать 44 мм, но талонид на M_3 устроен более сложно, челюсть у этого вида более высокая и узкая.

Максимальный поперечник лучевой кости *S. strozzi* из Сенеза (судя по рисунку) составляет около 24,6 мм и меньше соответствующего промера у обломка кости из Ливенцовки.

З а м е ч а н и я . На территории Восточной Европы остатки животных, сходных с *S. strozzi*, известны из ряда верхнеплиоценовых и нижнеплейстоценовых местонахождений: Псекупс (Северный Кавказ), Палан-Тюкан (Закавказье, Азербайджан; Алексеева, 1977а; Саблин, 1990). Из местонахождений таманского фаунистического комплекса (Цимбал и Кучугуры) была описана *S. "tamanensis"* Verestchagin (Верещагин, 1957), также относимая к *S. strozzi* (Алексеева, 1977а).

Представители рода *Sus* подвержены значительной географической, популяционной и индивидуальной изменчивости. Это относится к современным *S. scrofa* (Соколов, Темботов, 1993) и к древним видам рода. В строении нижних челюстей и зубной системы *S. strozzi* из Верхнего Вальдарно, Сенеза, Оливолы, Тегелена и Вальдеганга 2, можно найти множество незначительных различий — от формы нижней челюсти до характера выраженности бугорков на зубах и разного соотношения частей зуба и зубного ряда (Azzaroli, 1954; Made, 1989). Поэтому хапровская находка имеет некоторые отличия от завадноевропейских находок вида. P_3 (экз. ГГМ, № 125-1/ПВ-556) несколько шире, чем у находок *S. strozzi* из Верхнего Вальдарно, Сенеза и Оливолы, *S. scrofa* и *S. apscheronicus*. P_4 по длине и ширине коронки попадает в крайние пределы таковых у *S. strozzi* (табл. 25). M_1 и M_2 у описываемого материала относительно шире, чем у *S. strozzi* и *S. scrofa*. У современного кабана в возрасте 6–7 лет длина нижнего зубного ряда колеблется от 116 до 129 мм у самцов, а у самок от 105 до 123 мм. Челюсть из хапровских слоев незначительно превышает их верхние пределы. По соотношению длины премоляров P_2 – P_4 к длине моляров рассматриваемый экземпляр также близок к *S. strozzi* и *S. scrofa* (рис. 36). Длина ряда премоляров у свиньи из Хапров составляет примерно 48 % от длины моляров. У *S. strozzi* эта величина около 50–52,5 %, у *S. minor* — 57 %, у *S. scrofa* — 51,4–55,8 %. По размерам, количеству и расположению бугров изолированный M_3 также можно отнести к форме, близкой к *S. strozzi*.

Основные направления в эволюции зубной системы *Sus* — удлинение зубного ряда и, в первую очередь, ряда моляров, а также уменьшение длины ряда премоляров. На челюсти свиньи из Приазовья, наряду с прогрессивным увеличением длины ряда моляров, присутствуют и черты, характерные для более древних свиней — относительно крупные и широкие коронки P_3 , P_4 , M_1 и M_2 . У современных кабанов наблюдается иная тенденция — удлинение зубного ряда не за счет обще-

го увеличения зубов, а за счет их удлинения. У более примитивных форм свиней удлинение ряда коренных зубов происходит в первую очередь за счет увеличения M_3 или усложнения его талонида. Для *S. strozzi* из Западной Европы также характерно удлинение зубов (кроме P_4), хотя и не в такой степени, как у *S. scrofa*. У свиней хапровского комплекса M_3 имеет сходные параметры с *S. strozzi*, *S. scrofa*, а также *Microstonyx* и *Propotamochoerus*.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Европа, Закавказье, Восточное Средиземноморье; верхний плиоцен — нижний плейстоцен.

М а т е р и а л . Фрагмент M^3 (ПИИ, № 1358/89); обломок левого C_1 (АМЗ, № ОП-1265), Ливенцовка; слепок нижней челюсти (ГТМ, № 125-1/ПВ-556), Хапры; левый нестертый M_3 (АМЗ, № ОП-1266); обломок лучевой кости (АМЗ, № ОП-1267), Ливенцовка; хапровские слои.

Подотряд Selenodontia
Инфраотряд Tylopoda
Семейство Camelidae Gray, 1821
Подсемейство Camelinae Gray, 1821
Триба Camelini Gray, 1821
Род *Paracamelus* Schlosser, 1903
Paracamelus alutensis (Stefanescu, 1895)
Фототабл. VIII, фиг. 1–7

Camelus alutensis: Stefanescu, 1895, p. 90; 1910, p. 48.

Paracamelus kujalnensis: Хоменко, 1912, с. 1; Алексеева, 1974, с. 53; 1977а, с. 145.

Camelus sp., мелкая форма: Хохловкина, 1940, с. 83; Громов, 1948, с. 45.

Paracamelus cf. *kujalnensis*: Хавесон, 1954, с. 119; Верещагин, 1957, с. 49; 1959, с. 60.

Paracamelus alutensis: Топачевский, 1956, с. 93; Ghenea, Radulescu, 1963, p. 167; Байгушева, 1971, с. 22; Radulescu, Samson, 1990, p. 229; Radulescu, Burlacu, 1993, p. 65; Логвиненко, 2000, с. 125; Titov, 2003, p. 17.

Г о л о т и п — Музей геологии и палеонтологии Бухареста (Румыния), номер не указан, нижняя челюсть с зубами; Румыния, Слатина; ? нижний плейстоцен.

О п и с а н и е (рис. 37). Череп взрослого самца (экз. РОМК, № Л-936) относительно небольшого размера (табл. 26). Мозговой отдел черепа разрушен. Лицевой отдел удлинён и составляет около 77 % от основной длины черепа (восстановлено по нижней челюсти того же черепа). Носовое отверстие узкое, незначительно расширенное в середине длины. Задний край носового отверстия располагается над серединой расстояния между C^1 и P^3 . Спереди оно закрыто соединяющимися, несросшимися praemaxillare. Носовые и предчелюстные кости несколько вздуты. Носовые кости короткие, относительно уплощенные. Индекс высоты морды к основной длине черепа — 21,7. Глазницы закрытые, направлены вбок и несколько вперед. Передний край глазницы расположен на уровне задней трети M^2 (экз. РОМК, № Л-261) или между M^2 - M^3 (экз. РОМК, № Л-936). Слезная вырезка узкая и длинная. Скуловая дуга незначительно вентрально искривлена. Твердое нёбо вогнуто на всем протяжении, особенно на уровне премоляров. Его задний край достигает заднего края M^2 (экз. РОМК, № Л-261). На нёбной части

Засуставной отросток (*pr. postglenoidalis*) небольшой. Засочленовное отверстие расположено на границе засуставного и сосцевидного отростков. Оно приближается к размерам наружного слухового отверстия и расположено ниже последнего на 20 мм. Засочленовное отверстие направлено вниз и вбок. Отверстие слухового канала расположено на гребне сосцевидного отростка непосредственно под височным гребнем и направлено вбок и несколько вверх. Сосцевидный отросток (*pr. mastoideus*) крупный, уплощенный в переднезаднем направлении. По длине он превышает боковой затылочный отросток (*pr. paroccipitalis*). Кончик бокового затылочного отростка крючковидно загнут в переднелатеральном направлении.

Зубная формула $I \frac{1}{3} C \frac{1}{1} P \frac{3}{3} M \frac{3}{3}$.

Зубы мезогипсодонтные. Коренные зубы с длинными корнями, превышающими высоту коронки зуба. Аркады зубов располагаются почти параллельно сагиттальной плоскости черепа, образуя слабую дугу. Верхний зубной ряд представлен I^3 , C^1 , P^1 и сомкнутыми P^3 - M^3 . Небольшой клыкообразный I^3 расположен на предчелюстной кости, на небольшом расстоянии от клыка. Клыки развиты хорошо, в сечении овальные. На переднем и заднем крае клыка имеются продольные ребра. P^1 небольшой клыкообразный, отделен от сомкнутого ряда зубов и от C^1 большими диастемами. P^2 отсутствует. На P^3 передняя долинка незамкнутая. P^4 достаточно крупный, сильно моляризован. На лабиальной стороне предкоренных и коренных зубов выражены ребра. Хорошо развиты стили, особенно парастиль и мезостиль. На P^3 и P^4 передний и задний стили выражены в равной мере.

Тело нижней челюсти относительно низкое, у некоторых экземпляров вздутое, у других, вероятно, у самцов, лингвально-лабиально уплощенное (табл. 27). Венечный отросток в большинстве случаев несколько отогнут в каудально-медиальном направлении и высоко поднят над суставным отростком. Угловой отросток небольшой, расположен на уровне оснований коронок и незначительно загнут внутрь. Толщина горизонтальной ветви челюсти изменчива; наибольшего значения она достигает под M_3 . Место расположения подбородочного отверстия варьирует на разных экземплярах от уровня метаконида P_4 до протоконида M_1 . Нижнечелюстное отверстие находится на уровне середины углового отростка под венечным отростком. Угол между горизонтальной и восходящей ветвями нижней челюсти колеблется от 93° до 114° . На дорсальной поверхности нижней челюсти на месте задней диастемы образуется довольно острый гребень. Дорсальная поверхность суставного мыщелка выпуклая.

Поскольку все экземпляры нижних челюстей обломаны в области симфиза, C_1 и P_1 не сохранились. Однако на некоторых экземплярах сохранились остатки альвеол клыкообразных P_1 в области каудального края симфиза. P_2 отсутствует на всех экземплярах. Между P_1 и P_3 большая диастема. P_3 небольшой. P_4 с открытой передней долинкой, на слабостертых зубах заметен дополнительный желоб в области передне-внутреннего угла зуба. На молярах ребра сглажены, из стилидов незначительно развиты только энтостилиды (рис. 38). У большинства слабостертых M_2 и M_3 имеется передненааружная складка. На 29 из 36 нижних зубных рядов эта складка присутствует, но степень ее развития значительно варьирует. На сильностертых зубах этой складки не наблюдается. Однако передненааружная складка может отсутствовать и на слабостертых зубах. Иногда складка отсутствует на M_2 , но присутствует на M_3 . В нижних челюстях молодых животных сохранились молочные зубы dp_2 и dp_3 (экз. РОМК, №№ Л-280, Л-1483).

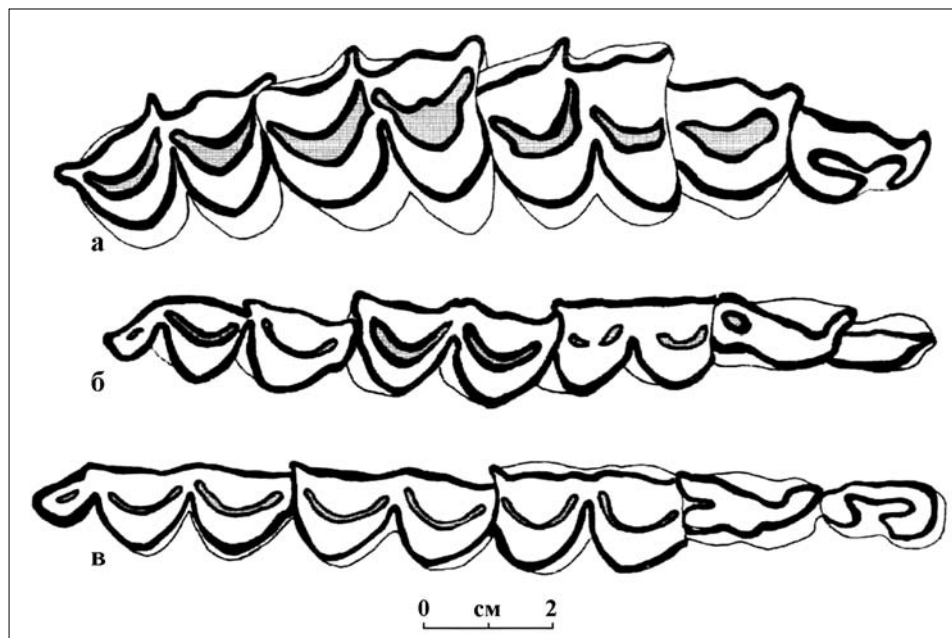


Рис. 38. *Paracamelus alutensis* Stefanescu: а — экз. РОМК, № Л-936, правые P^3-M^3 ; б — экз. РОМК, № Л-94, сильностертые правые P_3-M_3 ; в — экз. РОМК, № Л-265, правые P_3-M_3 . Ливенцовский карьер

Fig. 38. *Paracamelus alutensis* Stefanescu: а — specimen ROMK, № L-936, right P^3-M^3 ; б — specimen ROMK, № L-94, strongly worn right P_3-M_3 ; в — specimen ROMK, № L-265, right P_3-M_3 , Liventsovka sand pit

Суставная впадина лопатки округлая; коракоидный отросток хорошо выражен (табл. 28). Плечевая кость стройная (табл. 29). Отношение ширины диафиза к наибольшей длине кости — 11,3 %. Большой бугорок (*tuberculum majus*) невысокий, округлый, его наружная поверхность слабо выпукла. Малый бугор (*tuberculum minus*) значительно возвышается над уровнем большого бугра и отделен от среднего глубокой пологой межбугорковой бороздой. Дельтовидная бугристость (*tuberculum deltoidea*) небольшая, расположена ближе к центру диафиза, слабо возвышается над уровнем диафиза. Головка (*caput humeri*) выпуклая. Шейка головки не выражена. Нижний суставной блок высокий и неширокий, расположен перпендикулярно к продольной оси кости. Медиальная часть проксимального блока по ширине равна латеральной. Переднезадний поперечник медиального блока значительно превышает таковой латерального. Венечная ямка (*fossa coronoidea*) глубокая, узкая и опущена ниже верхней части суставной поверхности блока. У молодых животных эта ямка широкая и неглубокая. Локтевая ямка неглубокая, широкая, отделена тонкой (2 мм) перегородкой от венечной ямки.

Предплечье образовано значительно сросшимися лучевой и локтевой костями (табл. 30). Граница между *radius* и *ulna* на протяжении верхней трети кости неразличима. Лучевая кость стройная. Отношение ширины диафиза к наибольшей длине кости — 8,5 %. Тело кости изогнуто вперед. Гребень, разделяющий медиальную и латеральную части проксимального эпифиза, на передней поверхности имеет выраженный угловидный срединный выступ. Шероховатая бугристость

Таблица 26. Сравнение промеров черепов некоторых видов *Paracamelus* и *Camelus*
Table 26. The comparison of skulls' measurements of some *Paracamelus* and *Camelus*

Промеры, мм	<i>Paracamelus alutensis</i>	<i>Paracamelus khersonensis alexejevi</i>		<i>Camelus dromedarius</i>	<i>Camelus bactrianus</i>
	Ливенцовка	Одесса, катакомбы Хавесон, 1954		рецентный	рецентный
	РОМК, № Л-936	ОНУМ, тип	ОГУМ	ЗМ МГУ	ЗМ МГУ
Основная длина: basion – prosthion	[420]	–	527,0	–	414,0–472,0
Верхний край затылочного отверстия – вершина рыла (opisthion – prosthion)	–	–	[548]	455,0	440,0–502,0
Кондилярная длина: задний край затылочного мыщелка – prosthion	–	–	547,0	453,0	441,0–498,0
Середина затылочного гребня – prosthion	[487]		587,0	470,0	467,0–553,0
Длина мозгового отдела	[120]	215,0	177,0	207,0	193,0–255,0
Анатомическая ось мозгового отдела: basion – срединная линия, соединяющая задние края глазниц	–	197,0	159,0	–	140,0–166,0
Анатомическая ось лицевого отдела: линия, соединяющая края глазниц – prosthion	325,0	371,0	–	[270]	274,0–296,0
Наименьшая ширина мозгового отдела черепа	–	94,0	[83]	77,0	77,5–107,0
Наибольшая ширина мозговой коробки	–	107,0	103,0	99,0	96,0–128,0
Ширина лицевого отдела черепа над задними точками границ for. infraorbitalia	[88]	124,0	[92]	[172]	89,0–109,0
Ширина в скулах на уровне верхних концов височно-скуловых швов	[197]	[192]	194,0	215,4	209,0–245,0
Наибольшая ширина в глазницах	[200]	219,0	207,0	220,0	217,0–250,0
Длина носового отверстия	131,0	–	–	135,0	134,5–167,0
Ширина носового отверстия посередине	25,1	–	–	45,0	44,0–45,3
Минимальная ширина над задней диастемой	[62]	[76]	–	56,4	53,0–60,0
Наибольшая ширина nasalia	–	–	[67]	[50]	64,0–71,0
Наим. ширина nasalia впереди расширения	[25]	–	[35]	26,0	27,0–40,0
Ширина между задними краями нижней части слухового отверстия	[87]	[130]	127,0	134,0	134,0–164,0
Ширина затылочной кости у основания отростков jugale	[91]?	[111]	106,0	80,7	101,0–126,0
Длина лобной кости по средней линии	–	138,0	104,0	[104]	107,0–140,0
Длина теменной кости	–	138,0	104,0	[116]	100,0–156,0
Орбитальная длина лицевого отдела: передний край орбиты – prosthion	265,0	315,0	–	[216]	226,5–262,0
Расстояние: глазница – for. infraorbitale	72,0	91,0; 87,0	69,0	47,0	50,5–77,0
Продольная ось глазницы	57,0	58,0	65,0; 62,0	59,4	60,0–66,0
Высота глазницы	55,4; 57,0	62,0; 59,0	58,0; 59,0	56,0	56,4–66,0
Длина неба по средней линии	>280,0	[310]	–	[245]	255,0–283,0
Ширина неба в самом узком месте	25,0	28,0	–	27,4	25,0–40,0
Длина сомкнутого ряда зубов P ³ -M ³	134,0	153,0; 154,0	146,0; 144,0	142,0	132,0–173,0
Длина задней диастемы верхней челюсти между краями альвеол	52,0	83,0; 77,0	–	47,0	28,0–43,0
Высота затылка (нижний край затылочного отверстия – середина затылочного гребня)	–	[109]	100,0	[95]	81,0–118,0
Высота от верхнего края затылочного отверстия – середина затылочного гребня	55,4	[79]	65,0	67,7	49,0–81,3

Таблица 27. Сравнение промеров нижних челюстей и нижних зубов некоторых верблюдов
 Table 27. The comparison of some camels' lower jaw's and teeth measurements

№	Промеры, мм	<i>Paracamelus alutensis</i>										<i>P. kh. alexejevi</i>		<i>Camelus</i>	
		Ливенцовка, АМЗ, РОМК		Румыния, ОНУ, слепки		Каиры		Тулучешти		Куяльницкий лиман		Одесса		<i>C. thomasi</i> , Палиако	
		n	min-max	М	Stefanescu, 1910	Топачевский, 1956	Ghenea, Radulescu, 1963	Хоменко, 1917	Хавесон, 1954; Топачевский, 1956	min-max	min-max	Хавесон, 1954; Топачевский, 1956	min-max	(Алжир) Gautier, 1966	ЗММГУ
1	Длина нижней челюсти: вершина симфиза – край суставного отростка	1	410,0	–	> 312	(364)	–	–	–	–	466,0; 473	–	–	–	–
2	Передний край симфиза – M_3	–	–	–	280,0	–	–	>270	–	–	345,0–367,0	–	–	–	–
3	Длина P_3-M_3	4	132,6–145,7	139	137,0	–	–	–	–	–	153,0–180,0	–	–	–	–
4	Длина P_4-M_3	9	112,4–128,8	121	121,0	–	–	115,0	–	–	138,0–165,0	–	–	–	–
6	Длина P_3-P_4	9	29,2–42,4	35,4	35,0	33; 35	–	33,0	–	–	33,5–43,0	–	–	–	–
7	Длина M_1-M_3	17	92,6–108,5	101	102,0; 105	105,0	–	94,0	–	–	115,5–137,0	–	–	–	–
8	Длина P_3	9	12,4–18,6	14,9	15,0; 16,2	12; 15	–	12,0	–	–	15,0–21,0	–	–	–	–
9	Ширина P_3	2	9,2; 10,6	–	–; 8,0	–	–	–	–	–	8,0–10,0	–	–	–	–
10	Длина P_4	14	15,4–23,6	18,4	20,0	20; 21	–	21,0	–	–	18,5–25,0	–	–	22,0; 24,0	–
11	Ширина P_4	10	10,5–13,3	11,5	12,4	–	–	–	–	–	12,0–15,0	–	–	–; 15,0	–
12	Длина M_1	14	25,1–30,5	28,4	27,6; 30,0	24,0	–	–	–	–	29,0–35,0	–	–	28,0; 29,0	–
13	Ширина M_1	16	13,6–18,4	16,7	17,4; 17,0	–	–	–	–	–	20,2–22,5	–	–	–; 22,0	–
14	Длина M_2	24	30,0–35,0	33,1	31,0; 34,0	24; 30	–	–	–	–	35,0–39,0	–	–	42,0; 44,0	36,0; 43,0
15	Ширина M_2	27	15,0–21,0	17,3	19,2; 17,6	18,0	–	–	–	–	22,0–25,0	–	–	–	26,0; 27,0
16	Длина M_3	31	39,2–47,2	42,2	40,0–41,4	44,0	–	40,0	–	–	48,0–56,5	–	–	61,0	54,0; 59,0
17	Ширина M_3	28	13,5–18,8	16,1	15,0–17,2	18,0	–	–	–	–	20,5–26,0	–	–	28,0	15,0; 27,0
18	Длина симфиза	1	114,6	–	122,0	–	–	>98	–	–	104,0–148,0	–	–	135,0	–
19	Высота ветви перед P_4	12	32,0–40,2	37	31,6; 33,0	–	–	36,0	–	–	46,0–58,0	–	–	–	–
20	Ширина ветви перед P_4	15	19,5–26,4	23	21,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
21	Высота ветви под M_1	25	32,0–44,0	37,6	31,0–38,0	33,5	–	37,0	–	–	45,0–67,0	–	–	–	–
22	Ширина ветви под M_1	25	24,4–32,8	28,9	26,5–30,0	26,7	–	30,0	–	–	28,0–33,0	–	–	–	–
23	Высота ветви под M_3	30	35,0–50,5	44,5	44,0–50,0	43,0	–	44,0	–	–	62,0; 76,5	–	–	–	72,0; 80,0
24	Ширина ветви под M_3	32	28,9–40,5	34,2	30,8–34,2	34,5	–	35,0	–	–	35,0–36,5	–	–	–	40,0; 43,0
25	Максимальная высота челюсти	1	189,0	–	[173,2]	–	–	–	–	–	139,0; 171	–	–	255,0	–
26	Длина I_1-I_3	–	–	–	32,0	–	–	–	–	–	35,0–44,5	–	–	–	–

Таблица 28. Сравнение промеров лопаток некоторых плио-плейстоценовых верблюдов
Table 28. The comparison of some camels' scapula measurements

№	Scapula Промеры, мм	Paracamelus alutensis				Paracamelus khersonensis alexjevi Одесса; Хавесон, 1954			
		Хапровские слои, колл. АМЗ, ГИН		Холодная Балка	n	min	-max	M	
		n	min-max						M
1	Наибольший диаметр (продольный) суставной впадины	4	57,0–61,0	58,9	59,0	4	61,0–72,0	65,75	
2	Наименьший диаметр суставной впадины	4	45,–55,0	51,1	52,0	–	–	–	
3	Наибольшая ширина суставного конца с рг. согасоидеус	2	86,0; 93,0	–	91,0	4	94,0–113,0	105,5	
4	Наименьшая ширина шейки лопатки	1	64,0	–	65,0	7	48,0–82,0	66,0	

Таблица 29. Сравнение промеров плечевых костей некоторых верблюдов
Table 29. The comparison of some camels' humerus measurements

№	Humerus Промеры, мм	Paracamelus alutensis				Paracamelus khersonensis alexeyevi	Camelus bactrianus ferus		
		Хапровские слои, РОМК, АМЗ		Цимбал, Верещагин, 1957	Одесса, Хавесон, 1954	3М МГУ			
		n	min-max				M	n	min-max
1	Наибольшая длина	1	379,6	-	-	4	433,0-472,0	445,0	439,0; 443,0
2	Наибольшая длина до дистального конца латерального мыщелка	2	362,0; 363,0	-	-	4	414,0-454,0	430,0	423,0; 426,0
3	Обхват плечевой кости в самом тонком месте	9	144,0-158,0	150,9	-	4	174,0-198,0	187,0	164,0; 165,0
4	Наибольшая ширина проксимальной части	1	104,3	-		3	117,0-145,0	130,0	118,0; 120,0
5	Поперечник проксимальной части до гребня между желобами для сухожилия двуглавой мышцы	1	118,6	-	-	1	145,0	-	124,0
6	Поперечник блока в самом узком месте	12	33,0-36,2	34,3	34,0	3	39,0-47,0	42,8	39,0

Таблица 30. Сравнение промеров костей предплечья некоторых евразийских верблюдов
Table 30. The comparison of some Eurasian camels' forearm measurements

№	Radius + Ulna Промеры, мм	Paracamelus										Camelus						
		P. alutensis		P. khersonensis alexeevi					P. trofimovi	P. gigas	C. bactrianus ferus							
				Хапровские слои, РОМК, АМЗ	Одесса; Хавесон, 1954; Логвиненко, 2000	n	min-max	M										
		n	min-max						M									
										1	8	3	14	2	10	2	1	10
513,0	–			2	631,0–645,0	638,0	–	–										
436,0–505,0	463,9	19	518,0–594,0	561,3	600,0	590,0	538,0											
3	35,6–41,0	37,9	9	40,0–50,0	–	–	–	44,0										
4	60,5–70,8	65,8	22	72,0–87,0	79,2	90,0	101,0	83,0										
5	75,0; 76,4		7	82,0–90,0	85,8	–	–	–										
6	60,8–74,0	67,9	21	74,0–88,0	80,6	99,0	102,0	82,5										
7	78,6; [83]	–	21	87,0–102,0	94,3	113,5	–	–										
8	43,0	–	21	52,0–67,0	58,6	–	–	–										
9	30,0–35,0	32,4	14	35,0–42,0	–	41,3	–	34										
10	48,0; 52,4	–	15	53,0–66,0	60,7	76,0	–	–										

большая. Гребни на дистальной суставной поверхности невысокие. Медиальный гребень перпендикулярен фронтальному сечению. Медиальная фасетка для ладьевидной кости расширяется, а фасетка для полулунной кости сужается в каудальном направлении. Фасетка для трехгранной кости субтреугольная. Локтевой бугор (*tuber olecrani*) относительно невысокий, в сечении овальный. Ширина локтевого бугра составляет более половины его длины.

Головка бедра (*caput femoris*) овальная в сечении. Ямка головки (*fovea capitis*) имеет вид удлинённого желоба. У молодых экземпляров плантарная ямка (*fossa plantaris*) слабо вогнута (табл. 31). У взрослых животных она представлена значительной шероховатостью. Надблоковая ямка (*fossa suprapatellaris*) глубокая.

Большеберцовая кость стройная, индекс ширины равен 9,3 % (экз. РОМК, № Л-1805) и 9,4 % (экз. РОМК, № Л-70). Межмышцелковая борозда (*sulcus intercondyloideus*) широкая. Медиальная суставная поверхность проксимального эпифиза располагается несколько выше латерального. Передняя поверхность бугра (*tuberositas tibiae*) наклонена латерально. Гребень (*crista tibiae*) ниже *tuberositas tibiae* и незначительно выступает вперед. Бугор для крестовидной связки незначительно опущен назад и книзу; его ширина равна ширине межмышцелковой борозды (*sulcus intercondyloidea*). Диафиз в верхней трети искривлен медиально. Дистальный конец большеберцовой кости сильно уплощен в переднезаднем направлении (табл. 32). Передний и задний отделы суставной поверхности для *os malleolare* латерального блока могут быть почти одинаковой ширины или же задняя фасетка может превышать переднюю.

Пястная кость стройная, индекс ширины — 9 %. Плюсневая кость стройная, индекс ширины равен 8,4 %. Передние и задние метаподии примерно равны по длине (табл. 33–34), но плюсневые кости в среднем длиннее. Маллеоларная фасетка пяточной кости скошена по отношению к оси на 33° (экз. РОМК, № Л-1774) и 13° (экз. РОМК, № Л-64). Передняя поверхность бокового отростка, расположенная ниже маллеоларной фасетки, имеет вид слабо вздутого бугра. Ширина кубовидной фасетки составляет половину ее длины. Бугор-держатель астрагала невысокий, слабо выступающий (табл. 35). На наружной поверхности кости имеется впадина на всю ширину поверхности кости. На нижней поверхности кости на уровне бугра держателя астрагала хорошо выражена шероховатость.

Надпяточная кость стройная (табл. 36), слабо расширяющаяся книзу, отношение ширины к длине — 60,4 %. Ширина наружного блока больше поперечника в 2,4 раза. Кубовидная ямка большая, с глубокой шероховатой впадиной. Верхний блок асимметричен, наружный гребень выше внутреннего.

Фаланги довольно стройные (табл. 37). Шероховатость для крепления больших поддерживающих связок (*major suspensory ligaments*) на каудальной поверхности дистальной части кости большая и занимает примерно $\frac{2}{5}$ длины диафиза.

В коллекции содержится почти полный позвоночный столб верблюда с черепом из Ливенцовского карьера (экз. РОМК, № Л-936). В позвоночном столбе отсутствуют 1 и 7 шейный, 5 грудной и 7 поясничный позвонки. Восстановленная общая длина позвоночного столба составляет немногим меньше 200 см.

Размеры в мм. Высота морды перед P^3 — 91,0. Размеры слезной вырезки $4,0 \times 14,0$. Глубина твердого неба на уровне P^3 - P^4 — 12,0. Ширина костного неба на уровне M^2 — 62,0 (экз. РОМК, № Л-936), 74,0 (экз. РОМК, № Л-261). Размеры засочленовного отверстия $5,6 \times 6,4$, наружного слухового отверстия — $4,9 \times 6,2$.

Таблица 31. Сравнение промеров бедренных костей некоторых евразийских верблюдов
Table 31. The comparison of some Eurasian camels' femur measurements

№	Femur Промеры, мм	Paracamelus						Camelus		
		P. alutensis			P. khersonensis alexeevi			P. gigas	C. bactrianus ferus	C. knoblochi
		Хапровские слои, РОМК, АМЗ			Одесса, Хавесон, 1954			Zdansky, 1926	Зоомузей МГУ	ПИН № 2715-1
		n	min-max	M	n	min-max	M			
1	Наибольшая длина	–	–	–	3	502,0–547,0	517,7	635,0	552,0	615,0
2	Длина от края большого вертела до дистального конца латерального мышцелка	–	–	–	3	486,0–537,0	146	–	536,0	579,0
3	Наибольшая ширина проксимальной части	1	112,0	–	3	124,0–139,0	132	159,0	134,0	175,0
4	Наибольшая ширина дистальной части	3	99,0–102,6	101,3	3	113,0–117,0	115,3	142,5	116,0	141,0
5	Наибольшая ширина блока коленной чашечки	3	25,6–35,5	32,1	3	37,0–39,0	38,3	51,0	36,0	47,0
6	Наибольший поперечник дистальной части	3	100,0–110,0	104,7	3	112,0–120,0	116,3	–	119,0	–
7	Обхват в самом тонком месте	–	–	–	3	149,0–155,0	151,7	–	133,0	–

Таблица 32. Сравнение промеров большеберцовых костей некоторых евразийских верблюдов
Table 32. The comparison of some Eurasian camels' tibia measurements

№	Tibia Промеры, мм	Paracamelus						Camelus	
		<i>P. alutensis</i>		<i>P. khersonensis alexeevi</i>			<i>P. gigas</i>	<i>C. thomasi</i>	<i>C. bactrianus ferus</i>
		Хапровские слои, РОМК, АМЗ		Одесса; Хавесон, 1954; Логвиненко, 2000			Zdansky, 1926; Teilhard de Chardin, Trassaert, 1937	Палиако (Алжир); Gautier, 1966	Хавесон, 1954; ЗИН
		n	min-max	M	n	min-max	M		
1	Наибольшая длина	2	474,0–491,0	–	5	593,0–547,0	517,6	[550]	495,0
2	Ширина проксимального сустава	1	99,0	–	5	118,0–127,0	121,9	–	120,0
3	Поперечник проксимального сустава	3	103,0–115,0	108,0	4	117,0–130,0	123,2	–	
4	Ширина дистального конца	3	72,0–75,0	73,1	44	81,0–100,0	90,3	112,0	87,0
5	Поперечник дистального конца	3	43,8–46,0	44,6	44	45,0–59,0	52,3	–	49,0
6	Ширина диафиза в дистальной трети	3	30,0–35,0	31,6	–	31,0–37,0	–	51,0	28,0
7	Поперечник диафиза в дистальной трети	3	45,0–46,0	45,3	–	48,0–62,0	–	96,0	48,0

Таблица 33. Сравнение промеров пястных костей некоторых евразийских верблюдов
Table 33. The comparison of some Eurasian camels' metacarpal bones Mc III+IV measurements

№	Mc III+IV Промеры, мм	Paracamelus								Camelus
		P. alutensis			P. khersonensis alexeevi			P. trofimovi	P. gigas	C. bactrianus ferus
		Харповские слои; РОМК, АМЗ			Одесса; Хавесон, 1954; Логвиненко, 2000			Куруксай; Шарапов, 1986	Zdansky, 1926; Teilhard de Chardin, Trassaert, 1937	
		n	min-max	M	n	min-max	M	min-max		
1	Наибольшая длина	3	370,0–397,0	382,3	13	395,0–443,0	424,8	410,0; 426,0	462,0; –	363,0
2	Ширина проксимального конца	14	57,0–65,6	60,6	39	62,0–83,0	73,5	71,0; 75,0	90,0; 85,0	73,5
3	Поперечник проксимального конца	3	40,6; 50,0; 50,0	–	35	41,0–59,0	49,5	54,5	–	
4	Ширина дистального конца	3	75,0–89,4	81,4	12	83,0–100,0	90,48	97,6; 87,0	–	97,0
5	Поперечник в области раздвоения	13	29,4–33,8	33,4	22	22,0–29,0	26,0	25,0	–	22,0
6	Ширина медиального суставного валика	4	33,2–39,0	35,5	13	40,0–48,0	44,2	46,0	54,0	44,5
7	Поперечник медиального суставного валика	4	37,0–40,8	38,9	10	44,0–49,0	46,4	50,0	55,0	44,0
8	Ширина латерального суставного валика	5	34,0–40,0	36,2	13	40,0–46,0	43,1	42,0	–	45,5
9	Поперечник латерального суставного валика	5	38,0–41,0	39,4	11	43,0–48,0	45,5	47,0	54,0	43,5
10	Ширина диафиза в середине	13	32,0–38,6	35,0	42	39,0–50,0	43,2	49,7; 45,0	53,0; –	40,5
11	Поперечник диафиза в середине	11	37,8–44,6	41,0	–	–	–	45,0	49,0; –	38,0

Таблица 34. Сравнение промеров плюсневых костей некоторых евразийских верблюдов
Table 34. The comparison of some Eurasian camels' metatarsal bones Mt III+IV measurements

№	Мт III+IV Промеры, мм	Paracamelus						Camelus		
		<i>P. alutensis</i>			<i>P. khersonensis alexeejevi</i>			<i>P. trofimovi</i>	<i>P. gigas</i>	<i>C. thomasi</i>
		Хапровские слои, РОМК, АМЗ, ПИН			Одесса; Хавесон, 1954; Логвиненко, 2000			Куруксай; Шарапов, 1986	Zdansky, 1926; Teilhard de Chardin, Trassaert, 1937	Слои Омо (Эфиопия); Howell, 1969; Палиако (Алжир) Gautier, 1966
		n	min-max	M	n	min-max	M			
1	Наибольшая длина	8	348,0–391,6	367,3	12	407,0–456,0	429,4	–	>475; 543,0	[434]; –
2	Ширина проксимального конца	13	51,8–60,7	54,6	37	57,0–73,0	64,4	69,3	78,0; 82,0	–
3	Поперечник проксимального конца	3	43,8–48,4	45,6	36	50,0–58,0	53,7	56,0	–	–
4	Ширина дистального конца	4	64,4–75,2	70,1	11	82,0–92,0	87,0	–	– ; 104,0	– ; 86,0
5	Поперечник в области раздвоения	11	21,0–25,2	23,5	18	24,0–30,0	27,1	–	–	–
6	Ширина медиального суставного валика	9	26,6–33,9	30,9	13	37,0–44,0	39,2	–	45,0; –	– ; 35,5
7	Поперечник медиального суставного валика	9	29,8–37,0	33,8	10	39,0–43,0	41,6	–	48,5; –	– ; 39,6
8	Ширина латерального суставного валика	5	26,0–33,0	30,2	13	35,0–44,0	38,8	–	46,0; 47,0	– ; 42,0
9	Поперечник латерального суставного валика	5	29,4–36,5	33,4	8	39,0–44,0	42,5	–	48,5; –	– ; 40,2
10	Ширина диафиза в середине	16	28,0–33,4	30,9	38	31,0–43,0	38,8	40,0	[46]; 52,0	45,0; –
11	Поперечник диафиза в середине	3	35,8–38,6	37,4	14	41,0–49,0	44,7	54,0	[51]; –	50,0; –

Таблица 35. Сравнение промеров пяточных костей некоторых евразийских верблюдов
 Table 35. The comparison of some Eurasian camels' heel bones measurements

№	Calcaneum Промеры, мм	Paracamelus							Camelus	
		<i>P. alutensis</i>		<i>P. khersonensis alexeevi</i>			<i>P. gigas</i>	<i>P. praebactrianus</i>	<i>C. bactrianus ferus</i>	
		Хапровские слои; РОМК, АМЗ		Одесса; Хавесон, 1954			Zdansky, 1926; Teilhard de Chardin et al., 1937	Орлов, 1927; Хавесон, 1954	Хавесон, 1954; ЗИН	
		n	min-max	M	n	min-max				
1	Наибольшая длина	5	129,0–142,0	134,0	26	148,0–169,0	158,2	134,0–157,8	152,0	
2	Наименьшая толщина тела кости (латерально-медиально)	7	19,2–21,8	20,2	26	21,0–27,0	24,8	18,5–30,5	22,0	
3	Минимальный поперечник пяточного бугра (pr. anterior)	6	37,0–46,0	41,0	26	51,0–64,0	57,8	–	55,0	
4	Наибольшая длина суставной поверхности для suboideum	4	36,0–39,0	37,4	26	40,0–47,0	44,3	35,0–44,5	45,0	
5	Наименьшая ширина суставной поверхности для suboideum	5	10,5–15,4	13,0	24	16,0–18,0	16,75	–	16,0	
6	Наибольший поперечник processus anterior на уровне condylus malleolaris	5	47,0–54,8	50,2	25	61,0–72,0	66,4	[59,5]–73,5	69,0	
7	Ширина condylus malleolaris	5	14,2–19,4	17,1	26	21,0–26,0	23,1	16,5–21,5	19,5	
8	Длина condylus malleolaris	5	24,8–29,0	26,8	–	–	–	–	–	

Таблица 36. Сравнение промеров надпяточных костей некоторых евразийских верблюдов
Table 36. The comparison of some Eurasian camels' astragalus measurements

№	Astragalus Промеры, мм	Paracamelus						Camelus			
		P. alutensis	P. khersonensis alexeevi				P. trofimovi	P. gigas	P. praebactrianus		
			Хапровские слои; РОМК, АМЗ	min-max	n	Одесса; Хавесон, 1954;				min-max	М
1	Длина между точками наибольшего сближения седловин проксимальной и дистальной суставных поверхностей	53,0	16	58,0–67,0	62,1	60,0; 67,0	–	60,5; 63,0	60,0		
2	Наибольшая длина латерального края	66,2; 61,0	16	73,0–83,0	77,9	80,0; –	100,0; 98,0	74,0; 81,0	75,0		
3	Наибольшая длина медиального края	61,8; 65,0	16	68,0–78,0	73,3	72,5; 80,5	–	70,0; 78,5	70,0		
4	Поперечник проксимального края	38,4; 37,4	16	42,0–51,0	45,6	51,0; –	–	–	46,0		
5	Поперечник дистального края	43,7; 42,4	16	49,0–58,0	52,9	54,0; 55,0	69,0; 71,0	–	55,0		
6	Наибольший переднезадний поперечник	34,0; –	16	43,0–49,0	45,75	[48]; 51,0	48,0; 49,0	–	44,0		
									Хавесон, 1954		

Таблица 37. Сравнение промеров первых фаланг некоторых евразийских верблюдов
Table 37. The comparison of some Eurasian camels' first phalanges measurements

№	Phalanx I Промеры, мм	Paracamelus										Camelus	
		<i>P. alutensis</i>			<i>P. khersonensis alexeejevi</i>			<i>P. gigas</i>		<i>P. praebactrianus</i>		<i>C. bactrianus ferus</i>	
		Хапровские слои; РОМК, АМЗ			Одесса; Хавесон, 1954; Логвиненко, 2000			Zdansky, 1926; Teilhard de Chardin, Trassaert, 1937		Orlov, 1929, 1930; Хавесон, 1954		Хавесон, 1954	
		n	min-max	M	n	min-max	M	manus	pes	manus	pes	manus	pes
1	Наибольшая длина	4	85,2–113,2	95,0	6	106,0–113,0	109,6	115,0–133,0	106,0–131,0	104,5–110,3	85,0–90,0	88,0–90,0	81,0–90,0
2	Ширина проксимального конца	4	30,5–36,6	32,5	6	42,0–46,0	44,5	–	–	–	–	73,0	65,0–72,0
3	Поперечник проксимального конца	2	27,2; 27,8	–	6	36,5–38,0	37,3	–	–	–	–	30–33	28,0–30,0
4	Ширина дистального конца	3	21,6–25,0	23,7	6	36,0–41,0	39,6	–	–	39,6	29,8	33,0	31,0–33,0
5	Поперечник дистального конца	3	19,4–20,5	20,0	6	26,0–29,0	27,8	–	–	30,2	21,4	21,0–22,0	20,0–22,0
6	Наименьшая ширина диафиза	4	17,6–20,0	18,9	6	23,0–26,0	25,1	43,0; 46,0	35,0–43,0	24,6	17,8	20,0–21,0	18,5–20,0
7	Наименьший поперечник диафиза	4	14,8–18,0	16,1	6	21,5–24,0	22,4	39,0	32,0	20,7	14,4	15,0–19,0	15,0–17,0
8	Индекс: 7/4	3	79,0–95,0	85,0	6	65,9–73,7	70,4	–	–	71,8–84,9		–	–

Диастема I^3-C^1 — 12,5 (экз. РОМК, № Л-936). Размеры C^1 15,4 × 11,3. Длина P^3 — 23,1, ширина — 12,7. P^4 : длина жевательной поверхности — 21,2, ширина — 17,6. M^1 : длина — 32,5, ширина — 24,3. M^2 : длина — 34,0, ширина — 23,0. M^3 : длина — 32,8, ширина — 20,0. Размеры дельтовидной бугристости плечевой кости — 28,2 × 14,8 (экз. РОМК, № Л-374). Расстояние от задней части полулунной вырезки до конца локтевого бугра — 86,0, 87,5. Остальные промеры см. в таблицах 29–37.

С р а в н е н и е . *P. alutensis* из хапровских слоев Приазовья меньше плио-плейстоценовых *P. gigas*, *P. trofimovi*, *P. praebactrianus*, *P. khersonensis alexejevi* и *P. longipes*. С *P. alutensis*, известных в основном по описаниям нижних челюстей, верблюд из хапровских слоев имеет сходные размерные и морфологические характеристики.

З а м е ч а н и я . От типовых экземпляров *P. alutensis* из Румынии нижние челюсти мелкого верблюда из хапровских слоев отличается большим углом между горизонтальной и восходящей ветвями нижней челюсти (у голотипа этот угол равен 95°), отогнутым каудально венечным отростком, а не прямым как у румынской формы, и расположением P_1 ближе к уровню каудального края симфиза (а не на уровне середины симфиза, как у голотипа). Но эти отличия могут рассматриваться как результат индивидуальной изменчивости.

Ранее (Logvinenko, 2001) указывалось наличие другой формы мелкого верблюда *P. minor* Logvinenko (поздний русциний, Одесские катакомбы), который был ошибочно описан по фрагменту нижней челюсти *P. khersonensis alexejevi* с молочными зубами.

От всех представителей рода *Camelus* мелкий верблюд из хапровских слоев отличается более мелкими размерами, приближаясь к самым мелким экземплярам современного одnogорбого верблюда *C. dromedarius* L. Существенными отличительными признаками алуэтенского верблюда от *Camelus* являются: удлинённая лицевая часть черепа, большая величина P^3 , наличие хорошо выраженного P_3 , относительно длинная и низкая нижняя челюсть (табл. 27). Кроме того, от представителей рода *Camelus* верблюд из Ливенцовки отличается строением носовых костей, более вогнутым небом, продвинутыми орально хоанами (у *Camelus* они заканчиваются за уровнем заднего края M^3). У верблюда из хапровских слоев более стройные кости конечностей, наблюдаются различия в степени развития и расположения бугорков и шероховатостей. Эти признаки могут свидетельствовать об ином способе локомоции. Для метаподий характерны относительно меньшая ширина кости и более высокое расхождение в стороны суставных поверхностей дистального эпифиза (рис. 39).

P. alutensis из Приазовья не имеет существенных морфологических отличий в строении черепа, зубов и посткраниального скелета от *P. khersonensis alexejevi* из одесских карстовых пещер (нижний плиоцен, Украина), отличаясь от последнего, в основном, только меньшими размерами. Считается, что *P. khersonensis alexejevi* является предковой формой для *P. alutensis* (Хавесон, 1954; Алексеева, 1977а; Байгушева, 1984; Titov, 2003).

Другой мелкий представитель рода — *P. "kujalnensis"* (Khomenko), по нашему мнению, является формой, очень близкой к *P. alutensis*. Признаки нижней челюсти из куюльницких отложений Причерноморья, на основании которых был выделен этот вид — меньшая относительная длина симфиза, несколько большая относительная высота горизонтальной ветви нижней челюсти и разница размеров

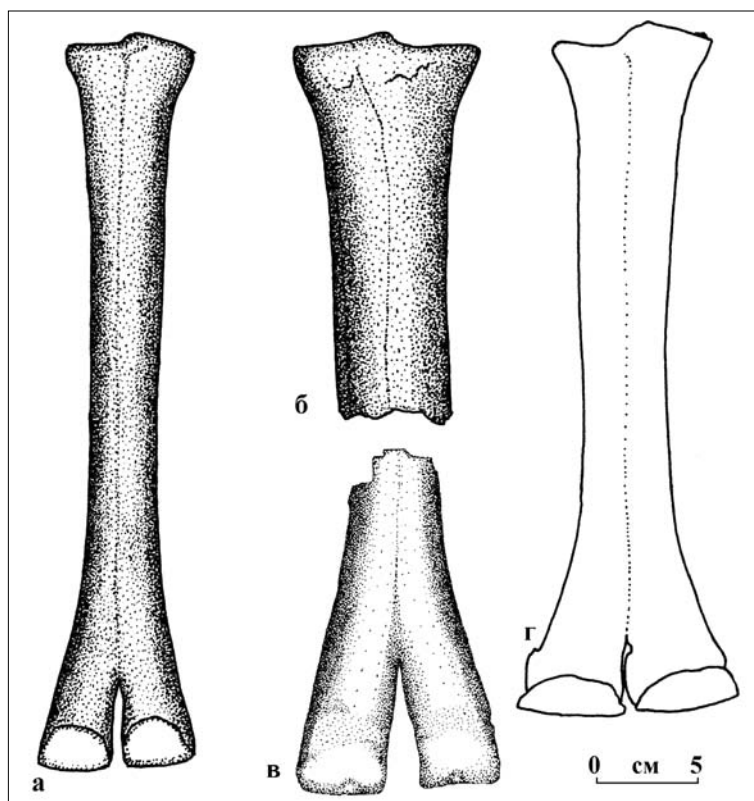


Рис. 39. *Paracamelus alutensis* Stefanescu: а — экз. РОМК, № Л-290, правая передняя метаподия, дорсальная сторона; *Paracamelus* sp.: б — экз. РОМК, № Л-1107, проксимальная часть левой передней метаподии, дорсальная сторона, Ливенцовский карьер, в — экз. ГИН, б/№, дистальная часть левой передней метаподии, дорсальная сторона, Хапровский карьер; *Camelus bactrianus* L.: г — правая передняя метаподия, дорсальная сторона, Ростовский-на-Дону зоопарк

Fig. 39. *Paracamelus alutensis* Stefanescu: а — specimen ROMK, № L-290, right metacarpus, dorsal view; *Paracamelus* sp.: б — specimen ROMK, № L-1107, proximal part of left metacarpus, dorsal view, Liventsovka sand pit, в — specimen GIN, no №, distal part of left metacarpus, dorsal view, Khapry sand pit; *Camelus bactrianus* L.: г — right metacarpus, dorsal view, Rostov-on-Don zoo

(Хавесон, 1954). Эти характеристики, вероятно, являются результатом половой и индивидуальной изменчивости. Как свидетельствует материал из Ливенцовки, все указанные характеристики очень вариабельны. Плохая сохранность симфизного отдела у находок из Ливенцовки не позволяет утверждать, что P_1 присутствовал у всех экземпляров из хапровских отложений. Отсутствие передненаружных складок на нижних молярах у куяльницкой находки также не доказывает иную видовую принадлежность. Наблюдаемая изменчивость признаков зубной системы и нижней челюсти у верблюда из хапровских слоев подтверждает вывод о том, что *P. kujalnensis* является младшим синонимом алютенского верблюда (Топачевский, 1956; Байгушева, 1971). Все это позволяет нам отнести все известные остатки мелких верблюдов из Причерноморья и Приазовья к *P. alutensis*.

Основными признаками подрода *Neoparacamelus*, к которому Хавесон (1954) относил аляутенского верблюда, являются более мелкие размеры и отсутствие передненаружной складки на нижнекоренных зубах. Однако материал из хапровских слоев опровергает правильность выделения данного подрода. Имеющиеся данные показывают, что наличие складки — очень вариабельный признак, а мелкие размеры представителей этого вида не могут служить основанием выделения отдельного подрода.

Мелкий верблюд хапровского комплекса обладал стройными и удлинёнными конечностями и шей в совокупности с удлинённой лицевой частью черепа, относительно небольшим носовым отверстием и сравнительно низкокоронковыми зубами. По-видимому, эта форма обладала адаптациями к питанию сравнительно мягким лиственным и веточным кормом. Плиоценовые представители *Paracamelus*, вероятно, были типичными обитателями относительно мезофитных степных и лесостепных ландшафтов, широко представленных в Северном Причерноморье и Приазовье начиная с конца миоцена. Косвенным подтверждением этому могут служить многие представители *Camelinae* Северной Америки — обитатели открытых саванноподобных ландшафтов (Harrison, 1985).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Румыния, Причерноморье, Приазовье; верхний плиоцен — нижний плейстоцен.

М а т е р и а л . Разбитый череп с нижней челюстью и позвоночным столбом (РОМК, № Л-936); обломок черепа с зубами P³-M³ (РОМК, № Л-261); обломки верхних челюстей с зубами (11 экземпляров), Ливенцовка; нижние челюсти и фрагменты с зубами (51 экземпляр); фрагменты лопаток (5 экземпляров); плечевая кость (19 экземпляров); кости предплечья и их фрагменты (20 экземпляров); пястная кость (37 экземпляров); бедренная кость и фрагменты (6 экземпляров); большая берцовая кость (26 экземпляров); плюсневая кость и ее части (28 экземпляров); пяточная кость (11 экземпляров); надпяточная кость (2 экземпляра); фаланги I (6 экземпляров); крючковатая кость запястья os carpalе IV (коллекции ПИН, ГИН, РОМК, АМЗ), Ливенцовка, Хапры, Морская; хапровские слои.

Paracamelus sp.

Camelus sp., крупная форма: Хохловкина, 1940, с. 83; Громов, 1948, с. 45.

Paracamelus cf. *gigas*: Хавесон, 1954, с. 107.

Paracamelus gigas: Байгушева, 1971, с. 11; Алексеева, 1977а, с. 147; Bajgusheva et al., 2001, p. 134.

О п и с а н и е (рис. 37ж). М² крупный, относительно низкокоронковый, имеет хорошо развитые парастиль и мезостиль. Дополнительные образования отсутствуют. Кости конечностей массивные. Кости бедра и голени имеют строение, типичное для верблюдов. Для метаподий характерно относительно высокое расхождение в стороны суставных поверхностей дистального эпифиза.

С р а в н е н и е . Размеры и морфологические характеристики зуба близки к таковым целого ряда крупных *Paracamelus*, но ближе всего к М² *P. gigas* из Китая (табл. 38). Размеры и пропорции костей описываемого верблюда также в

Таблица 38. Промеры M² некоторых крупных форм плио-плейстоценовых верблюдов.
Промеры в квадратных скобках — приблизительные
Table 38. Measurements of M² of some large forms of Plio-Pleistocene camels. Data in square brackets are approximate

M ²	Paracamelus							Camelus		
	Paracamelus sp.	P. gigas	P. sibiricus	P. khersonensis alexajevi	P. aguirrei	P. trofimovi	"Giganto- camelus" longipes	C. thomasi	C. knoblochi	C. bactrianus ferus
Промеры, мм	Хапты, ЛП-2/19 dex	Сев. Китай, Хэнань Zhdansky, 1926	Семила- латинск Orlov, 1930	Одесские катакомбы	в. миоцен Испания	Куруксай	Есекарткан Казахстан	Палиако, Алжир	р. Дон	рецентные
	Колл. ТГПИ	[46]	[46]	Логвиненко, 2000	Pickford et al., 1995	Шарапов, 1986	Слепок, ПИН	Gautier, 1966	РОМК б/№	ЗМ МГУ
Длина жевательной поверхности	[46]		48,0	31,0–(36,3)–43,0	44,0; 45,0	48,0	50,2; 50,5	40,0	41,8; 42,8	35,0–49,5
Ширина жевательной поверхности	35,0	–	35,0	26,0–(32,1)–36,0	41,8	37,3	36,0; 40,0	–		26,5–36,2
Ширина основания коронки	40,2	42,4	–	26,0–(32,1)–36,0	–	–	42,2	–	35,9; 36,9	–
Высота коронки, лингвальная	24,9	–	–	–	–	–	22,5; 25,0	–	–	–

Таблица 39. Сравнение промеров метаподий крупных форм плио-плейстоценовых верблюдов
Table 39. The comparison of some large Plio-Pleistocene camels' metapodiums measurements

№	Промеры, мм	Paracamelus sp.				Paracamelus gigas		Camelus knoblochi	Paracamelus kh. alexejevi	Paracamelus cf. aguirrei			Paracamelus trofimovi	P. longipes	Gigantocamelus spatulus
		Ливенцовка, Хапры				Китай		средний плейстоцен	Одесские катакомбы	понт, Евпатор муз. № 2137	понт, Синявская	понт, Мт Одесская обл.	Куруксай	Казахстан	С. Америка
		АМЗ ОП-1282 sin	РОМК № Л-1107 sin	ГТМ, слепок 6/№	ГИН 6/№	Teilhard de Chardin, Trassaert, 1937	Zdansky, 1926; MT								
1	Наибольшая длина кости	-	-	-	-	462; 475	397,0-425,0	408,0-449,0	-	-	-	410-426	560,0	448-455	
2	Наибольшая ширина дистального конца	-	-	102,1	124,0	104,0	111,0	133,0-136,0	87,0-110,0	108,0	>101,4	97,6-87,0	111,7	136-140	
3	Мин. поперечник в обл. раздвоения	-	-	-	37,8	-	34,8	24,0-32,0	23,0-29,0	-	-	30,0	25,0	31,3	-
4	Ширина наружного суставного валика	-	-	43,8	43,6	46,0; 47,0	55,5; 54,0	49,0-61,0	40,0-43,1-46	48,0	>48	50,0	42,0	48,5	-
5	Поперечник наружного суставного валика	-	-	45,0	-	48,5	54,0; 61,5	49,0-58,0	43,0-45,5-48	52,0	-	55,0	47,0	51,0	-
6	Ширина внутреннего суставного валика	-	-	38,4	40,0	45,0	54,0; 48,0	60,0-61,0	40,0-44,2-48	-	-	47,0	46,0	52,3	-
7	Поперечник внутреннего суставного валика	-	-	45,5	-	48,5	55,0	48,0-60,0	44-46,4-49,0	-	-	52,5	50,0	53,0	-
8	Ширина диафиза	38,2	60,0	50,0	-	-	53,0; 46,0	54,0-62,0	42-45,9-51,0	-	-	-	49,7-45,0	-	-
9	Поперечник диафиза (середина)	40,6	49,9	39,5	-	-	49,0; 51,0	-	-	-	-	-	45,0	-	-
10	Ширина проксимального эпифиза	78,8	97,0	-	-	85,0; 90,0	90,0; 78,0	83,0-102,0	67-74,4-82,0	-	-	-	71,0-75,0	101,3	103-106
11	Поперечник проксимального эпифиза	50,0	58,1	-	-	55,0	58,5; 61,5	-	49-52,4-57,0	-	-	-	54,5	69,0	-

Таблица 40. Сравнение промеров большеберцовых костей крупных плио-плейстоценовых верблюдов
Table 40. The comparison of some large Plio-Pleistocene camels' tibia measurements

	Paracamelus				Camelus	
	Paracamelus sp.		P. gigas	P. khersonensis alexeevi	C. bactrianus ferus	C. knoblochi
	Ливенцовка, Хаптры; колл. РОМК, №№	Л-205, sin	Teilhard de Chardin, Trassaert, 1937	Одесские катакомбы Хавесон, 1954	male, ad	Хавесон, 1954; Кожамкулова, 1963
	Л-320, dex	Л-205, sin		min-max	ЗИН, № 11173	
Наибольшая длина	–	> 57,5	600,0	502,0–564,0	495,0	536,0
Наибольшая ширина проксимальной части	–	> 117	148,0	85,0–97,0	120,0	132,0
Наибольший поперечник проксимальной части	–	> 114	–	–	–	–
Наибольшая ширина дистальной части	105,0	104,0	102,0; 110,0	–	87,0	112,0; 114,0
Наибольший поперечник дистального эпифиза	60,4	61,6	–	–	–	–
Сагиттальный поперечник медиальной стороны дистального конца	62,3	62,8	–	49,0–59,0	49,0	–
Сагиттальный поперечник латеральной стороны дистального конца	61,2	> 54	60,0; 59,0	48,0–56,0	47,0	55,0
Минимальная ширина диафиза в нижней трети	73,3	69,0	–	48,0–62,0	48,0	–
Минимальный поперечник диафиза в нижней трети	45,2	44,0	–	31,0–37,0	28,0	–
Сагиттальный поперечник медиальной суставной впадины для астрагала	49,0	–	–	42,0–52,0	45,0	64,0; 60,0
Трансверсальный поперечник медиальной суставной впадины для астрагала	20,0	–	–	23,0–31,0	24,0	–
Сагиттальный поперечник латеральной суставной впадины для астрагала	52,5	–	–	39,0–49,0	> 41	67,0; 65,0
Трансверсальный поперечник латеральной суставной впадины для астрагала	22,0	–	–	23,0–29,0	25,0	–

большей степени сходны с *P. gigas* Schlosser из плиоцена Китая (Zdansky, 1926). Кости конечностей крупнее, чем у *P. khersonensis alexejevi* Havesson (= *P. alexejevi*) из одесских катакомб (Хавесон, 1954), *P. trofimovi* Sharapov из Куруксая (Шарапов, 1986), *P. praebactrianus* Orlov (Orlov, 1929) и современного *Camelus bactrianus ferus* Przewalski (табл. 39–40, рис. 39). Но они меньше, чем у *P. longipes* Aubekeroва из Казахстана. Близки размеры у верблюда из верхнего плиоцена Приазовья с *C. knoblochi* Nehring. Однако кости последнего более массивные и короткие.

Находки из Ливенцовского карьера близки по размерам к некоторым крупным плио-плейстоценовым североамериканским верблюдам (табл. 39) — *Gigantocamelus fricki* Barbour et Schultz (Barbour, Schultz, 1939) и *G. spatula* (Cope). Гигантский верблюд хапровского комплекса значительно крупнее *Megatylopus cochrani* (Hibbard et Riggs), но мельче и стройнее *Megacamelus merriami* (Frick), *Titanolopus nebraskensis* Barbour et Schultz (Harrison, 1985; Voorhies, Corner, 1986).

Р а з м е р ы в м м . См. в таблицах 38–40.

З а м е ч а н и я . Остатки крупных плиоценовых верблюдов из Восточной Европы и Азии традиционно относятся к *P. gigas*. Однако скудность остатков этих животных и отсутствие совместных находок частей черепа и костей скелета затрудняют их точное определение.

М а т е р и а л . Правый М² (ТГПИ, № Л-2/19), Хапры; дистальная часть правой бедренной кости (АМЗ, № ОП-1374); левая большеберцовая кость (РОМК, № Л-205); фрагмент правой большеберцовой кости с поврежденным проксимальным концом (РОМК, № Л-320); проксимальные части левый пястных костей (РОМК, № Л-1107, АМЗ, №№ ОП-1282, ОП-1728); проксимальные части левых плюсневых костей (АМЗ, №№ ОП-1395, ОП-1396); дистальные части метаподий (ГИН, ГГМ, слепок), Ливенцовка; хапровские слои.

Подотряд Ruminantia
Семейство Cervidae Goldfuss, 1820
Подсемейство Cervinae Goldfuss, 1820
Триба Cervini Goldfuss, 1820
Род *Cervus* Linnaeus, 1758
Подрод *Rusa* Smith, 1927
Cervus (Rusa) philisi Schaub, 1941

Cervus cf. philisi: Schaub, 1941, р. 264; Байгушева, 1964, с. 49; 1971, с. 25; Вислобокова, 1990, с. 186.

Cervus “В” (*Rusa*): Громов, 1948, с. 44.

Г о л о т и п — Музей г. Базель, Швейцария, № Se 549, скелет; Франция, Сенез; нижний плейстоцен, верхний виллафранк.

О п и с а н и е (рис. 40). Все имеющиеся фрагменты рогов мелкой формы оленя из хапровских слоев лишены пеньков и верхних отростков. Основание рога в сечении округлое (индекс уплощенности — 0,71–0,9). Надглазничные отростки расположены относительно близко к основанию, в сечении округлые (индекс уплощенности — 0,6–0,81), без добавочных отростков. Вершина первого отрост-

ка слегка загибается вверх и латерально. Штанга рога выше отхождения надглазничного отростка искривлена в каудальном направлении и отклонена латерально. Угол расхождения первого отростка и штанги рога — 70–120°. Поверхность рога слабобороздчатая.

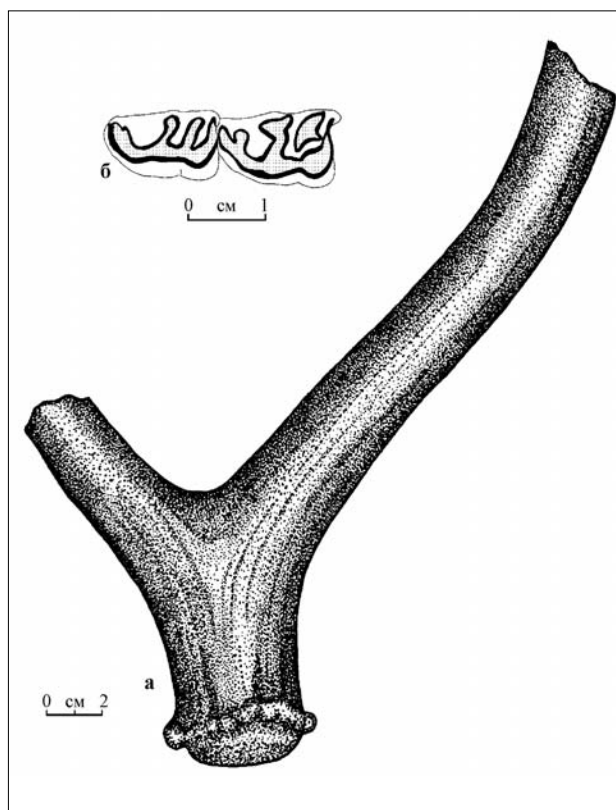


Рис. 40. *Cervus (Rusa) philisi* Shaub: а — экз. ПОМК, № Л-367, фрагмент правого опавшего рога, б — экз. ГИН, № 300/52, левые P_3 - P_4 , Ливенцовский карьер

Fig. 40. *Cervus (Rusa) philisi* Shaub: а — specimen ROMK, №L-367, the fragment of right dead antler, б — specimen GIN, № 300/52, left P_3 - P_4 , Liventsovka sand pit

Нижние предкоренные слабо моляризованы. P_3 имеет вторую стадию моляризации (по Heintz, 1970). P_4 третьей стадии моляризации, характеризуется расширенным в переднезаднем направлении метаконидом, раздвоенном на конце. Энтоконид и энтостилид скошены назад, энтостилид довольно большой. Паракониды не редуцированы. На слабостертых зубах параконид образует отдельный скошенный столбик (рис. 40б). Длина ряда премоляров составляет 69,4 % от длины моляров. Коренные с довольно высокими коронками. Стили и ребра на лабиальной стороне нижних моляров развиты незначительно, за исключением парастилида, который выражен хорошо. Палеомериксовой складки на нижних молярах нет.

Р а з м е р ы в м м. Длина первого надглазничного отростка более 90. Длина от верхнего края венчика до верхнего края первого отростка в месте отхождения от штанги — 50,0–80,0. Остальные промеры см. в таблицах 41–42.

С р а в н е н и е. Размеры рогов мелкой формы оленя хапровского териокомплекса совпадают с таковыми у *C. (R.) philisi* из Сен-Валье и Сенез (табл. 41). По длине ряда коренных зубов эта форма оленя попадает в верхние пределы значений для *C. (R.) philisi* из Западной Европы (табл. 42).

Таблица 41. Сравнение промеров рогов *Cervus (Rusa) philisi* из различных местонахождений

Table 41. The comparison of antlers' measurements of *Cervus (Rusa) philisi* from some localities

Промеры, мм	<i>Cervus (Rusa) philisi</i>				
	Ливенцовская; РОМК, АМЗ			Сен-Валье; Heintz, 1970	Сенез; Heintz, 1970
	n	min-max	M	min-max	min-max
Диаметр розетки	3	37,1–50,0	44,03	–	–
Переднезадний диаметр розетки	3	43,5–53,0	47,5	40,0–51,0	19,0–56,0
Высота первого разветвления	6	50,0–80,0	63,05	47,0–90,0	40,0–105,0
Угол первого разветвления, °	3	70–120	86	–	50,0–90,0
Диаметр основания рога выше розетки	6	25,0–37,2	30,23	–	–
Переднезадний диаметр основания рога выше розетки	6	30,5–43,5	34,33	–	–
Диаметр основания первого отростка	6	12,0–25,0	16,40	–	–
Переднезадний диаметр основания первого отростка	6	18,0–32,5	22,75	–	–
Длина первого отростка	–	> 90	–	–	90,0–320,0
Диаметр штанги выше первого отростка	5	22,7–32,0	25,72	–	–
Переднезадний диаметр штанги	5	26,3–36,0	30,60	–	–
Индекс уплощенности розетки	3	0,81–0,87	0,84	–	–
Индекс уплощения основания рога	6	0,71–0,90	0,83	–	–
Индекс уплощения первого отростка	6	0,60–0,81	0,72	–	–

C. philisi из Ливенцовки и Хапров имеет большие размеры рогов, зубов и костей скелета по сравнению с *C. perolensis*, *C. cusanus* из виллафранка Западной Европы (Heintz, 1970). Рога хапровского *C. philisi* крупнее, чем у *C. pardinensis*, отхождение первого отростка у него начинается относительно выше, а угол между надглазничным отростком и штангой больше.

З а м е ч а н и я . В Западной Европе *C. (R.) philisi* подразделяется на два подвида — *C. philisi valliensis* (средний виллафранк, Сен-Валье) и *C. ph. philisi* (поздний виллафранк, Сенез) (Heintz, 1970; Вислобокова, 1990). Особенности *C. (R.) philisi* из Приазовья от западноевропейских форм являются большие размеры P_3 , P_4 и большая относительная длина ряда предкоренных зубов (рис. 41–43) при сходных параметрах заднекоренных (рис. 44–46, табл. 42). Степень моляризации P_4 сходна с таковой у *C. (R.) philisi* из Сенез и Сен-Валье. По размерам данная форма оленя хапровского комплекса ближе к более крупному *C. (R.) ph. philisi* из Сенез. Однако степень развития премоляров отличает его и от этого подвида. Вероятно, своеобразие *C. (R.) philisi* хапровского фаунистического комплекса связано, скорее всего, с экологическими особенностями юга Восточной Европы (большая аридизация и остепнение) по сравнению с западноевропейскими ландшафтами.

Р а с п р о с т р а н е н и е . Европа; верхний плиоцен — нижний плейстоцен.

М а т е р и а л . Фрагменты опавших рогов (РОМК, №№ Л-197, 367, 471, 588, 841, 895); нижние челюсти (РОМК, №№ Л-569, Л-1356 (juv.), ГИН, № 300/52); 27 костей посткраниального скелета (коллекции ПИН, ГИН, РОМК, АМЗ №№ 27210, 27212, 27403), Ливенцовка; хапровские слои.

Таблица 42. Сравнение промеров нижних челюстей и нижних зубов *Cervus (Rusa) philisi* из различных местонахождений (в скобках — приблизительные значения)

Table 42. The comparison of mandibles and lower teeth measurements of *Cervus (Rusa) philisi* from some localities. Data in square brackets are approximate

Промеры, мм	Cervus (Rusa) philisi								
	ПОМК, № Л-569	ГИН, № 300/52	ПОМК, № Л-1356	Сенез; Heintz, 1970			Сен-Валье; Heintz, 1970		
	Ливенцовка	Хапры	n	min-max	M	n	min-max	M	
Длина ряда P ₂ -M ₃	[109,5]	97,5	–	74	86,5–102,0	92,9	41	80,0–97,0	87,5
Длина ряда P ₂ -P ₄	[45]	–	–	80	34,5–42,0	37,5	53	31,5–40,0	35,9
Длина ряда M ₁ -M ₃	64,8	–	59,1	110	51,5–61,5	55,9	70	47,5–58,5	52,5
Длина P ₂	[12,5]	–	–	32	9,0–12,5	10,8	30	9,0–11,5	10,6
Длина (L) P ₃	15,8	–	15,0	38	12,5–15,5	13,7	38	11,5–14,5	13,0
Ширина (W) P ₃	10,0	–	9,1	38	6,0–9,0	7,9	38	7,0–8,5	8,0
Длина P ₄	16,2	–	15,0	41	12,5–16,0	14,4	43	11,5–15,0	13,3
Ширина P ₄	11,5	–	10,3	41	8,0–10,5	8,9	43	7,5–10,0	8,8
Длина M ₁	19,3	–	16,2	38	14,0–19,0	16,3	42	13,0–17,5	15,0
Ширина M ₁	11,9	–	11,4	36	10,0–12,5	10,8	40	9,0–11,0	10,3
Длина M ₂	20,3	–	19,0	35	16,0–20,5	18,1	49	14,5–19,5	17,1
Ширина M ₂	13,0	–	12,5	33	11,0–13,5	11,8	48	10,0–12,5	11,3
Длина M ₃	25,0	–	21,0	36	21,5–26,0	23,8	45	19,0–24,0	22,1
Ширина M ₃	13,2	11,5	–	35	11,0–13,5	11,6	44	9,5–12,0	10,9
Высота горизонтальной ветви под P ₂	23,3	–	25,0		–			–	
Ширина горизонтальной ветви под P ₂	13,3	–	12,0		–			–	
Высота горизонтальной ветви под P ₄	27,0	26,0	–		–			–	
Ширина горизонтальной ветви под P ₄	15,3	–	–		–			–	
Высота горизонтальной ветви под M ₁	32,0	32,55	30,0		–			–	
Ширина горизонтальной ветви под M ₁	16,0	–	16,8		–			–	
Высота горизонтальной ветви под M ₃	35,5	–	34,2		–			–	
Ширина горизонтальной ветви под M ₃	19,0	–	17,0		–			–	
Соотношение L P ₂ -P ₄ / L M ₁ -M ₃	69,4	–	–	74	62,9–74,2	67,1	41	64,1–74,0	68,5

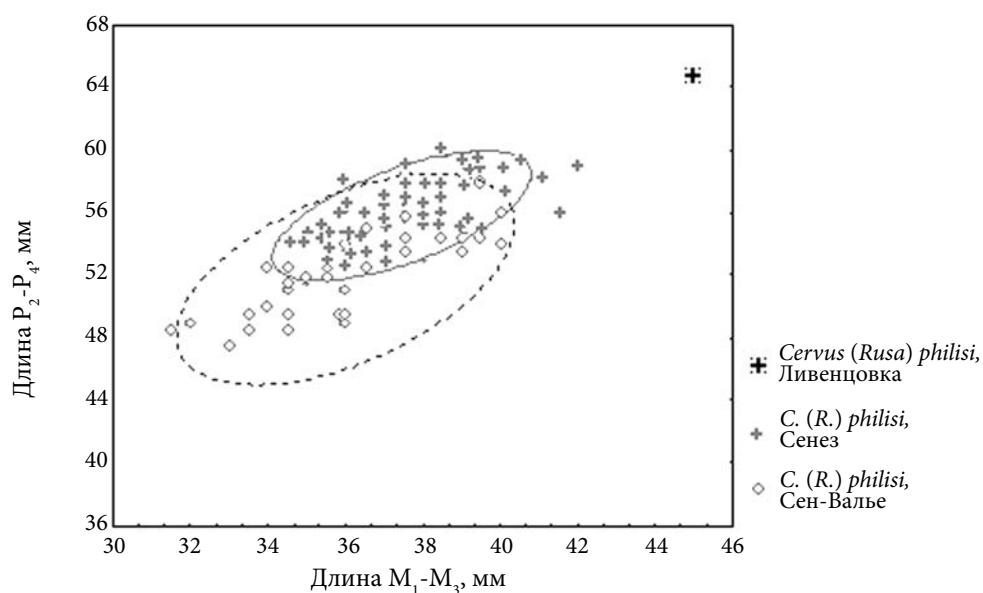


Рис. 41. Отношение длины моляров к длине премоляров у *Cervus (Rusa) philisi* Shaub из Ливенцовки и некоторых виллафранкских местонахождений Западной Европы

Fig. 41. The ratio between the length of the molar row and the length of premolars of *Cervus (Rusa) philisi* Shaub from Liventsovka sand pit and some Villafranchian localities of Western Europe

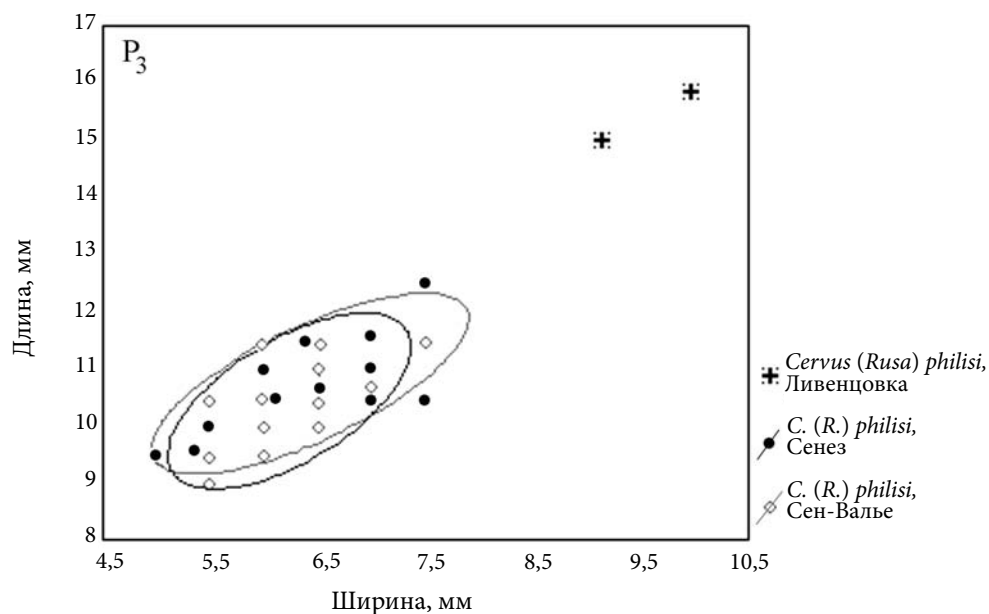


Рис. 42. Параметры P_3 у *Cervus (Rusa) philisi* Shaub из Ливенцовки и некоторых виллафранкских местонахождений Западной Европы

Fig. 42. Parameters of P_3 of *Cervus (Rusa) philisi* Shaub from Liventsovka sand pit and some Villafranchian localities of Western Europe

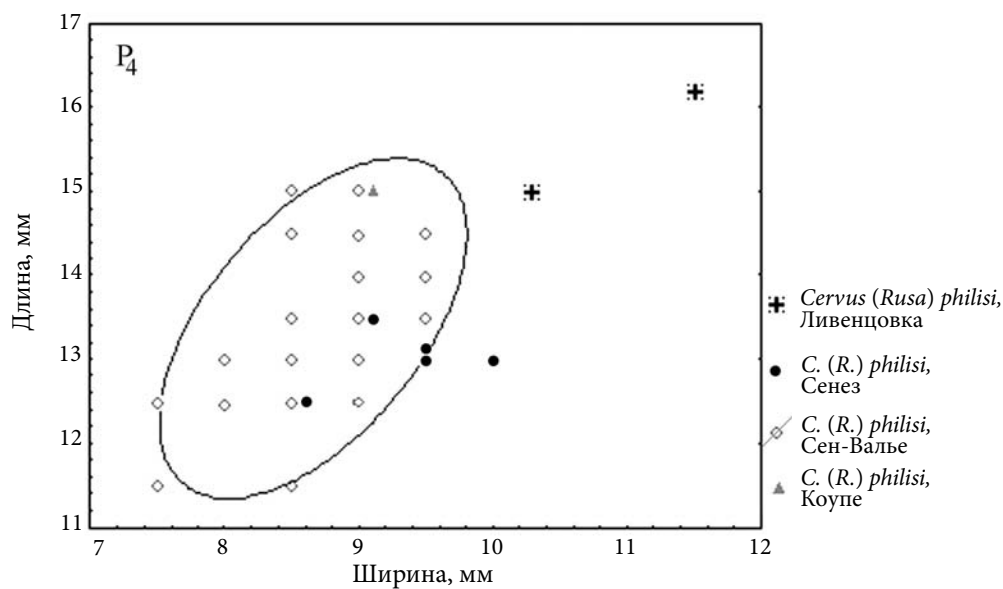


Рис. 43. Параметры P_4 у *Cervus (Rusa) philisi* Shaub из Ливенцовки и некоторых виллафранкских местонахождений Западной Европы

Fig. 43. Parameters of P_4 of *Cervus (Rusa) philisi* Shaub from Liventsovka sand pit and some Villafranchian localities of Western Europe

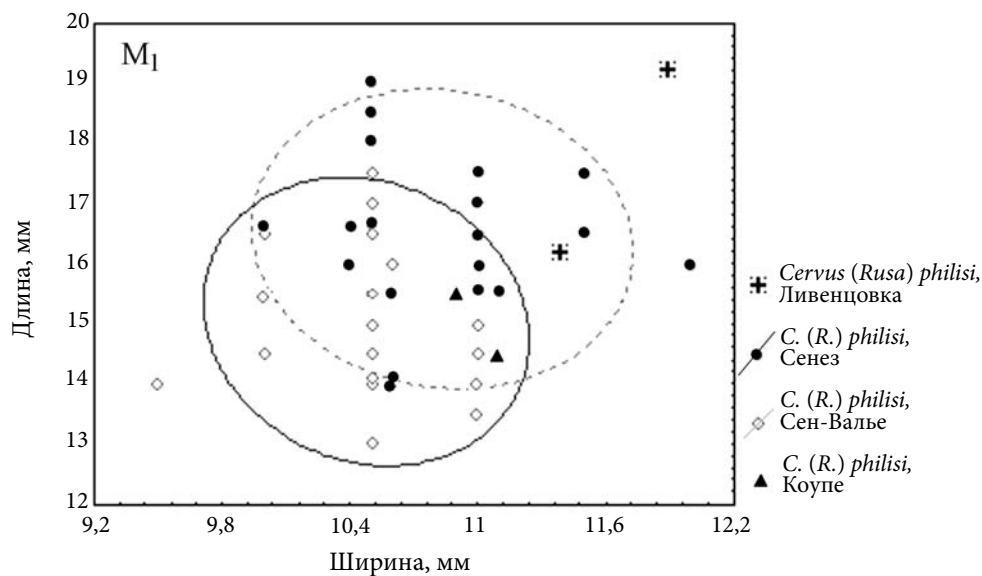


Рис. 44. Параметры M_1 у *Cervus (Rusa) philisi* Shaub из Ливенцовки и некоторых виллафранкских местонахождений Западной Европы

Fig. 44. Parameters of M_1 of *Cervus (Rusa) philisi* Shaub from Liventsovka sand pit and some Villafranchian localities of Western Europe

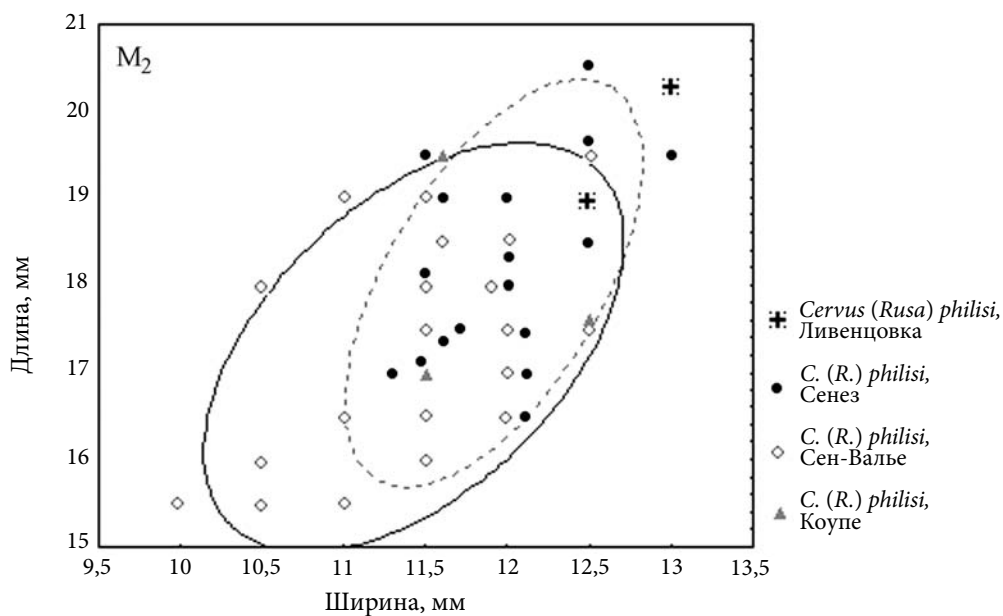


Рис. 45. Параметры M_2 у *Cervus (Rusa) philisi* Shaub из Ливенцовки и некоторых виллафранкских местонахождений Западной Европы

Fig. 45. Parameters of M_2 of *Cervus (Rusa) philisi* Shaub from Liventsovka sand pit and some Villafranchian localities of Western Europe

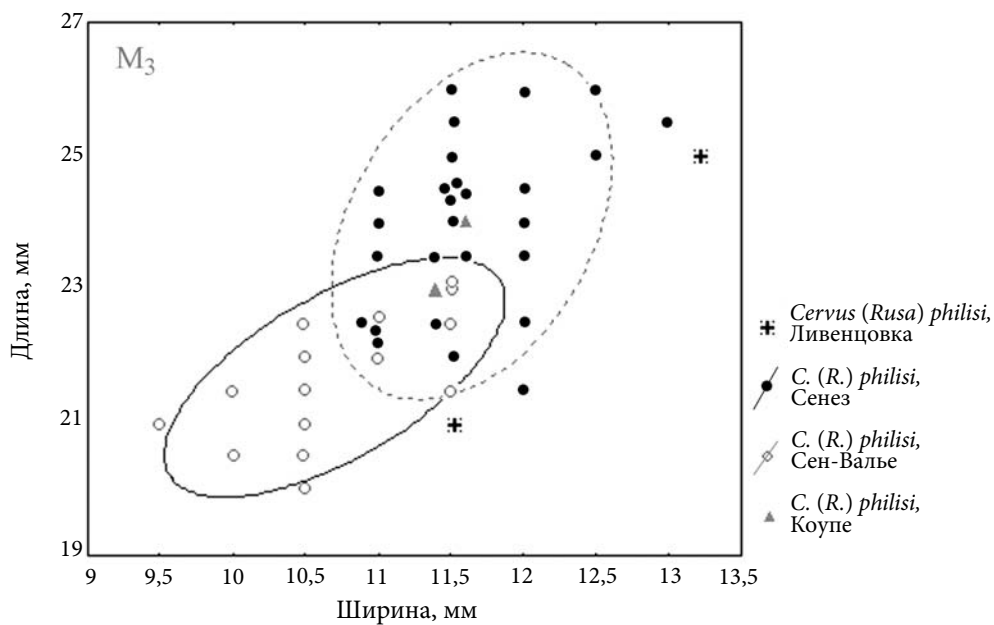


Рис. 46. Параметры M_3 у *Cervus (Rusa) philisi* Shaub из Ливенцовки и некоторых виллафранкских местонахождений Западной Европы

Fig. 46. Parameters of M_3 of *Cervus (Rusa) philisi* Shaub from Liventsovka sand pit and some Villafranchian localities of Western Europe

Триба Cervini Gray, 1821
Род *Eucladoceros* Falconer, 1868
Eucladoceros sp.
Фототабл. IX, фиг. 1–3

Cervus ex gr. *polycladus*: Громов, 1948, с. 45.

Eucladoceros dicranios: Байгушева, 1971, с. 23; 1984, с. 168; Вислобокова, 1990, с. 186.

Eucladoceros cf. *dicranios*: Байгушева, 1994, с. 237.

О п и с а н и е (рис. 47). Черепа представлены преимущественно мозговыми отделами, а также фрагментами лобных и теменных костей с пеньками рогов. Характерные признаки черепов следующие: лобная поверхность позади глазниц слабо вогнута; сагиттальный межлобный шов сглажен, у молодых экземпляров — более выпуклый; зароговая часть черепа широкая, короткая; мастоид неширокий, сверху четырехугольный, незаостренный; овальное отверстие небольшое; затылок высокий; supraoccipitale трапециевидная, выпуклая; затылочный гребень невысокий; выйные ямки четкие (Байгушева, 1994).

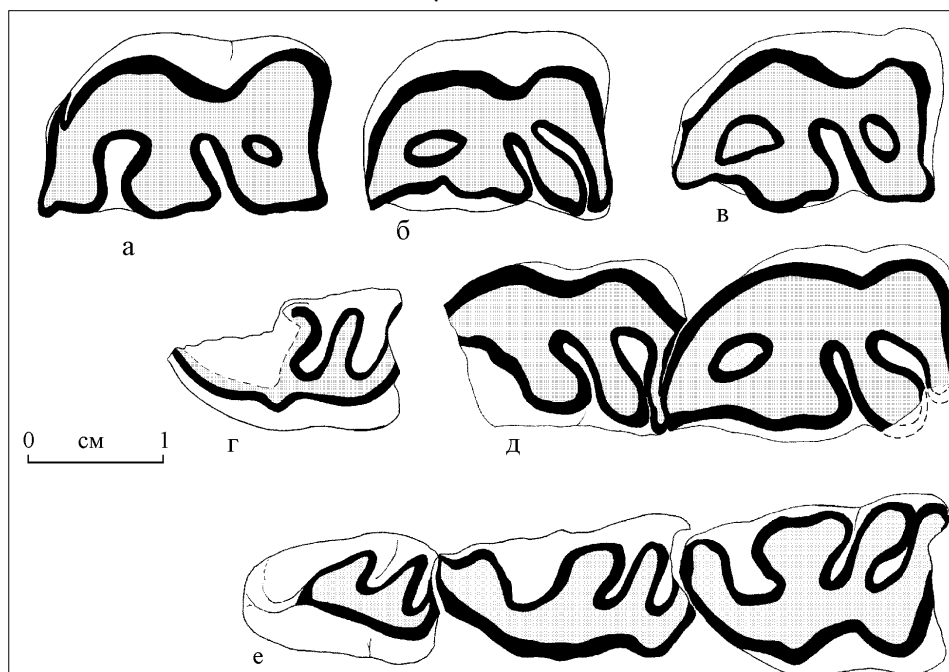


Рис. 47. *Eucladoceros* sp.: а — экз. ГИН, № 300/133, правый P_4 ; б — экз. ГИН, № 300/61, правый P_4 ; в — экз. ГИН, № 312/2, правый P_4 ; г — экз. ГИН, № 300/62, левый P_3 ; д — экз. ГИН, № 312/7, правые P_3 - P_4 ; е — экз. ГИН, № 302/11, левые P_2 - P_4 , Хапровский и Ливенцовский карьеры

Fig. 47. *Eucladoceros* sp.: а — specimen GIN, № 300/133, right P_4 ; б — specimen GIN, № 300/61, right P_4 ; в — specimen GIN, № 312/2, right P_4 ; г — specimen GIN, № 300/62, left P_3 ; д — specimen GIN, № 312/7, right P_3 - P_4 ; е — specimen GIN, № 302/11, left P_2 - P_4 , Khapry and Liventsovka sand pits

Пеньки рогов массивные, округлые в сечении. У более старых особей они более короткие и массивные. Угол развала пеньков у молодых животных составляет 70° , а у взрослых достигает 85° . Расстояние между основаниями пеньков равно или меньше ширины пенька (0,73–0,8). Оси расхождения пеньков направлены латерокаудально. Длина пенька значительно варьирует (табл. 43).

Рога крупные. Розетка массивная, округлая. Основания рогов в сечении от овальных до субтреугольных. У взрослых животных с большими рогами первый надглазничный отросток расположен низко, почти возле самой розетки. У молодых животных этот отросток обычно расположен на некотором расстоянии от розетки, относительно длинный, округлый в сечении. Обычно он неразветвленный, несколько отклонен латерально, загибается кверху. У старых животных надглазничный отросток уплощен, в сечении от овальных до субтреугольных. Вероятно, у взрослых животных на конце первого отростка образовывалось расширение наподобие лопаты. На рогах у зрелых форм присутствует дополнительный промежуточный неразветвленный отросток, округлый в сечении (у экз. РОМК, № Л-247 их два). У молодых форм этот отросток не выражен или представлен бугорком. Выше надглазничного отростка штанга отклоняется назад и вбок под углом $83\text{--}135^\circ$. Все отростки отходят от передней поверхности роговой штанги и дихотомически ветвятся. Сечение штанги варьирует от округлого до субтреугольного, в дистальном направлении уплощается. Поверхность рогов шероховато-бороздчатая.

Верхние зубы субгипсодонтные, суживаются от основания к жевательной поверхности. Воротничок и палеомериксовая складка не развиты (табл. 44). Вентральный край нижней челюсти относительно прямой. Нижние зубы имеют строение, типичное для Cervidae. Нижние премолары слабо моляризованы (рис. 47). P_2 первой стадии моляризации, а P_3 — второй (по Heintz, 1970). Метакониды на них соединены с протоконидом. P_4 третьей стадии моляризации. Метаконид расширен в переднезаднем направлении. Энтоконид и энтостилид скошены назад. Энтостилид относительно большой. Параконид обычно хорошо выражен. На некоторых зубах параконид и передняя часть метаконида сильно сближены. На нижних молярах хорошо развита передненааружная складка. Дополнительные столбики (эктостилиды) хорошо развиты в основном на M_1 .

Р а з м е р ы. См. в таблицах 43–45.

С р а в н е н и е. Дихотомическое ветвление рогов сближает эукладоцероса из хапровских слоев с *E. dicranios* Nesti из Верхнего Вальдарно (рис. 50), *E. sedgwickii* Falconer (= *E. dicranios*) из Норфолка (Великобритания), "*Psecupsoceros*" (= *Eucladoceros*) *orientalis* (Radulesco et Samson) из Псекупса (ст. Бакинская). Наличие дихотомии в ветвлении отростков наблюдается и у некоторых экземпляров *E. boulei* Teilhard et Piveteau (Heintz, 1970). По этому признаку *Eucladoceros* из Ливенцовки хорошо отличается от *E. tetraceros* Dawkins и *E. ctenoides* Nesti, в том числе и от *E. senzensis* Deperet (= *E. ctenoides*), *E. teguliensis* (Dubois) (= *E. ctenoides*; De Vos et al., 1995).

Характер ветвления и уплощенность рогов у оленей из хапровских слоев в большей степени сходны с таковыми у *E. dicranios*. Наиболее полно представленный в коллекции хапровской фауны экземпляр РОМК, № Л-531 отличается от типового экземпляра *E. dicranios* меньшей длиной рога, меньшим количеством отростков и большей их уплощенностью. На массивных рогах взрослых *Eucladoceros* из хапровского аллювия первый надглазничный отросток расположен практиче-

Таблица 43. Параметры рогов *Eucladoceros* из Ливенцовки, Псекупса, Сен-Валье, Сенез, Наврухо и Цимбал
Table 43. Antlers' parameters of *Eucladoceros* from Liventsovka, Psecups, Saint Vallier, Seneze, Navrukho and Tsimbal

Промеры рогов, мм	<i>Eucladoceros</i> sp.						<i>E. senesensis vireti</i>			<i>E. senesensis senesensis</i>			<i>E. orientalis</i>			<i>Eucladoceros</i> sp.		
	ад, Ливенцовка; колл. РОМК, АМЗ			subad, Ливенцовка; колл. РОМК, АМЗ			Сен-Валье; Heintz, 1970			Сенез; Heintz, 1970			Псекупс; колл. ПИН			Таджикистан; Вислобокова, 1988		
	n	min-max	M	n	min-max	M	n	min-max	n	min-max	M	n	n	min-max	M	n	min-max	M
Диаметр розетки	6	60,5–70,0	64,6	9	40,2–72,6	57,9		–		–			60,0	2	62,2; 67,6			–
Переднезадний диаметр розетки	6	65,6–80,8	71,6	9	48,2–70,0	58,7	2	70,0; 77,0	27	46–75,0	57,4		67,5	2	73,0; 74,0			–
Угол первого разветвления	5	100,0–135,0	120,0		–	–		–	17	65,0–135,0	99,1		85,0		–			–
Высота первого разветвления	5	60,5–119,0	91,6		70,4–108,0	85,5	1	100,0	26	48,0–118,0	87,5		113,0	3	52,2–83,7			69,9
Высота второго разветвления	4	72,2–135,0	94,0		–	–		–	21	260,0–390	322,9		420,0		–			–
Высота третьего разветвления		–	–		–	–		–	17	110,0–220,0	148,7		230,0		–			–
Высота четвертого разветвления		–	–		–	–		–	8	90,0–210,0	163,8		–		–			–
Диаметр основания рога выше розетки	6	52,3–60,8	57,15	9	39,8–56,2	47,8		–		–			47,2	2	50,0; 53,2			–
Переднезадний диаметр основания рога	6	60,0–75,0	66,0	9	42,4–55,4	48,8		–		–			53,0	2	68,0; 69,0			–
Диаметр основания первого отростка	5	27,4–34,6	32,3		–	–		–		–			41,0		–			–
Переднезадний диаметр основания первого отростка	5	38,4–72,2	53,3		56,0	–		–		–			48,3		–			–
Длина первого отростка		–	–		–	–		–	14	230,0–480,0	340,7		> 164		> 209			–
Длина второго отростка		–	–		–	–		–	10	330,0–840,0	668		770,0		–			–
Длина третьего отростка		–	–		–	–		–	10	330,0–790,0	591		–		–			–
Длина четвертого отростка		–	–		–	–		–	6	500,0–530,0	515		–		–			–
Диаметр штанги выше первого отростка	5	39,5–47,0	44,1	4	25,6–56,2	40,6		–		–			52,0		–			–
Переднезадний диаметр штанги	5	50,0–54,0	52,2	4	50,6–57,4	54,3		–		–			60,7		–			–
Индекс уплощенности розетки	6	0,78–0,99	0,90	9	0,79–0,99	0,91		–		–			0,9		–			–
Индекс уплощения основания рога	6	0,7–0,99	0,87	9	0,79–0,95	0,88		–		–			0,9		–			–
Индекс уплощения первого отростка	5	0,5–0,72	0,63		–	–		–		–			0,8		–			–
Индекс уплощения штанги	5	0,73–0,92	0,84	4	0,45–0,95	0,73		–		–			0,9		–			–
Длина пенька	3	28,0–42,8	34,3	4	24,4–39,4	30,9	2	45,0; 29,0	24	26,0–55,0	37,06		–	3	21,3–26,0			23,7
Диаметр пенька	3	50,4–55,5	54,1	7	39,2–47,0	43,7		–		–			[49]	3	46,3–51,4			48,6
Переднезадний диаметр пенька	3	46,3–52,0	48,4	7	40,8–54,8	45,6	2	44,0; 55,0	27	26,0–57,0	40,15		[55,5]	3	51,0–54,5			53,3

Таблица 44. Промеры верхних зубов *Eucladoceros* из некоторых виллафранкских местонахождений Евразии
 Table 44. Measurements of *Eucladoceros* upper teeth from some Villafranchian localities of Eurasia

Промеры, мм	<i>Eucladoceros</i> sp.		<i>E. senesensis</i>			<i>E. senesensis</i>			<i>E. senesensis</i>			<i>Eucladoceros</i> sp.		
	Ливенцовка; колл. РОМК, №№		Сенез; Heintz, 1970			Сен-Валье; Heintz, 1970			Пуэбло; Heintz, 1970			Таджикистан; Вислобокова, 1988		
	Л-11	Л-1573	n	min-max	M	n	min-max	M	n	min-max	M	n	min-max	M
Длина M ¹ -M ³	72,0	–	38	59,0–82,0	72,0	17	62,0–77,0	69,0	2	75,0–76,0	75,5	4	75,0–84,3	78,6
Длина (L) P ³	17,6	–	38	16,0–19,5	17,4	13	16,0–19,5	17,9	6	16,5–18,5	17,8	3	19,8–21,5	20,9
Ширина (W) P ³		–	37	16,5–20,0	18,2	37	16,5–20,0	18,2	4	19,0–21,5	20,3	3	23,0–23,4	23,1
Длина P ⁴	16,0	–	38	14,5–18,5	16,0	15	15,0–19,0	16,3	4	15,5–17,5	16,5	3	16,4–18,7	17,6
Ширина P ⁴	23,0	–	37	19,0–23,0	20,6	15	19,5–24,0	21,1	3	23,0	23,0	3	24,5–26,5	25,4
Длина M ¹	23,9	–	35	20,0–26,5	23,3	20	19,0–26,5	23,5	4	24,0–25,0	24,6	4	23,7–27,0	24,9
Ширина M ¹	24,6	–	34	20,5–25,5	22,9	17	22,5–25,0	23,4	3	22,5	22,5	3	27,5–28,5	28,0
Длина M ²	26,4	26,8	31	22,5–28,5	25,5	15	22,0–28,5	25,0	4	27,0–27,5	27,3	5	26,5–33,2	28,9
Ширина M ²	26,5	27,7	30	22,0–27,5	24,9	15	23,0–27,0	24,9	4	22,5–27,0	24,5	5	29,0–31,8	30,5
Длина M ³	25,0	27,0	32	23,0–28,5	25,4	12	23,0–28,5	25,0	5	26,5–27,5	27,1	4	27,6–30,0	28,9
Ширина M ³	24,7	26,0	32	21,0–26,5	24,1	11	22,0–26,0	24,1	5	24,0–25,5	24,7	4	29,0–31,0	30,2

Таблица 45. Промеры нижних челюстей и нижних зубов *Eucladoceros* из некоторых виллафранкских местонахождений Евразии
 Table 45. Measurements of *Eucladoceros* mandibles and lower teeth from some Villafranchian localities of Eurasia

Промеры, мм	<i>Eucladoceros</i> sp.										<i>Eucladoceros sensensis</i>				<i>Eucladoceros s. vireti</i>				<i>E. orientalis</i>				
	Ливенцовка, Хаптры										Сенез, Heintz, 1970				Сен-Ванне				Пурбю, Heintz, 1970		Пскепис, ГИН, №№		
	РОМК, №№					ПИН, №№					n		min-max		M		n		min-max			M	
	Л-836	Л-627	Л-461	Л-604	Л-259	Л-260	Л-218	302/11	300/133	n	min-max	M	n	min-max	M	n	min-max	M	n	min-max			
Длина P ₂ -M ₃	145,0	[142]	–	[120,8]	–	[131]	–	129	–	5	121–145	137,0	44	117–145,5	127,9	7	125–136	130,3	6	127–134	129,3	–	
	55,0	[57]	–	[50]	–	[51]	–	50,8	–	5	50,0–57,0	52,9	47	47,5–58,0	51,1	6	52,5–56,0	54,1	6	51,0–56,0	52,1	–	
Длина P ₂ -P ₄	90,8	88,0	91,4	73,2	78,0	[77]	76,8	79,5	79,7	9	73,2–91,4	82,2	64	71,0–89,0	78,5	9	73,0–83,0	77,8	7	76,5–83,0	79,1	88,8 [102]	
	15,0	[17]	–	[13]	–	[13,2]	–	13,9	–	5	13–17,0	14,45	35	12,5–16,5	14,1	7	14,0–16,5	14,9	7	14,0–16,5	15,1	–	
Ширина P ₂	8,5	–	–	–	–	–	–	9,4	–	2	8,5–9,4	8,95	35	6,5–9,0	7,82	7	8,0–10,0	8,92	7	8,5–10,5	9,07	–	
	20,3	20,1	–	17,0	–	17,8	–	18,5	–	5	17,0–20,3	18,74	40	16,5–21,0	18,4	7	18,5–20,0	19,2	9	18,0–20,0	19,0	–	
Ширина P ₃	11,0	12,0	–	10,0	–	11,0	–	11,5	–	5	10,0–12,0	11,10	40	9,0–12,0	10,3	7	10,5–12,5	11,6	9	11,5–13,0	12,3	12,4	
	21,8	20,3	–	18,0	19,2	19	[19,6]	19,2	20,2	8	18,0–21,8	19,67	48	17,0–22,5	19,7	8	19,0–21,5	20,0	6	19,0–21,5	20,0	18,6	
Длина P ₄	11,8	12,4	–	11,3	11,0	13,7	–	13,0	12,0	7	11,0–13,0	12,17	48	10,0–13,5	12,0	8	12,0–14,0	12,9	6	12,0–14,0	12,9	14,0	
	25,3	22,8	25,0	20,3	20,0	20,2	21	20,0	20,4	9	20,0–25,3	21,67	40	19,0–25,0	21,7	15	21,0–25,5	22,7	10	21,5–26,0	23,1	23,5	
Ширина M ₁	15,0	15,3	15,2	13,8	13,1	15,3	13,4	14,0	14,7	9	13,4–15,3	14,42	40	13,0–16,5	14,4	13	14,0–16,0	14,8	8	14,5–16,5	15,3	16,0	
	28,0	26,4	28	23,2	24,3	24,0	23,0	24,0	24,4	9	23,0–28,0	25,03	43	22,0–27,5	24,5	12	24,0–27,0	25,7	7	23,0–26,0	24,8	25,0	
Ширина M ₂	17,3	16,1	17	14,2	15,0	15,0	15,0	16,0	17,0	9	14,2–17,3	15,84	41	13,5–17,5	15,3	12	14,5–17,0	16,1	7	16,0–17,5	16,5	17,0	
	35,6	36,0	37,6	30,5	35,0	[32,5]	34,8	32,2	33,7	9	30,5–37,6	34,43	50	30,5–39,5	33,8	10	31,5–37,0	34,5	7	32,5–39,0	35,8	37,0	
Длина M ₃	17,0	16,2	16,2	14,1	14,2	14,8	15	15,6	16,0	9	14,1–17,0	15,46	50	13,0–17,5	14,9	9	14,5–16,5	15,8	7	15,0–16,5	15,8	16,1	
	Высота горизонтальной ветви под P ₂										–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Ширина горизонтальной ветви под P ₂	35,0	29,8	–	28,0	–	30,0	–	33,8	–	5	28,0–35,0	31,32	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	14,8	14,1	–	12,7	–	13,3	–	14,6	–	5	12,7–14,8	13,90	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Высота горизонтальной ветви под P ₄	37,0	34,6	–	28,7	33,0	33,2	36,2	–	–	6	28,7–37,0	33,78	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
	18,8	18,0	–	16,3	16,3	18	19,1	–	–	6	16,3–19,1	17,75	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Ширина горизонтальной ветви под P ₄	42,0	37,0	–	33,8	34,5	31	39	37,4	42,0	8	31,0–42,0	37,09	–	–	–	–	–	–	–	–	–	48	
	21	19,3	–	18,1	17,6	19,1	19,8	20,0	20,6	8	17,6–21,0	19,44	–	–	–	–	–	–	–	–	–	20	
Высота горизонтальной ветви под M ₁	46,1	40,5	–	36,0	40,0	–	–	–	45,4	5	36,0–46,1	41,60	–	–	–	–	–	–	–	–	–	47,6	
	23,0	21,8	–	20,2	20	20,8	21,8	21,0	22,8	8	20,0–23,0	21,43	–	–	–	–	–	–	–	–	–	22,0	
Ширина горизонтальной ветви под M ₃	60,6	–	–	–	–	–	–	63,9	–	–	–	–	43	61,0–69,2	65,2	6	65,8–70,1	68,1	6	63,2–70,8	66,1	–	
	Соотношение ряда										–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
Соотношение ряда										–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
мезомоларов к молярам										–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

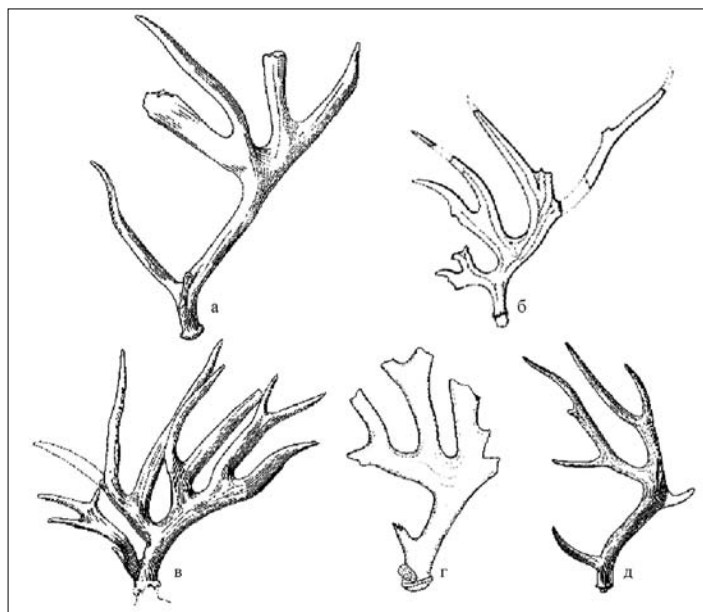


Рис. 48. Примеры дихотомического ветвления рогов у некоторых видов *Eucladoceros*. а — *E. boulei* Teilhard et Piveteau, Нихэвань (Heintz, 1970); б — *E. sedwicki* Falconer, Лайтон (Heintz, 1970), изображение перевернуто по горизонтали; в — *E. dicranios* Nesti, В. Вальдарно (Heintz, 1970); г — *Eucladoceros* sp., экз. РОМК, № Л-531, Ливенцовка, изображение перевернуто по горизонтали; д — *E. orientalis* Radulesco et Samson, экз. ПИН, № 4378/1, ст. Бакинская, Псекупс (Флеров, 1962). Вне масштаба

Fig. 48. Examples of dichotomic bifurcation of antlers of some *Eucladoceros* species. а — *E. boulei* Teilhard et Piveteau, Nihewan (Heintz, 1970); б — *E. sedwicki* Falconer, Laiton (Heintz, 1970), the image is turned across; в — *E. dicranios* Nesti, Upper Valdarno (Heintz, 1970); г — *Eucladoceros* sp., specimen ROMK, № L-531, Liventsovka sand pit, the image is turned across; д — *E. orientalis* Radulesco et Samson, specimen PIN, № 4378/1, st. Bakinskaya, Psekups river (Flerov, 1962). Without the scale

ски над самой розеткой, в то время как у *E. dicranios* из Верхнего Вальдарно (судя по рисунку) он отходит несколько выше розетки. У эукладоцеросов хапровской фауны, даже у молодых экземпляров, пеньки раскинуты в стороны в большей мере по сравнению с оленем из Верхнего Вальдарно. Основная затылочная кость менее массивная и менее уплощенная (Байгушева, 1984).

От *E. orientalis* из Псекупса (экз. ПИН, № 4378/1, ст. Бакинская; Radulesco, Samson, 1967) форма из Ливенцовки отличается большим надглазничным отростком, меньшим расстоянием между надглазничным и средним отростками, большей уплощенностью штанги, меньшей общей длиной рога. Высота первого разветвления рогов у взрослых оленей из Ливенцовки в среднем меньше, а основание рога массивнее, чем у находки из Псекупса. Угол между надглазничным отростком и штангой у *Eucladoceros* хапровского комплекса больше. У эукладоцеросов из хапровских слоев высота второго разветвления меньше, чем у *Eucladoceros* sp. из Мариуполя (Байгушева, 1984).

По сравнению с *E. falconeri* (= *E. ctenoides*) из Норвич Крага (Великобритания) олень хапровского комплекса крупнее, обладает более разветвленными рогами

с уплощенной штангой. Для оленя из Приазовья характерно более низкое расположение надглазничных отростков у взрослых особей. *Eucladoceros* из Ливенцовки отличается от *E. sedgwickii* (= *E. dicranios*) из Бактона и Норфолка (Великобритания) меньшей высотой отхождения первого отростка на более массивных рогах. От *E. boulei* (Китай, поздний плиоцен) оленя из Приазовья отличает низкое положение надглазничного отростка, более выраженная дихотомия отростков, менее развитый второй надглазничный отросток, меньшее расстояние между надглазничным и средним отростками (рис. 48).

Заглазничная ширина черепа, ширина затылочных костей у хапровских находок меньше, чем у *Eucladoceros* sp. из Цимбала (Таманский полуостров, ранний плейстоцен) и Колкотовой балки. На черепах из Ливенцовки зароговая область длиннее, менее выражен лицевой перелом. У оленей из Ливенцовки основная затылочная кость четырехугольная, а у находки из Цимбала и Колкотовой балки — субтреугольная (Байгушева, 1984). На черепах эукладоцеросов из хапровских слоев слабее выражены вогнутости на лобной поверхности позади глазниц по сравнению с черепами из Наврухо (Таджикистан). Развал пеньков у хапровских находок в среднем больше. Ширина розетки и высота отхождения первого отростка сближают этих позднеплиоценовых оленей.

Пеньки у взрослых особей эукладоцероса хапровского комплекса по сравнению с *E. senezensis* (= *E. ctenoides*) массивнее (рис. 49–50). Пропорции пеньков у экземпляров, отнесенных к молодым особям, совпадают со значениями у *Eucladoceros* из Сенез, Сен-Валье, Пуэбло и Пардин. Параметры зубов оленя из Ливенцовки, в общем, совпадают с таковыми у крупных экземпляров *E. senezensis* (= *E. ctenoides*; рис. 51–53). Наиболее характерным отличием от этого вида является большая длина ряда нижних зубов.

З а м е ч а н и я . Отсутствие детального описания черепа и зубов *E. dicranios* из местонахождения Верхнее Вальдарно не позволило дать точное определение находок эукладоцеросов из хапровских слоев. Большое сходство рогов эукладоцероса хапровского фаунистического комплекса с западноевропейским видом предполагает их родство. Данный факт позволяет расширить стратиграфические границы распространения этой формы.

Байгушева (1984, 1994) на основании общего сходства рогов, а также близкой территориальной приуроченности и возрастных границ предполагает, что *E. orientalis* псекупского комплекса является потомком эукладоцероса из хапровских слоев. При сравнении хапровского *Eucladoceros*, *E. orientalis* и *Eucladoceros* sp. из Мариуполя вырисовывается следующая тенденция в развитии данной линии *Eucladoceros*: уменьшение уплощенности штанги рога и отростков, редукция надглазничного отростка, увеличение высоты отхождения первого отростка, увеличение расстояния между надглазничным и средним отростками, редукция дистальных отростков и общее удлинение рога.

М а т е р и а л . Фрагмент черепа с пеньками рогов (РОМК, № Л-1284); обломки рогов (РОМК, № Х-400, Хапры; РОМК, № Л-247, 531, 575, 975, ГМ (слепок), Ливенцовка); фрагменты черепов более мелкого морфотипа (РОМК, №№ Л-11, 379, 757, 1100, 1218, 1573; ПИН, № 1358/91, Ливенцовка); рога мелкого морфотипа (РОМК, №№ Л-75, 143, 380, 428, 448, 513, 1158, 1197, 1210, 1279, 1559, 1198, 1199, 1510, 1568, 1661, 1709, 1790, 1791, Ливенцовка, РОМК, №№ Х-401, 402, Хапры); нижние челюсти (4 экземпляра); кости посткраниального скелета (22 экземпляра), Ливенцовка; хапровские слои.

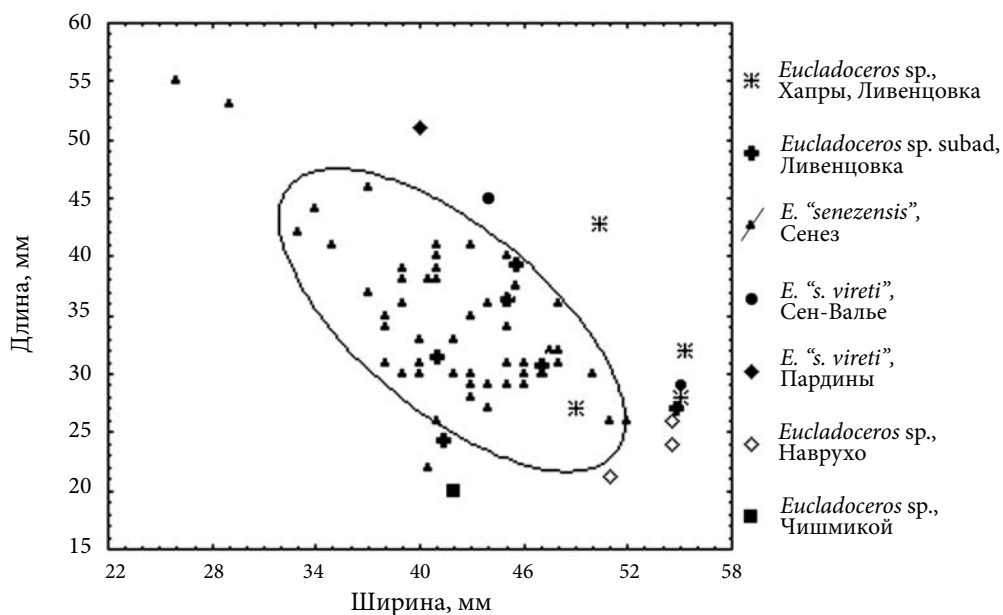


Рис. 49. Пропорции пеньков рогов у некоторых представителей *Eucladoceros*
Fig. 49. Proportions of antlers' pedicles of some representatives of *Eucladoceros*

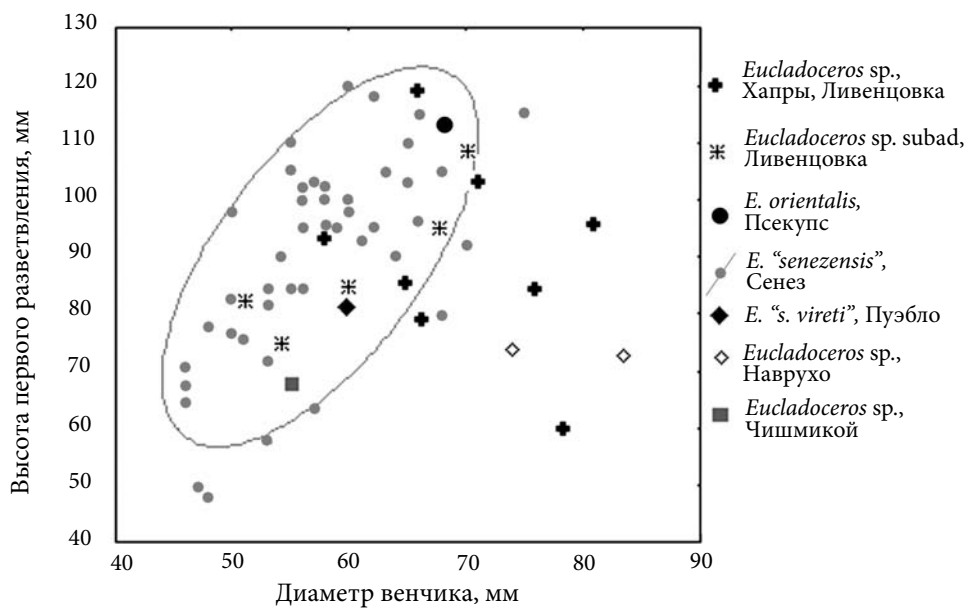


Рис. 50. Соотношение диаметра венчика и высоты первого разветвления у рогов некоторых представителей *Eucladoceros*

Fig. 50. The ratio between the burr's diameter and height of the first bifurcation at antlers of some representatives of *Eucladoceros*

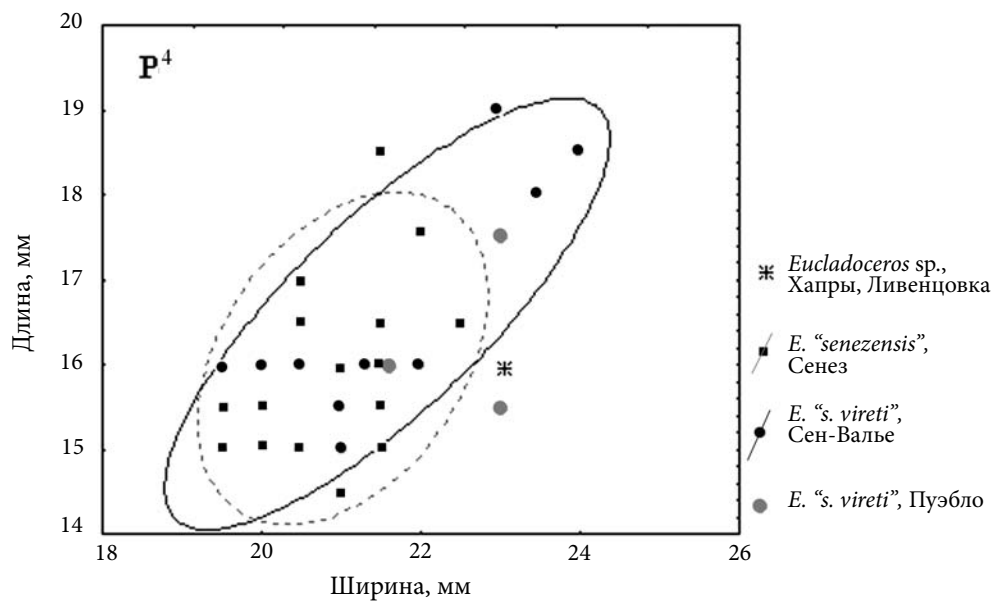


Рис. 51. Соотношение параметров P^4 у некоторых представителей *Eucladoceros*

Fig. 51. The ratio of P^4 parameters of some representatives of *Eucladoceros*

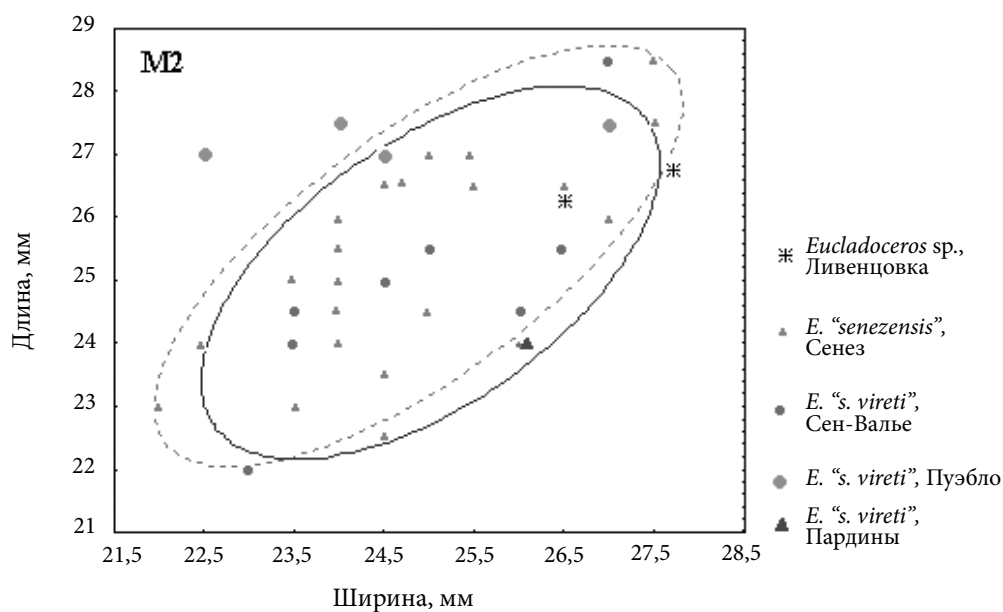


Рис. 52. Соотношение параметров M^2 у некоторых представителей *Eucladoceros*

Fig. 52. The ratio of M^2 parameters of some representatives of *Eucladoceros*

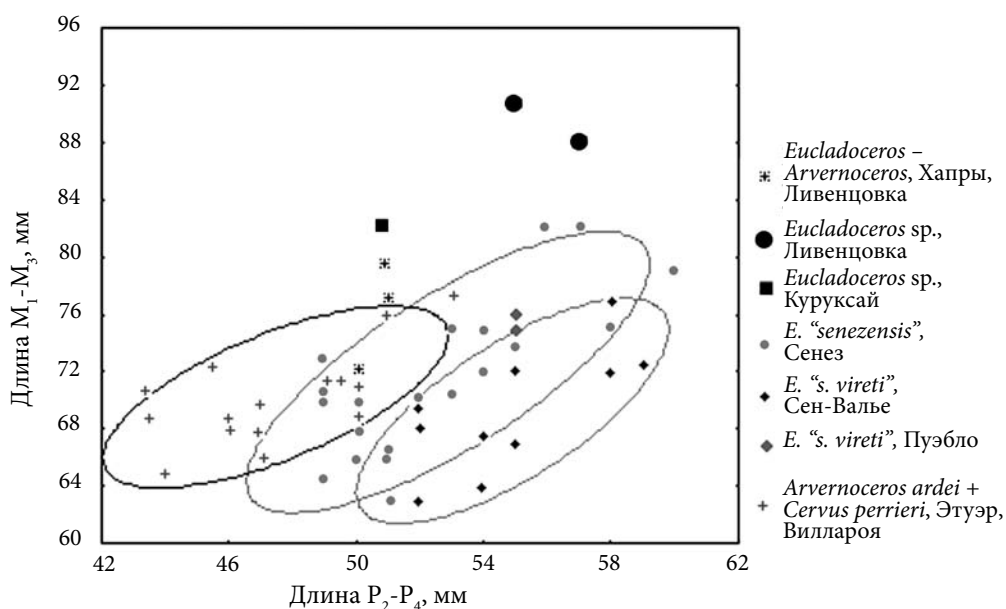


Рис. 53. Соотношение длин нижних предкоренных и коренных зубов у некоторых крупных виллафранкских оленей Европы родов *Eucladoceros* и *Arvernoceros*

Fig. 53. The ratios between the length of the molar row and the length of the premolar row of some large European deer of genus *Eucladoceros* and *Arvernoceros*

Триба Megacerini Viret, 1961

Род *Arvernoceros* Heintz, 1970

Arvernoceros sp.

Фототабл. IX, фиг. 4–5

Cervus sp.: Громов, 1948, с. 45.

Arvernoceros sp.: Байгушева, 1971, с. 23; 1994, с. 246; Вислобокова, 1990, с. 186; Croitor, Kostopoulos, 2004, p. 139.

О п и с а н и е . Основные черепные характеристики этого оленя следующие: зароговая часть черепа длинная, отношение ширины мозгового черепа к зароговой длине — 1,38; лобная поверхность по бокам сагиттального шва позади глазниц вогнута (этот признак варьирует, вероятно, в зависимости от размеров рогов); относительно маленькие затылочные мышелки; лобные кости между пеньками плоские; надглазничный желоб кверху сильно сужен, а книзу расширен; венечный шов субтреугольный; орбита выступающая; височный гребень массивный; надглазничное сужение слабое; угол схождения лицевой и зароговой поверхности — 98–102°; угол между теменными и затылочными костями — 130°; крупное и удлинённое овальное отверстие; теменное отверстие небольшое; височное отверстие большое; костный слуховой проход направлен дорзо-латерально и слегка наклонен назад, ось слуховой трубки образует с продольной осью черепа угол 80°; глоточные бугры крупные, продольно вытянуты.

Пеньки относительно длинные, их длина варьирует (табл. 46). Угол расхождения пеньков — 70–80°, расстояние между ними не превышает горизонтального

диаметра пенька. Розетка хорошо развита, в сечении эллипсовидная. Наибольшая ось розетки с продольной осью черепа составляет угол $45\text{--}70^\circ$. Сечение рога у основания над розеткой округлое или овальное, с возможными гребнями.

Рога характеризуются округлой в сечении штангой, лишенной на большом расстоянии от надглазничных отростков других ответвлений. Штанга рога может быть прямой или изогнутой. Угол расхождения рогов 85° . На уровне первого отростка ствол рога отклоняется назад и латерально. Первый отросток расположен на некотором расстоянии от розетки, отходит вперед, на конце загибается кверху, в основании — у взрослых форм уплощенный, у молодых — округлый. У крупных экземпляров на надглазничном отростке имеется дополнительный отросток. Первый отросток образует со стволом угол, близкий к прямому — у молодых более острый, у взрослых — более тупой (у экз. РГУ, № 239, колл. АМЗ составляет 110°). Дополнительных отростков над первым надглазничным нет, однако на их месте часто имеется бугорок. На рогах молодых особей между первым отростком и штангой имеется небольшой гребень.

Рогов с полностью сохранившейся лопатой в коллекции нет. Но по рисунку целого рога из обнажения около станции Морской (Алексеева, 1977а) видно, что он имел три отростка, направленных вперед (рис. 54). Поверхность рога слабобороздчатая, у молодых форм почти гладкая.

Нижний край нижней челюсти дугообразный. Угол восходящей ветви к телу челюсти составляет 135° . Р₄ моляризован слабо — третья стадия моляризации (по Heintz, 1970). Палеомериксовой складки нет. Передненаружная складка на молярах не выражена.

Р а з м е р ы . Расстояние от первого отростка до лопаты рога превышает 390 см. Остальные промеры см. в таблицах 46–47.

С р а в н е н и е . Крупные размеры рогов с округлой штангой, отсутствие отростков на протяжении ствола от надглазничного отростка до лопаты сближают данную форму оленя с *Arvernoceros ardei* Croizet et Jobert из Этуэр и Вилларои (Франция). Олень из Ливенцовского карьера отличается от типового вида большей поперечной длиной пенька при той же высоте у взрослых экземпляров и несколько меньшей у молодых; более крупной розеткой; большим углом развала штанг рогов (Heintz, 1970; Байгушева, 1994). Зубы арверноцера из хাপровских слоев в среднем крупнее таковых у оленей из Этуэр и Виллароя, но укладываются в пределы изменчивости этого вида или несколько превышают их (рис. 55–60).

Учитывая близкий геологический возраст и географическое расположение, мы можем говорить о возможном родстве арверноцера из хাপровских слоев и *A. verestschagini* David из нижнеплейстоценовых отложений (Давид, 1992) около с. Салчия (Молдавия). Однако от типового экземпляра молдавского оленя рога хাপровской формы отличаются более тонким основанием над розеткой, меньшей высотой отхождения более тонкого надглазничного отростка, большим углом первого разветвления (табл. 46).

З а м е ч а н и я . Из всех находок фрагментов черепов и рогов оленей в хাপровских отложениях 12,3 % (около 30 экз.) принадлежат *Arvernoceros* sp. Отсутствие в коллекции концевых частей штанги и отсутствие подробного описания черепа из Этуэр затрудняют точное видовое определение находок из Ливенцовки.

Таблица 46. Сравнение рогов взрослых и молодых форм *Arvernosceros* sp. из хайповских слоев, *A. ardei* из Этуэр (Франция), *A. verestschagini* (с. Салчия, р-н Анений Нов, Молдова)

Table 46. The comparison of anlers of mature and young animals *Arvernosceros* sp. from Khapry layers, *A. ardei* from Etuer (France), *A. verestschagini* (s. Salchiya, Moldova)

Промеры рогов, мм	<i>Arvernosceros</i> sp.										<i>Arvernosceros ardei</i>			<i>A. verestschagini</i>	
	Ливенцовка;										Этуэр;			с. Салчия;	
	колл. РОМК, АМЗ										Heintz, 1970			Давид, 1992	
	ad					subad					n	min-max	M	№ 52/200	
Диаметр розетки	n	min-max	M	n	min-max	M	n	min-max	M	n	min-max	M			
Переднезадний диаметр розетки	8	59,6–71,8	65,4	9	33,6–57,8	49,2									72,0
Угол I разветвления, °	8	55,0–87,5	65,9	9	43,0–56,0	50,9	23	40,0–76,0	55,13	23	40,0–76,0	55,13			78,0
Высота I разветвления	–	120–170	–	–	88	–	8	90–110	100	8	90–110	100			130
Высота II разветвления	–	55,0–112,0	99,4		70,0–108,8	97,9	18	77,0–134,0	104,5	18	77,0–134,0	104,5			95,0
Диаметр основания рога над розеткой	–	–	–		–	–	7	245,0–395,0	303,6	7	245,0–395,0	303,6			350,0
Переднезадний диаметр основания рога над розеткой	8	47,8–59,8	55,2	8	35,2–47,6	39,4	–	–	–	–	–	–			72,0
Диаметр основания I отростка	8	47,4–63,0	53,6	8	34,0–49,2	41,6	–	–	–	–	–	–			78,0
Переднезадний диаметр основания I отростка	–	38,2–59,0	–	–	25,0	–	–	–	–	–	–	–			90,0
Диаметр штанги над I отростком	–	35,6–46,0	–	–	41,0	–	–	–	–	–	–	–			55,0
Переднезадний диаметр штанги	6	48,2–61,0	57,6	3	32,4–41,0	36,7	–	–	–	–	–	–			–
Индекс уплощения розетки	6	40,8–47,2	42,2	3	34,0–41,8	37,3	–	–	–	–	–	–			–
Индекс уплощения основания рога	8	0,82–1,0	0,92	9	0,78–0,99	0,94	–	–	–	–	–	–			0,92
Индекс уплощения I отростка	8	0,8–0,96	0,88	9	0,83–0,99	0,92	–	–	–	–	–	–			1,0
Индекс уплощения штанги	2	0,6; 0,83	–	1	0,61	–	–	–	–	–	–	–			0,61
Длина пенка	6	0,65–0,94	0,75	3	0,9–0,98	0,94	–	–	–	–	–	–			–
Диаметр пенка	6	31,0–34,0	32,3		27,0–30,2	28,6	26	24,0–52,0	36,9	26	24,0–52,0	36,9			–
Переднезадний диаметр пенка	4	48,0–58,0	52,9		37,8–44,2	40,7		–	–		–	–			–
Индекс: поперечник розетки / длина I сегмента * 100	4	48,0–54,0	52,2		37,4–48,0	41,9	26	26,5–50,0	48,5	26	26,5–50,0	48,5			–
	6	58,7–93,6	66,8	8	45,98–66,44	55,3	17	44,0–72,7	52,9	17	44,0–72,7	52,9			60,0

Таблица 47. Параметры нижних зубов и нижних челюстей *Arvernoceros* из Ливендовки и Хапруг (Приазовье)
 Table 47. Lower teeth and mandibles' parameters of *Arvernoceros* from Liventsovka and Kharpy (Sea of Azov Region)

Промеры, мм	<i>Arvernoceros</i> sp.									
	Ливендовка; Хапруг									
	РОМК № Л-604	РОМК № Л-259	РОМК № Л-260	РОМК № Л-218	ГИН № 302/11	ГИН № 300/133	n	min-max	M	
Длина ряда P ₂ -M ₃	[121]	-	[131]	-	129,0	-	3	120,8–131,0	129,0	
Длина ряда P ₂ -P ₄	[50]	-	[51]	-	50,8	-	3	50,0–51,0	50,8	
Длина ряда M ₁ -M ₃	73,2	78,0	[77]	76,8	79,5	79,7	6	73,2–79,7	77,4	
Длина P ₂	[13]	-	[13,2]	-	13,9	-	3	13,0–13,9	13,9	
Ширина P ₂	-	-	-	-	9,4	-	1	9,4	-	
Длина P ₃	17,0	-	17,8	-	18,5	-	3	17,0–18,5	17,7	
Ширина P ₃	10,0	-	11,0	-	11,5	-	3	10,5–11,5	10,83	
Длина P ₄	18,0	19,2	19,0	[19,6]	19,2	20,2	6	18,0–20,2	19,12	
Ширина P ₄	11,3	11,0	13,7		13,0	12,0	5	11,0–13,7	12,20	
Длина M ₁	20,3	20,0	20,2	21,0	20,0	20,4	6	20,0–21,0	20,32	
Ширина M ₁	13,8	13,1	15,3	13,4	14,0	14,7	6	13,1–15,3	14,05	
Длина M ₂	23,2	24,3	24,0	23,0	24,0	24,4	6	23,0–24,4	23,82	
Ширина M ₂	14,2	15,0	15,0	15,0	16,0	17,0	6	14,2–17,0	15,37	
Длина M ₃	30,5	35,0	[32,5]	34,8	32,2	33,7	6	30,5–35,0	33,24	
Ширина M ₃	14,1	14,2	14,8	15,0	15,6	16,0	6	14,1–16,0	14,95	
Высота челюсти под P ₂	28,0	-	30,0	-	33,8	-	3	28,0–33,8	30,60	
Ширина челюсти под P ₂	12,7	-	13,3	-	14,6	-	3	12,7–14,6	13,53	
Высота челюсти под P ₄	28,7	33,0	33,2	36,2	-	-	4	28,7–36,2	27,20	
Ширина челюсти под P ₄	16,3	16,3	18,0	19,1	-	-	4	16,3–19,1	26,09	
Высота челюсти под M ₁	33,8	34,5	31,0	39,0	37,4	42,0	6	31,0–39,0	36,28	
Ширина челюсти под M ₁	18,1	17,6	19,1	19,8	20,0	20,6	6	17,6–20,6	19,20	
Высота челюсти под M ₃	36,0	40,0	-	-	-	45,4	3	36,0–45,4	38,00	
Ширина челюсти под M ₃	20,2	20,0	20,8	21,8	21,0	22,8	6	20,0–22,8	21,10	
Соотношение ряда премоляров к молярам	41,39	-	38,93	-	39,38	-	3	38,93–41,39	39,90	

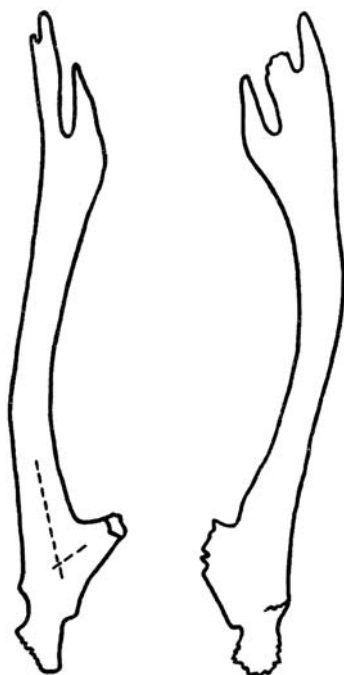


Рис. 54. *Arvernoceros* sp., экз. ГИН, № 301-12, контуры левого рога, (по Алексеева, 1977а), местонахождение Морская

Fig. 54. *Arvernoceros* sp., specimen GIN, № 301-12, the outline of left antler (by Alexeeva, 1977a), locality Morskaya

Эта форма оленя хапровского комплекса отличается от других *Megacerini*. Арверноцерос из хапровских слоев значительно мельче *Megaceros* (*Megaloceros*) (средний плейстоцен — голоцен, Евразия). От *Sinomegaceros* (верхний плиоцен — плейстоцен, Азия) олень из Приазовья отличается меньшим уплощением дистальной части штанги, меньшей степенью скрученности ствола и округлым сечением штанги (Вислобокова, 1988, 1990). Штанги рогов *Arvernoceros* хапровского комплекса в большей степени отклоняются назад по сравнению с *Praesinomegaceros* (нижний миоцен, Монголия; Vislobokova, 1990) и имеют менее уплощенный надглазничный отросток. Отсутствует лопато-

образное расширение с дополнительным отростком у основания ствола и первого отростка. В отличие от *Praetmegaceros* (нижний–средний плейстоцен, Евразия) у приазовского *Arvernoceros* sp. первый надглазничный отросток направлен вперед, отсутствуют средний и задние отростки, менее выражена лопата (Вислобокова, 1988, 1990).

Рога описываемой формы оленя отличаются от *Neomegaloceros* (верхний миоцен, северное Причерноморье) большей длиной рога, наличием надглазничного отростка, отсутствием среднего отростка и лопатовидного расширения ствола рога (Короткевич, 1966).

Arvernoceros sp. из Ливенцовки отличается от *Orchonoceros* (верхний плиоцен, Монголия) слабым развалом пеньков рогов, значительной направленностью столбов рогов в стороны и назад, округлым сечением основания рога, более низким расположением первого отростка рога (Вислобокова, 1979, 1981, 1990).

От *Praedama* (нижний–средний плейстоцен, Европа) оленя из хапровского аллювия отличает более высокое положение надглазничного отростка, большее расстояние от надглазничного до последующих отростков, первый отросток рога, расположенный на некотором расстоянии от розетки и идущий вперед, а не сразу загибающийся кверху (Вислобокова, 1990). Также олень из Ливенцовки и Хапров имеет более крупные рога и зубы.

М а т е р и а л . Фрагменты черепов с пеньками крупных экземпляров (РОМК, № Л-147, РГУ, №№ 239, 506), Ливенцовка; мелкая форма (РОМК, № Л-623, ПИН, № 1358/91), Ливенцовка; фрагменты рогов крупные (РОМК, №№ Л-404, 448, 497, 1073, 1265, 1491, 1640, 1784, ГИН, № 300/12), обломки рогов мелкие (РОМК, №№ Л-115, 758, 888, 1289, 1333, 1590, 1662, 1710, 1724, 1824, Ливенцовка; РОМК, № Х-747, Хапры; М-1760, Мержаново); нижние челюсти с зубами (7 экземпляров); кости посткраниального скелета (16 экземпляров), Ливенцовка, Хапры; хапровские слои.

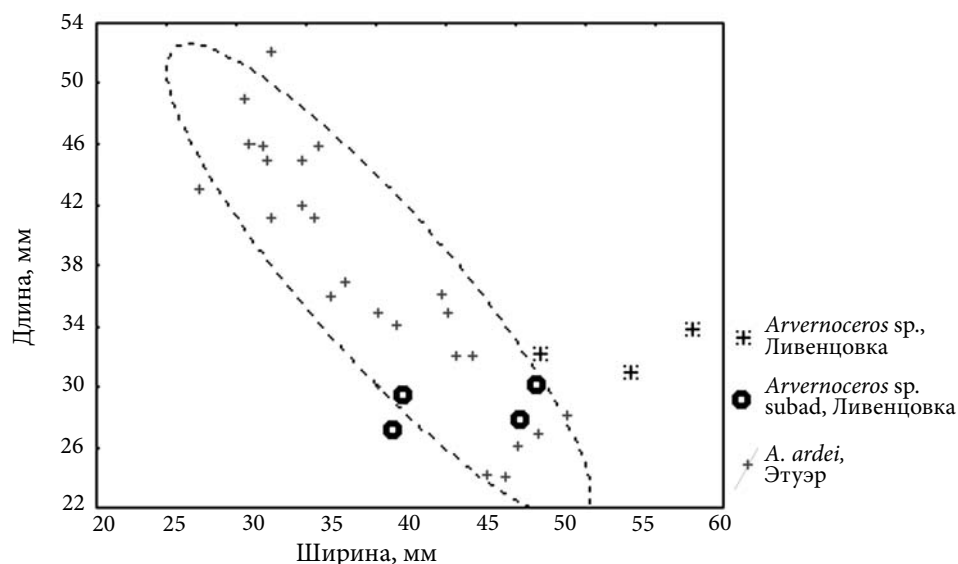


Рис. 55. Пропорции пеньков рогов у взрослых и молодых форм *Arvernoceros* sp. из ханровских слоев (Северо-Восточное Приазовье) и *A. ardei* Croizet et Jobert из Этуэр, Франция (данные по Heintz, 1970)

Fig. 55. The ratio of pedicles' proportions of adult and subadult forms of *Arvernoceros* sp. from Khapry layers (North-eastern sea of Azov Region) and *A. ardei* Croizet et Jobert from Etuer, France (data by Heintz, 1970)

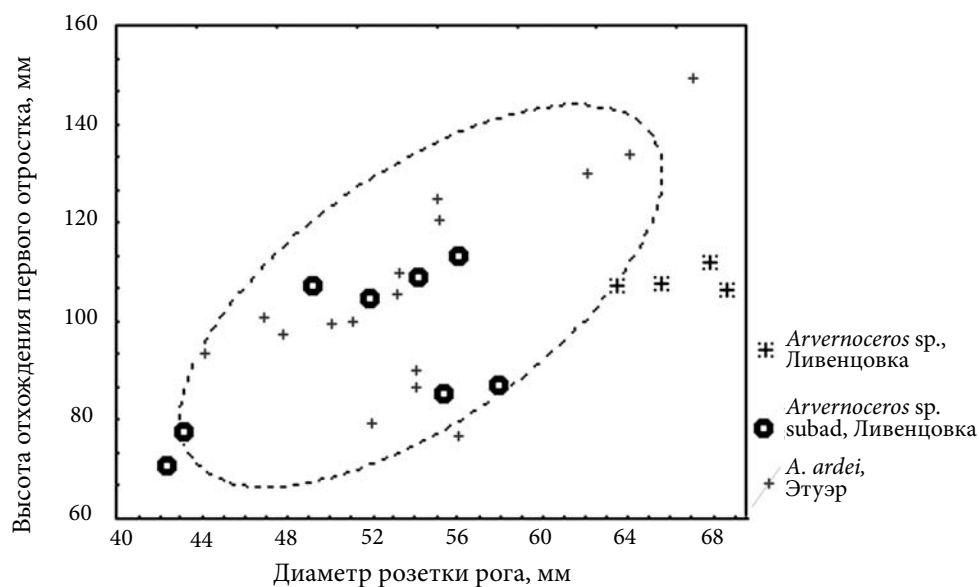


Рис. 56. Индекс отхождения 1 отростка у рогов взрослых и молодых форм *Arvernoceros* sp. из ханровских слоев (Северо-Восточное Приазовье) и *A. ardei* Croizet et Jobert из Этуэр, Франция (данные по Heintz, 1970)

Fig. 56. The ratio of indexes of the first prong branching off of adult and subadult forms of *Arvernoceros* sp. from Khapry layers (North-eastern sea of Azov Region) and *A. ardei* Croizet et Jobert from Etuer, France (data by Heintz, 1970)

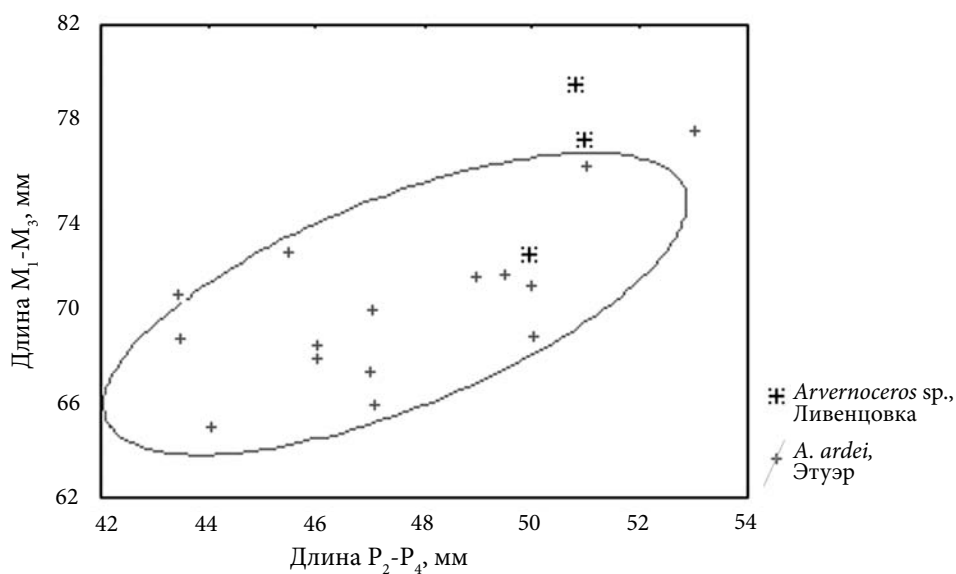


Рис. 57. Соотношение длин рядов нижних предкоренных и коренных зубов у *Arvernoceros* sp. из хяпровских слоев Северо-Восточного Приазовья и *A. ardei* Croizet et Jobert из Этүэр, Франция (данные по Heintz, 1970)

Fig. 57. The ratios between the length of the molar row and the length of the premolar row of *Arvernoceros* sp. from Khapry layers (North-eastern Sea of Azov Region) and *A. ardei* Croizet et Jobert from Etuer, France (data by Heintz, 1970)

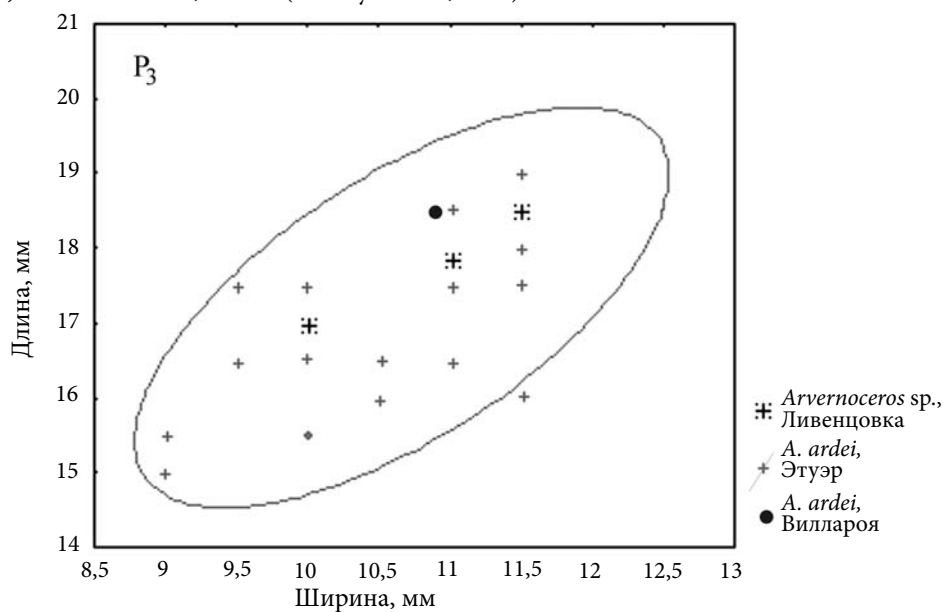


Рис. 58. Соотношение параметров P_3 у *Arvernoceros* sp. из хяпровских слоев Северо-Восточного Приазовья и *A. ardei* Croizet et Jobert из Этүэр, Франция (данные по Heintz, 1970)

Fig. 58. The ratio of P_3 parameters of *Arvernoceros* sp. from Khapry layers (North-eastern Sea of Azov Region) and *A. ardei* Croizet et Jobert from Etuer, France (data by Heintz, 1970)

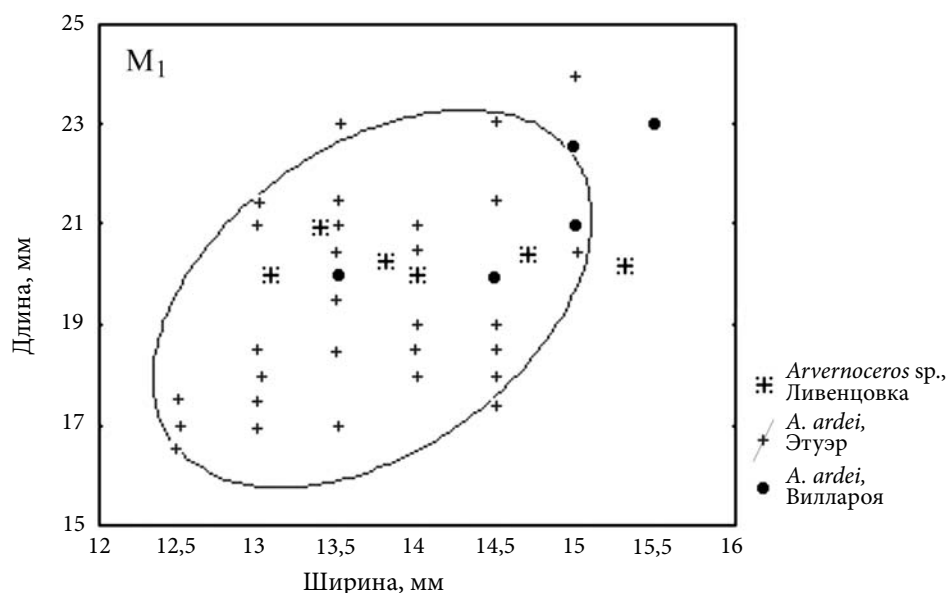


Рис. 59. Соотношение параметров M₁ у *Arvernoceros* sp. из хапровских слоев Северо-Восточного Приазовья и *A. ardei* Croizet et Jobert из Этуэр, Франция (данные по Heintz, 1970)

Fig. 59. The ratio of M₁ parameters of *Arvernoceros* sp. from Khapry layers (North-eastern Sea of Azov Region) and *A. ardei* Croizet et Jobert from Etuer, France (data by Heintz, 1970)

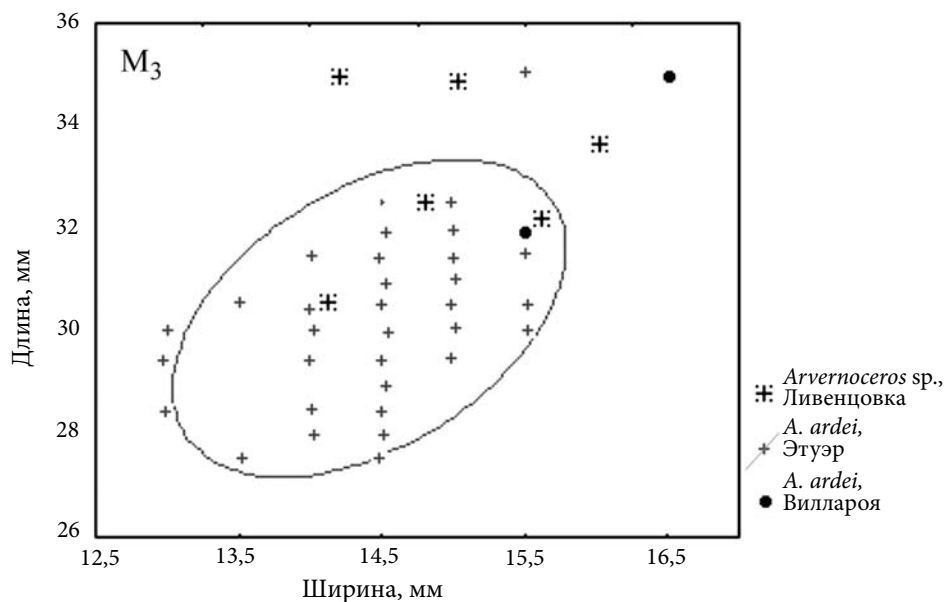


Рис. 60. Соотношение параметров M₃ у *Arvernoceros* sp. из хапровских слоев Северо-Восточного Приазовья и *A. ardei* Croizet et Jobert из Этуэр, Франция (данные по Heintz, 1970)

Fig. 60. The ratio of M₃ parameters of *Arvernoceros* sp. from Khapry layers (North-eastern Sea of Azov Region) and *A. ardei* Croizet et Jobert from Etuer, France (data by Heintz, 1970)

Cervidae gen. indet.

Cervodama cf. pontoborealis: Байгушева, 1971, с. 25.

О п и с а н и е (рис. 61). Фрагмент лопаты крупного рога с основаниями трех небольших отростков. Отростки имеют эллипсовидное сечение в основании. Сросшиеся расширенные основания отростков образуют лопатовидное расширение. Обломок пальцевидного отростка лопаты в сечении эллипсовидный.

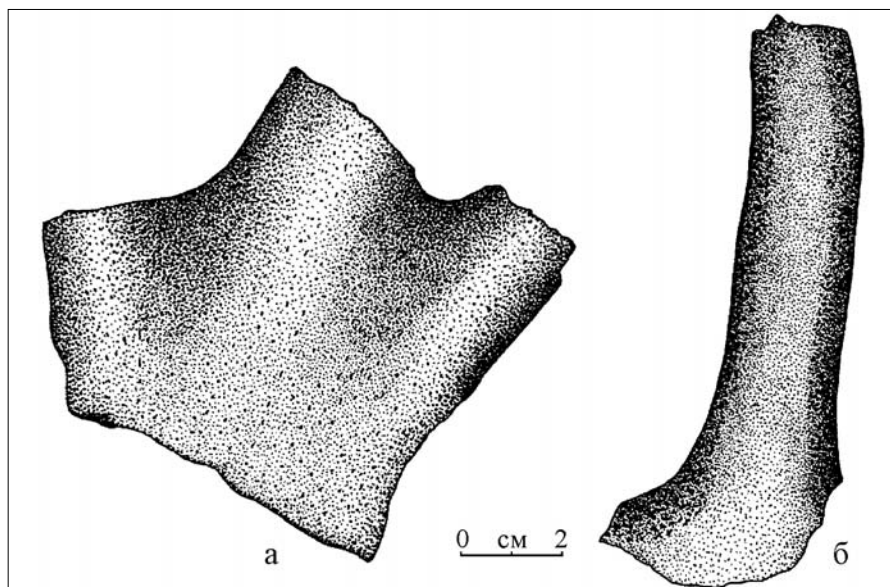


Рис. 61. Cervidae gen indet.: а — экз. ПОМК, № Л-902, фрагмент лопаты правого рога; б — экз. ПОМК, № Л-884, отросток лопаты рога, Ливенцовский карьер

Fig. 61. Cervidae gen indet.: а — specimen ROMK, № L-902, the fragment of right antler's palmation; б — specimen ROMK, № L-884, prong of a palmation, Liventsovka sand pit

Р а з м е р ы в м м. Размеры отростков лопаты рога (ПОМК, № Л-902): 31,5×22,0; 25,0×17,0. Размер пальцевидного отростка (ПОМК, № Л-884) — 26,0×18,0.

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я. Описываемые фрагменты отличаются от уплощенных лопат рогов взрослых особей *Libralces gallicus*, известных из хапровского аллювия, овальными в сечении отростками, большей толщиной лопаты и наличием резкого сужения оснований отростков в месте их срастания с соседними. От виллафранкских *Pseudodama* данная форма оленя из хапровских слоев отличается хорошо выраженной лопатой рога (Azzaroli, 1994). Описываемый рог отличается от таковых у *Dama dama* L. и *D. mesopotamicus* Brooke большими размерами и более округлыми отростками лопаты.

Эллипсовидные в сечении отростки лопаты и наличие «ребер» на лопате в основании каждого отростка сближают данные находки с рогом *Cervodama pontoborealis* Pidoplichko et Flerow из раннего плейстоцена Северного Приазовья (Пидопличко, Флеров, 1952). Однако описываемый фрагмент принадлежал более крупному рого. Фрагментарность материала затрудняет отнесение находок из Ливенцовки к этой раннеплейстоценовой форме оленя. К тому же стратиграфическое и систематическое положение *Cervodama* не ясно, поскольку род описан по единственной находке рога.

М а т е р и а л . Фрагмент лопаты рога (РОМК, № Л-902), обломок отростка лопаты (РОМК, № Л-884), Ливенцовка; хапровские слои.

Подсемейство Alcinae Jerdon, 1874

Род *Libralces* Azzaroli, 1952

Libralces gallicus Azzaroli, 1952

Libralces gallicus: Azzaroli, 1952, p. 134; Байгушева, 1971, с. 25; Vislobokova, 1986, с. 239; Никольский, Титов, 2002, с. 87.

Libralces cf. *minor*: Байгушева, 1982, с. 9.

Alces gallicus: Kahlke, 1990, p. 83.

Г о л о т и п — Музей естественной истории г. Лион (Франция), номер не указан, полный скелет половозрелого самца; Франция, Сенез; верхний виллафранк.

О п и с а н и е (рис. 62). Часть роговой штанги (экз. РОМК, № Л-1200) длинная и тонкая, S-образно изогнута. Следы базальных отростков отсутствуют. По всей длине штанги идут четкие продольные борозды. Ствол штанги слегка уплощен по всей длине. Оси наибольших диаметров во всех частях штанги почти параллельны. Штанга экз. РОМК, № Л-1221 также S-образно изогнута, но короче экз. РОМК, № Л-1200. Розетка хорошо выражена по всему периметру. В месте перехода в лопату штанга заметно уплощается. Оси наибольших диаметров у основания рога и у начала лопаты почти перпендикулярны (рис. 62, табл. 48). Фрагменты лопат рогов плоские. Форма отростков варьирует от широких пальцеобразных до небольших заостренных (рис. 63). На поверхности лопаты заметна бороздчатость.

Горизонтальная ветвь челюсти экз. РОМК, № Л-925 относительно низкая (табл. 49, рис. 64). Спереди от M_2 высота челюсти заметно уменьшается. Нижние коренные зубы относительно низкоронковые, среднестертые, их нижняя часть заметно расширена лабиально и нависает валиком над корнями, коронки сильно сужаются к жевательной поверхности. На M_1 слабо выражена «палеомериксовая» складка — вертикальная складка на заднем крыле протокониды, на M_2 и M_3 она выражена слабее. Дополнительные столбики (эктостилиды) на M_1 - M_3 хорошо выражены. Стили и ребра на лингвальной поверхности конидов округлые, хорошо развиты. Эмаль морщинистая.

Р а з м е р ы в м м . Высота розетки (экз. РОМК, № Л-1221) — 17,5. Толщина лопат рогов — 10,0–19,0, возле краев — 10,0–13,5. Толщина отростков — 13,0–21,0. Остальные промеры см. в таблицах 48–49.

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и е . Штанги рогов лосей из Ливенцовки несколько короче таковых у голотипа из Сенеза, но их длина укладывается в пределы изменчивости *L. gallicus* из Западной Европы (табл. 48), а диаметр роговых штанг экз. РОМК, №№ Л-1221 и Л-1200 меньше таковых у всех известных *L. gallicus* (Azzaroli, 1952, 1953; Kahlke, 1990; Lister, 1993b). Относительно большая длина, маленький диаметр и заметная двойная искривленность штанг рогов, а также плавный переход штанги рога в лопату позволяет отнести лосей из Ливенцовки к *L. gallicus*.

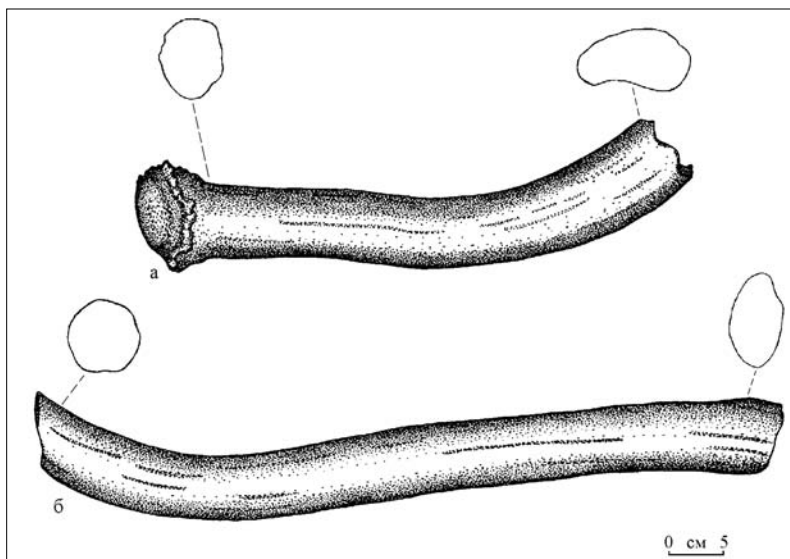


Рис. 62. *Libralces gallicus* Azzaroli: а — экз. РОМК, Л-1221, левая штанга рога, б — экз. РОМК, Л-1200, правая штанга рога, Ливенцовский карьер

Fig. 62. *Libralces gallicus* Azzaroli: а — specimen, ROMK, № L-1221, left antler beam, б — specimen, ROMK, № L-1200, right antler beam, Liventsovka sand pit

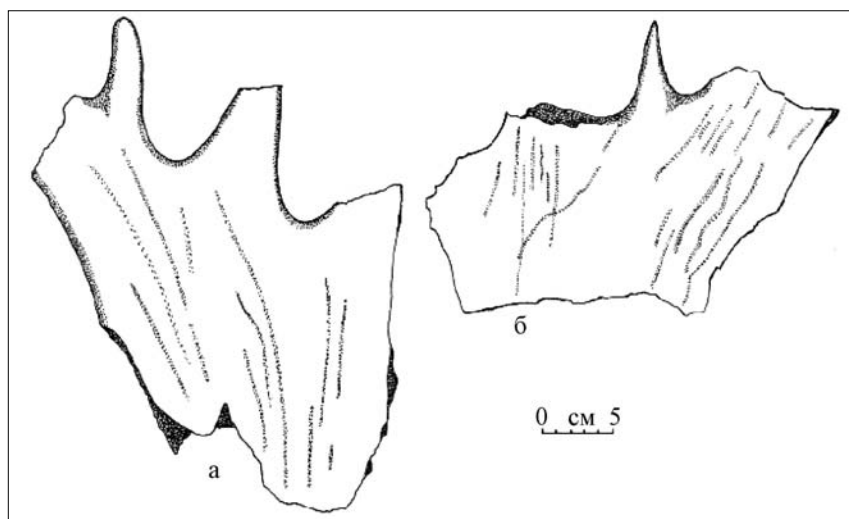


Рис. 63. *Libralces gallicus* Azzaroli: а — экз. РОМК, Л-935, фрагмент лопаты левого рога, б — экз. ГИН, № 270/18, фрагмент лопаты правого рога, Ливенцовский карьер

Fig. 63. *Libralces gallicus* Azzaroli: а — specimen ROMK, № L-935, the fragmentary left palmation, б — specimen, GIN, № 270/18, the fragmentary right palmation, Liventsovka sand pit

От рога *L. gallicus* из Наврухо (Таджикистан) ливенцовский рог экз. РОМК, № Л-1200 отличается несколько большей длиной и немного меньшей окружностью роговой штанги (табл. 48). Экземпляр РОМК, № Л-1221 имеет более корот-

кую, чем у рога из Наврухо штангу и меньший диаметр. Оба рога из Ливенцовки имеют меньшую искривленность штанги и такой же плавный переход штанги рога в лопату, как у рога из Наврухо (Vislobokova, 1986; Вислобокова, 1988). Таким образом, при незначительных отличиях размеры и морфология рогов ливенцовских лосей довольно близки к таковым рога лося из Наврухо и, по нашему мнению, относятся к одному таксону.

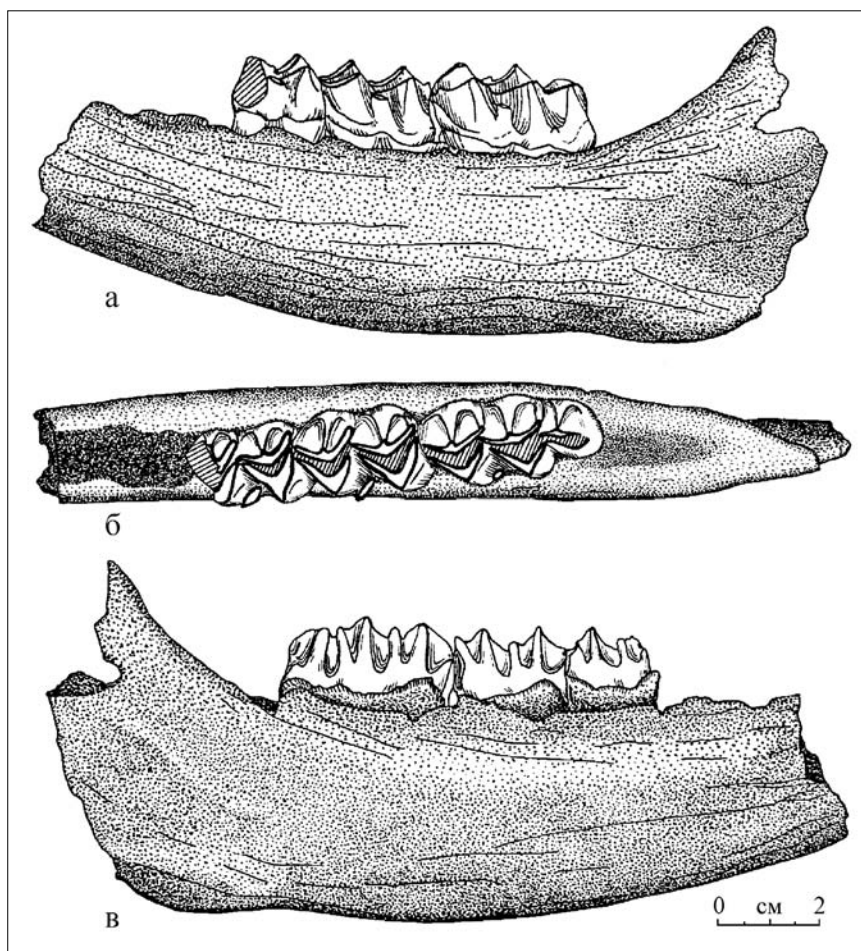


Рис. 64. *Libralces gallicus* Azzaroli, экз. РОМК, № Л-925, фрагмент левой ветви нижней челюсти: а — лабиальная сторона; б — вид сверху; в — лингвальная сторона, Ливенцовский карьер

Fig. 64. *Libralces gallicus* Azzaroli, specimen ROMK, № L-925, the fragmentary left lower jaw: а — labial view, б — dorsal view, в — lingual view, Liventsovka sand pit

Штанги рогов из Ливенцовки отличаются от таковой из окрестностей г. Курментау (Южный Урал; Яхимович, 1965) наличием изгибов, и отсутствием на передних поверхностях продольного киля; кроме того, описываемые штанги ливенцовских лосей тоньше.

Таблица 48. Сравнение промеров штанг рогов некоторых *Libralces gallicus***Table 48.** The comparison of antler's measurements of some *Libralces gallicus*

№	Промеры, мм	<i>Libralces gallicus</i>					
		Ливенцовка; колл. РОМК, №№		Сенез	Ист- Рантон	Наврухо; Таджикистан	Кумертау; Урал
		Л-1200	Л-1221	Azzaroli, 1953		Vislobokova, 1986	Яхимович, 1965
1	Длина обломка рога	290,0	390,0	–	–	–	539,0
2	Обхват штанги над розеткой	124,0	132,0	230,0	–	154,7	180,0
3	Минимальный диаметр штанги над розеткой	37,8	39,0	66,0	52,0	–	55,0
4	Максимальный диаметр штанги над розеткой	41,5	45,0	–	–	–	62,0
5	Обхват штанги перед лопатой	135,0	124,0	–	–	–	177,0
6	Минимальный диаметр штанги перед лопатой	35,4	30,0	–	–	–	47,0
7	Максимальный диаметр штанги перед лопатой	47,0	47,3	–	–	–	62,0
8	Обхват штанги в середине	116,0	117,0	–	–	–	–
9	Минимальный диаметр штанги в середине	35,0	34,5	–	–	–	–
10	Максимальный диаметр штанги в середине	35,2	37,5	–	–	–	–
11	Длина штанги от розетки до лопаты	290,0	390,0	584,0	388,0	330,0	429,0

Нижняя челюсть из Ливенцовки по общим пропорциям, степени выраженности углового отростка, характеру перехода тела челюсти в восходящую ветвь почти не отличается от всех известных челюстей *L. gallicus* (Azzaroli, 1952, 1953). Но она является одной из самых маленьких. Отношение высоты челюсти под M_2 к длине ряда моляров у рассматриваемого экземпляра — 48,53, у одного из самых мелких *L. gallicus* из Ист-Рантона № М. 6227 (прежде голотипа *L. minor* Azzaroli, 1953) — 59,35 (вычислено по рис. 10 в Azzaroli, 1953). Моляры челюсти сходны с таковыми голотипа *L. gallicus* из Сенеза по морфологии, но несколько мельче их. Находка из Ливенцовки является аргументом в пользу восстановления видовой самостоятельности вида *L. minor* в рамках рода.

Нами принята точка зрения о таксономической самостоятельности лосей группы *gallicus*, за которыми следует оставить оригинальное родовое название *Libralces* (Вислобокова, 1990; Никольский, Титов, 2002). Строение черепа и рогов, пропорции конечностей и размеры лосей этой группы значительно отличаются от таковых группы *latifrons* и *scotti*. Признавая наличие родов *Pseudalces* Flerow, *Libralces* Azzaroli, *Cervalces* Scott и *Alces* Gray, мы предполагаем преемственность трех из них в ходе эволюции. Вероятно, на протяжении позднего плиоцена и всего плейстоцена происходило развитие лосей по пути приспособления к более облесенным ландшафтам и холодному климату. Укорочение рогов в линии *Libralces* – *Cervalces* – *Alces* приводило соответственно и к изменению архитектоники черепа.

Этим, на наш взгляд, обусловлены морфологические особенности у лосей различных геологических эпох.

Характеристики зубной системы, форма и размеры роговых штанг позволяют уверенно отнести остатки лося из верхнего плиоцена Приазовья к роду *Libralces*, который включает на сегодняшний день единственный вид *L. gallicus*. Однако относительно мелкие размеры костных остатков лосей из Ливенцовки, на которые обратила внимание еще Байгушева (1982), по-видимому, нельзя объяснить только индивидуальной или возрастной изменчивостью. Скорее эта разница связана с более древним возрастом хапровских слоев относительно слоев тех местонахождений, из которых происходят все известные находки *L. gallicus*. Хорошо известна тенденция к увеличению размеров скелета лосей в конце плиоцена — начале плейстоцена.

Из позднего виллафранка Форест Бэд был описан *L. minor* Azzaroli, отличавшийся от найденных там *L. gallicus* более мелкими размерами (Azzaroli, 1953). Позже автор описания посчитал данные различия следствием индивидуальной или половой изменчивости и свел *L. minor* в синонимику *L. gallicus* (Azzaroli, 1979). Так как материал из Форест Бэд найден не в коренном залегании (Lister, 1993b), не исключено, что дифференциация размеров в выборке остатков лосей из этого местонахождения связана с тем, что они происходят из разновозрастных слоев.

Наиболее характерной чертой ранней эволюции лосей является сокращение длины роговой штанги при увеличении ее диаметра (Lister, 1993a). На графике (рис. 65) сведены данные по соотношению длины и окружности штанги рогов ископаемых и современных лосей. Видно, что логарифмическая линия регрессии, отвечающая выборке каждого вида, тем сильнее склоняется к оси X (по которой отложены значения окружности штанги), чем меньше геологический возраст находки. Анализ этого графика показывает, что наблюдаемый разброс значений для каждого вида, представленного значительным количеством остатков, закономерно изменяется в ходе эволюции. У более древних форм больше разброс значений длины штанги при относительно небольшом разбросе значений длины окружности штанги. У более молодых наблюдается обратная закономерность — при относительно небольшом разбросе значений длины штанги велик разброс значений длины окружности штанги. Согласно графику лоси из Ливенцовки несколько архаичнее прочих *L. gallicus*, а наблюдаемая разница в длине роговых штанг, по-видимому, не отражает существенного эволюционного отличия лосей из Ливенцовки, а является следствием индивидуальной или возрастной изменчивости (Никольский, Титов, 2002).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Европа, Средняя Азия; верхний плиоцен — нижний плейстоцен.

М а т е р и а л . Штанги рогов (экз. РОМК, №№ Л-1200, Л-1221); фрагменты лопат рогов (РОМК, № Л-935, ГИН, № 270/18); обломок левой ветви нижней челюсти с М₁-М₃ (РОМК, № Л-925), Ливенцовка; хапровские слои.

Таблица 49. Сравнение промеров нижних челюстей и нижних зубов некоторых древних и современных лосей
 Table 49. The comparison of lower teeth and lower jaws of some ancient and recent elks

№	Промеры, мм	<i>Libralces gallicus</i>				<i>Cervalces latifrons</i>		<i>Alces alces</i>
		Ливенцовка	Сенез	Ист Рантон	Мандли	Зюссенборн	Мосбах	
		РОМК, № Л-925	слепок, ПУИН	Azzaroli, 1953	Azzaroli, 1953; Kahlke, 1960	Kahlke, 1960		Современный. Печоро-Илыцкий гос. заповедник
1	Длина Р ₄	>19,5	20,7	–	–	–	–	3М МГУ
2	Длина (L) М ₁ -М ₃	78,3	81,0	71,0; 74,0; 80,0	88,0	103,8–117,2	104,0–112,5	25,4–27,8
3	Длина М ₁	>19	24,2	–	–	–	–	90,0–95,8
4	Ширина М ₁	16,2	16,7	–	–	–	–	26,4–28,0
5	Длина М ₂	23,5	23,0	23,0	–	33,16	28,8	20,0–21,0
6	Ширина М ₂	18,0	18,3	14,0; 15,0; 19,0	20,0	25,49	23,5	26,5–30,3
7	Длина М ₃	33,0	34,0	–	–	–	–	20,0–22,0
8	Ширина М ₃	17,0	17,1	–	–	–	–	38,5–39,6
9	Ширина 3-й доли М ₃	11,2	11,0	–	–	–	–	21,0–21,4
10	Высота челюсти (Н) под М ₁ , лингвальная	38,8	–	40,5; 46,5	–	–	–	13,0–14,3
11	Н под М ₁ , лабиальная	37,0	–	45,0; 48,0	–	–	–	53,8–55,0
12	Н под М ₂ , лабиальная	38,0	–	–	–	–	–	–
13	Н под М ₃ , лингвальная	43,0	54,0	–	–	–	–	–
14	Н под М ₃ , лабиальная	43,0	–	–	–	–	–	57,0–61,0
15	Н под М ₂ / L М ₁ -М ₃	50,0	–	62,9	–	–	–	–
16	Н под М ₃ / L М ₁ -М ₃	55,0	66,7	–	–	–	–	59,0–68,0

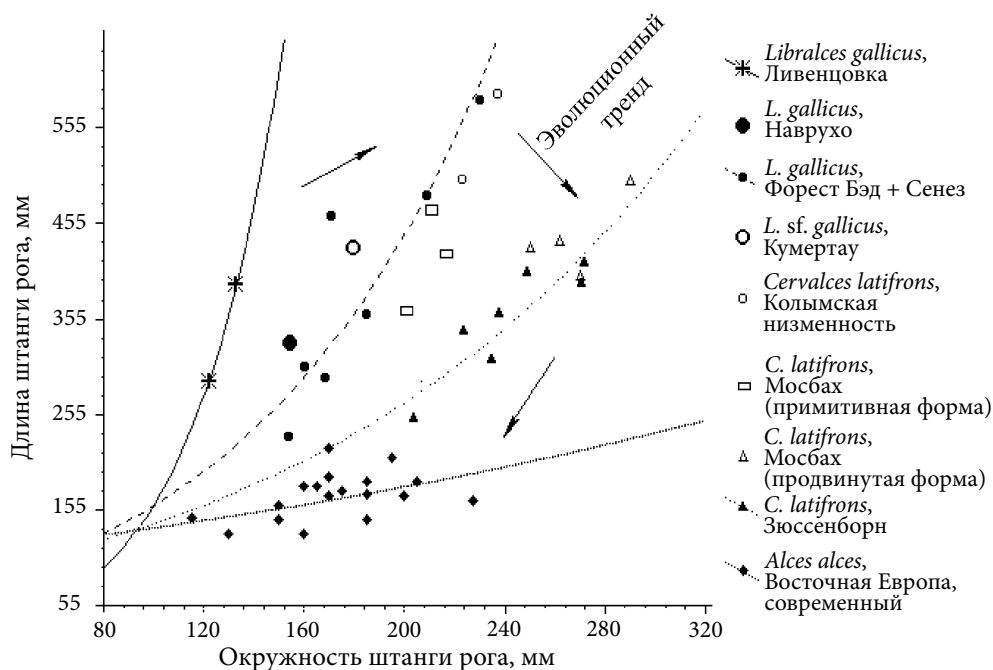


Рис. 65. Закономерность изменения пропорции длины штанги рога и ее окружности у некоторых ископаемых и современных лосей

Fig. 65. Changes in the length and circumference of antler beams of fossil and recent elks in the course of evolution

Семейство Giraffidae Gray, 1821
 Подсемейство Palaeotraginae Pilgrim, 1911
 Род *Palaeotragus* Gaudry, 1861
 Подрод *Yurlovvia* Godina, 1979
Palaeotragus (*Yurlovvia*) *priasovicus* Godina et Baigusheva, 1985
 Фототабл. X, фиг. 1–2; XI, фиг. 1–6

Macedonotherium martini: Алексеева, Мотузко, 1985, с. 109.

Palaeotragus (*Yurlovvia*) *priasovicus*: Година, Байгушева, 1985, с. 84; Байгушева, Титов, 2002, с. 360.

Г о л о т и п — РОМК, № Л-904, дистальная часть плечевой кости, Северо-Восточное Приазовье, Ливенцовка; верхний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е (рис. 66). Теменные кости черепа широкие, имеют слабую вогнутость в средней части (табл. 50). Хорошо выраженные теменные гребни нависают над височной областью теменной кости. Лобно-теменной отдел относительно плоский, широкий. Чешуя затылочной кости кверху расширена, имеет вогнутость и хорошо выраженный срединный гребень. Верхний край затылочной чешуи образует широкий затылочный гребень, нависающий над затылочной ча-

стью черепа. Basioccipitale и basisphenoideum крупные, с развитыми мышечными бугорками tuberculum musculare. Рог почти прямой, в верхней трети заметен изгиб внутрь, в сечении субтреугольный.

Нижние зубы низкоронковые, с морщинистой эмалью. Сохранившаяся часть протокониды P_4 имеет вид узкого валика, переднее полулуние незамкнуто (рис. 67). Характерно вздутие челюсти с боков на уровне M_1 - M_2 и косое расположение ряда моляров относительно продольной оси нижней челюсти.

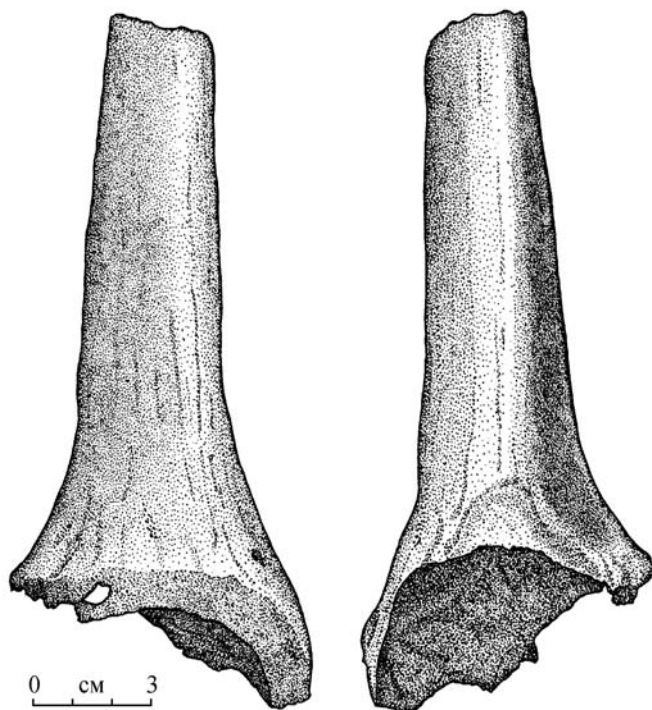


Рис. 66. *Palaeotragus* (*Yuorlovia*) *priasovicus* Godina et Baigusheva, экз. МГУ, № 186, фрагмент правого рога, Ливенцовский карьер

Fig. 66. *Palaeotragus* (*Yuorlovia*) *priasovicus* Godina et Baigusheva, specimen Moscow State University, № 186, fragment of right horn, Liventsovka sand pit, Khapry sediments

Плечевая кость массивная. Ось суставного блока по отношению к оси тела несколько наклонена. Блок выступает вперед незначительно. Суставная поверхность его наружной части расширяется по направлению вниз. Наружный гребень суставной поверхности с боков сжат слабо, ширина его приблизительно равна ширине наружного отдела внизу. Наибольший диаметр внутреннего отдела поверхности блока по отношению к диаметру наружной части блока составляет 131,1 %. Поперечный гребень над наружным отделом венечной ямки расположен сравнительно высоко. Плечевая кость имеет слабо выраженное треугольное надблоковое углубление. Локтевая ямка глубокая и невысокая.

Пястная кость (Mc III+IV) имеет значительно расширенный дистальный конец. Внутренний блок немного короче наружного. Срединные гребни суставных блоков хорошо выражены. Плюсовая кость (Mt III+IV) грацильная с расширенным проксимальным концом. По бокам верхнего конца сохранились фасетка для Mt II длиной 36 мм и выемка с суставной фасеткой для Mt V.

Размеры в мм. Длина рога около 200, поперечник у основания — 60,0. Остальные промеры см. в таблице 50.

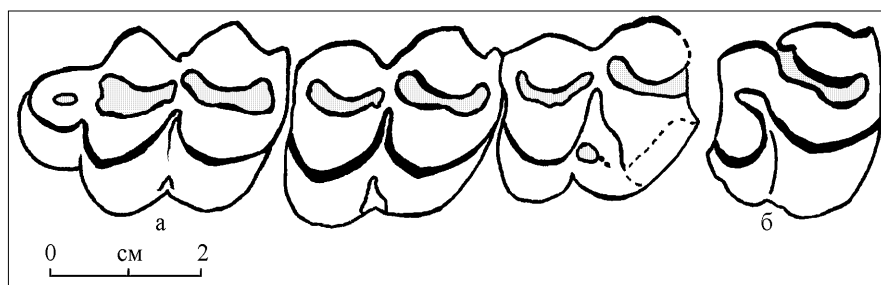


Рис. 67. *Palaeotragus (Yuorlovina) priasovicus* Godina et Baigusheva: а — экз. РОМК, № Л-787, правые M_1 - M_3 ; б — экз. РОМК, № Л-342, правый P_4 , Ливенцовский карьер

Fig. 67. *Palaeotragus (Yuorlovina) priasovicus* Godina et Baigusheva: а — specimen ROMK, № L-787, right M_1 - M_3 ; б — specimen ROMK, № L-342, right P_4 , Liventsovka sand pit

Таблица 50. Промеры фрагмента черепа *Palaeotragus (Yuorlovina) priasovicus*, AMЗ, № ОП-1887 из Ливенцовского карьера

Table 50. Measurements of the skull fragment of *Palaeotragus (Yuorlovina) priasovicus*, AMZ, № OP-1887 from Liventsovka sand pit

Промеры, мм	AMЗ, № ОП-1887
Высота затылочной кости	74,0
Максимальная ширина затылочной кости	[138]
Ширина затылочного мыщелка	53,0
Ширина затылочного отверстия	42,1
Высота затылочного отверстия	39,6
Высота черепа позади орбит	99,1

С р а в н е н и е . Жирафа из хапровских слоев отличается от *P. (Y.) asiaticus* Godina из Западной Монголии (Година, 1975) субтреугольным сечением рога и его изгибом внутрь. От *P. (Y.) asiaticus* жирафа из Приазовья отличается меньшим развитием гребня надмыщелка, меньшим выступанием вперед суставного блока и большим выступанием назад наружного мыщелка дистального эпифиза плечевой кости. От *P. (Y.) microdon* (Koken) отличается несколько большей длиной и изогнутостью роговых стержней.

Длина ряда моляров M_1 - M_3 *P. (Y.) priasovicus* совпадает с таковыми у крупных экземпляров других видов этого подрода — *P. (Y.) microdon* и *P. (Y.) asiaticus*. Нижняя челюсть из Ливенцовки отличается слабым расширением в основании переднего края восходящей ветви нижней челюсти и слабым развитием продольной вдавленности в этой области.

Кости конечностей жирафы хапровского комплекса крупнее, чем у *P. (Y.) microdon*, и обладают расширением книзу наружного отдела суставного блока плечевой кости. Дистальная часть плечевой кости *P. (Y.) priasovicus* сходна с таковой у *Palaeotragus (Yuorlovina) sp.* из Береговой (Забайкалье) по положению бугорка передней поверхности дистального эпифиза, слабому выступанию вперед сус-

ного блока, расширению вниз его нижней части, высокому положению поперечного гребня. Метаподии жирафы из Приазовья отличаются от всех остальных известных находок этого рода большей стройностью диафиза и расширенными концами (Година, Байгушева, 1985).

З а м е ч а н и я . По размерам и по ряду признаков жирафа из Приазовья обнаруживает сходство с крупными палеотрагусами — представителями подродов *Yuorlovia* и *Achtiaria*. Но по большинству черт она ближе к видам *Yuorlovia*. По размерам и по общим контурам рог из Ливенцовки сходен с *Macedonotherium martini* Sickenberg из местонахождения Волакс (Македония). Однако рог жирафы хапровского комплекса менее округлый в сечении.

По сравнению с рогами *Sogdianotherium kuruksaense* из Куруксай (поздний плиоцен, Таджикистан) рог *P. (Y.) priasovicus* короче, прямее, без длинных желобчатых продольных полосок и имеет субтреугольное сечение.

P. priasovicus является представителем рода, широко распространенного в лесостепной зоне Евразии с конца миоцена до среднего плиоцена (Година, 1979). В конце плиоцена — начале плейстоцена на фоне усиливающейся аридизации данная экологическая форма сохраняется преимущественно в Средиземноморской подобласти — *Macedonotherium martini* (Македония, Тессали, Греция) (Koufos, Kostopoulos, 1997a) и на территориях, прилежащих к ней — *Palaeotragus* sp. (Турция) (Зикенберг, Тобиен, 1977), *Mitilanootherium inexpectatum* Samson et Radulesco (долина Олтец, Румыния) (Алексеева, Мотузко, 1985; Radulesco, Samson, 1990), *Sogdianotherium kuruksaense* и *Sivatherium* sp. (Куруксай, Таджикистан) (Година, 1980; Шарапов, 1986).

Р а с п р о с т р а н е н и е . Северо-Восточное Приазовье; верхний плиоцен.

М а т е р и а л . Фрагмент мозгового отдела черепа (АМЗ, № ОП-1887), фрагмент правого рога (МГУ, № 186); фрагмент нижней челюсти с M_1 - M_3 (РОМК, № Л-787); P_4 (РОМК, № Л-342); дистальная часть левой плечевой кости (РОМК, № Л-904); фрагменты пястных костей (РОМК, №№ Л-842, Л-175, Л-904); плюсневая кость без дистального конца (РОМК, № Л-96), Ливенцовский карьер; хапровские слои.

Семейство Bovidae Gray, 1821
Подсемейство Bovinae Gray, 1821
Триба Bovini Gray, 1821
Подтриба Bisontina Flerow, 1979
Род *Leptobos* Rutimeyer, 1877
Фототабл. XII, фиг. 4

Leptobos sp.

О п и с а н и е (рис. 686). Лабиальная часть M^3 разрушена. Зуб малостертый. Ребра хорошо выражены, но сглажены. Стили хорошо развиты. Эмаль шероховатая. Зуб обломан, но заметны остатки добавочного столбика (entostyle), характерного для подсемейства. Складки, образующие энтостил, начинаются от уровня середины полулуний. Полулуние на гипоконе образует небольшую шпору. Степень гипсодонтии (отношение высоты к длине зуба) равна 1,43.

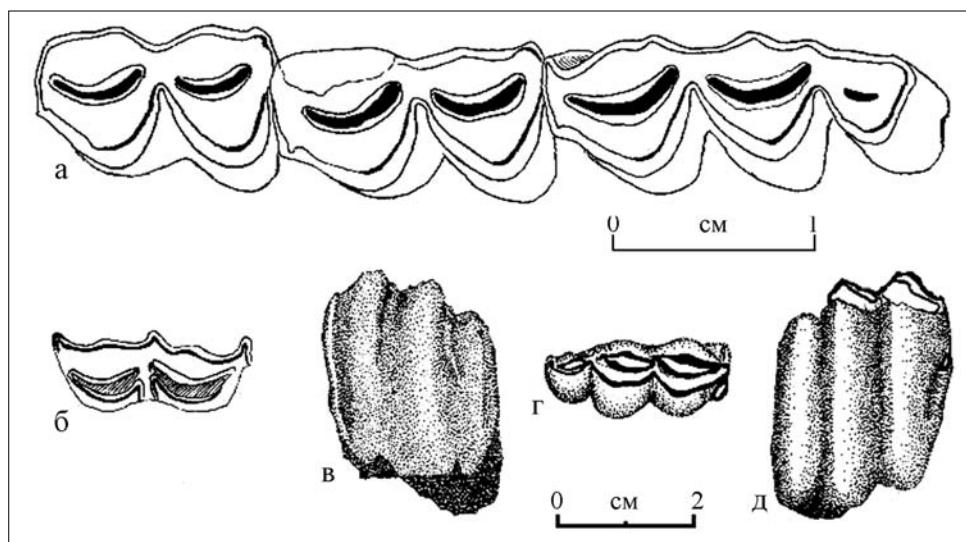


Рис. 68. *Gazella* sp.: а — экз. РОМК, № Л-1234, левые M_1-M_3 , Ливенцовка; *Leptobos* sp.: б — экз. ЗИН, № 25190, левый M^3 , Хапры; *Tragelaphinae* gen indet.: в-д — экз. ПИН, № 1358/104, правый M_3 : в — лингвальная, г — дорсальная, д — лабиальная стороны, Ливенцовский карьер

Fig. 68. *Gazella* sp.: а — specimen ROMK, № L-1234, left M_1-M_3 , Liventsovka sand pit; *Leptobos* sp.: б — specimen ZIN, № 25190, left M^3 , Khapry sand pit; *Tragelaphinae* gen indet.: в-д — specimen PIN, № 1358/104, right M_3 : в — lingval view, г — dorsal view, д — labial view, Liventsovka sand pit

Задняя метаподия молодого животного без дистального эпифиза. Кость среднеокатанная. Метаподия довольно стройная. Индекс диафиза (отношение ширины диафиза к его восстановленной длине) — около 13 %. На дорсальной поверхности имеется продольный неглубокий желоб шириной около 4 мм в середине диафиза. Дистальное надблоковое сосудистое отверстие сквозное.

Размеры в мм. Длина метаподии (экз. АМЗ, № ОП-1426) — более 250. Надблоковое сосудистое отверстие метаподии находится на расстоянии 19,0 от уровня эпифизарной пластинки. Остальные промеры см. в таблицах 51–52.

Сравнение и замечания. Крупные размеры, значительная степень гипсодонтии и наличие дополнительного столбика на M^3 отличает находку из Хапров от зубов остальных крупных парнопалых — Cervidae, Camelidae, Giraffidae. По этим же параметрам описываемый зуб отличается и от ряда таксонов семейства Bovidae — Tragelaphinae, Caprinae, Alcelaphinae, Cephalophinae и Gazellinae.

Хорошее развитие стилей и ребер, а также наличие дополнительного столбика сближают находку из Хапров с представителями Bovinae и Hippotraginae. Дополнительный столбик, вероятно, вытянутой формы отличается от таковых у Hippotraginae, у которых энтостили уплощены и имеют Т-образную форму (Соколов, 1959). Морфология и размеры зуба свидетельствуют о его принадлежности крупному представителю подсемейства бычьих (Bovinae). По сравнению с представителями триб этого подсемейства — Tragocerini, Boselaphini

Таблица 51. Промеры верхних М³ некоторых Bovinae
Table 51. Measurements of upper M³ of some Bovinae

М ³ Промеры, мм	Leptobos			Bos		Bubalus
	Leptobos sp. Хапры	L. (Leptobos) furtivus Вальдарно, Сенез, Купэ	L. (Smertiobos) etruscus В. Вальдарно, Сенез, Мугелло, Монтополи, Оливолла	B. primigenius Валь ди Чидано	B. taurus	
Длина зуба	ЗИН, № 25190 36,0	26,5–(26,6)–27,0	28,0–(30,0)–34,0	–	–	–
Длина жевательной поверхности	32,0	25,5–(25,9)–26,0	26,5–(29,8)–33,5	–	–	–
Ширина коронки (max)	>17,2	18,5–(22,8)–27,5	13,5–(16,1)–19,5	–	–	–
Высота коронки	45,7	–	–	–	–	–
Индекс гипсодонтности 4:2	1,43	–	1,45–1,78	1,72–1,78	1,61	2,21

Таблица 52. Промеры плюсневых костей некоторых Bovidae
Table 52. Measurements of metatarsal bones of some Bovinae

Промеры, мм	Leptobos				Bison		Gazellospira
	Leptobos sp.	L. (Smertiobos) etruscus	L. (Leptobos) elatus merlai	L. (L.) furtivus	B. cf. priscus	B. schoetensacki	G. torticornis
	Ливенцовка; АМЗ, № ОП-1426, juv.	Duvernois, Guerin, 1989	Saint Vallier; Viret, 1954	Duvernois, Guerin, 1989	р. Дон; колл. РОМК	Тирасполь; Флеров, 1962	Pilgrim, Schaub, 1939; Duvernois, Guerin, 1989
Максимальная длина кости	>250	270,5–(276,9)–283,0	266,0–294,0	240,0–(255,7)–273,0	277,0–(283,8)–292,0	285,0–(312,0)–328,0	247,0–(256,1)–267,0
Ширина проксимального конца	46,7	51,0–(52,2)–55,0	54,0–58,0	45,0–(46,9)–49,0	57,6–(61,6)–63,6	62,0–(66,0)–74,0	30,5–(33,1)–36,0
Поперечник проксимального конца	43,5	49,0–(51,4)–54,0	–	43,0–(45,9)–49,0	56,8–(60,6)–64,0	60,0–(64,0)–69,0	33,5–(36,1)–40,0
Ширина в середине диафиза	31,3	33,0–(34,7)–36,5	33,5–36,5	28,0–(30,0)–31,5	36,0–(39,4)–43,8	40,0–(45,0)–50,0	18,0–(19,4)–21,0
Поперечник в середине диафиза	30,3	33,5–(35,5)–38,0	–	28,0–(31,1)–33,5	–	–	21,5–(23,1)–24,5
Ширина дистального конца над суставом	(53,5)	55,5–(57,0)–58,0	57,0–59,5	48,0–(50,9)–53,5	68,1–(72,0)–74,6	73,0–(80,0)–90,0	33,0–(35,8)–39,5
Поперечник дистального конца над суставом	(33,2)	34,0–(35,5)–36,5	–	28,5–(31,2)–33,5	32,0–(32,0)–35,5	–	23,0–(25,3)–27,5

и *Helicoportacini*, зуб из Хапров обладает высокой коронкой. Меньшая степень гипсодонтности отличает описываемый M^3 от подтрибы *Bubalina* (табл. 51).

Учитывая степень гипсодонтности находки, мы отнесли ее к позднеплиоценовым представителям подтрибы *Vovina* — роду *Leptobos*, обладающему относительно небольшим значением этого показателя (табл. 51). Индекс отношения между высотой и переднезадним диаметром зуба предложен для малостертых последних верхних моляров (Merla, 1949). Индекс свидетельствует о малой степени гипсодонтности и относительной примитивности образца из хапровских слоев. M^3 из Хапров крупнее, чем у *L. (Leptobos) furtivus* Duvernois. По размерам коронки и по индексу гипсодонтности данная находка ближе всего к лептобосам из группы *L. (Smertiobos) etruscus* (Falconer), и в первую очередь к лептобосам из Вальдарно, описанным Г. Мерла (Merla, 1949) как *L. vallisarni* Merla (индекс гипсодонтности — 1,45–1,61). Степень развития ребер и стилей, форма полулуний и характер отхождения добавочного столбика между долями сближает рассматриваемый зуб с таковыми у позднеплиоценовых *Leptobos*.

В отличие от M^3 плейстоценового *Bison priscus* Bojanus описываемый зуб из Хапровского карьера меньше, имеет более узкие округлые полулуния, а также более выраженные гребни и стили. Различается также и форма добавочного столбика — шейка этой эмалевой складки более узкая и не намечается образование изолированного островка. Для M^3 лептобоса из хапровских слоев в отличие от таковых у *Bison* характерно также то, что передневнутренняя складка менее резко отделена от долей и не образует островной столбик.

Отсутствие значительного сужения коронки зуба к жевательной поверхности, неширокие ребра, закругленные стили отличают верхний моляр M^3 из Хапров от *Ioribos aceros* Vekua из Квабеби (Векуа, 1972).

Задняя метаподия из Ливенцовки (АМЗ, № ОП-1426) близка по размерам и пропорциям к таковым *L. (L.) furtivus* и несколько меньше, чем у *L. (S.) etruscus*. Учитывая принадлежность данной кости молодой особи, можно предположить их большие размеры у взрослых животных. Пропорции кости более стройные, чем у более крупных *Bison*. Длина кости сходна с таковой у довольно крупной позднеплиоценовой антилопы — *Gazellospira torticornis* (Aumard), однако более робустная (табл. 52).

Обломок тазовой кости, отнесенный к *Bos* aut *Bison* (Байгушева, 1971, с. 26) из коллекции РОМК, возможно, также относится к *Leptobos*.

Остатки быков *Leptobos* обычны для средне-поздневиллафранкских местонахождений Западной, Центральной и Южной Европы. Незначительное количество их остатков в хапровских слоях объясняется, вероятно, тафономическими особенностями захоронения или низкой численностью этих животных.

М а т е р и а л. Обломок M^3 (ЗИН, № 25190), Хапры; задняя метаподия (Mt III+IV) молодого животного (АМЗ, № ОП-1426), Ливенцовка; хапровские слои.

Подсемейство Tragelaphinae Pilgrim, 1939

Род *Gazellospira* Pilgrim et Schaub, 1939

Gazellospira gromovae Dmitrieva, 1975

Фототабл. VII, фиг. 2–3

Gazellospira torticornis: Байгушева, 1971, с. 25; Алексеева, Байгушева, 1976, с. 109; Алексеева, 1977а, с. 137.

Gazellospira gromovae: Дмитриева, 1975, с. 77.

Г о л о т и п — ПИН, № 3120/54, фрагмент черепа с роговыми стержнями; Таджикистан, Куруксай; верхний плиоцен.

О п и с а н и е (рис. 69). Стержень рога отходит от черепа почти над глазницей, значительно отклоняясь назад. Оси рогов гетеронимно скручены в слабый виток. Имеется два киля, один из них — передненааружный, выражен слабо, переходит с изгибом на заднюю поверхность, а задненааружный развит в большей степени. Основание стержней в сечении округло-овальное, а в середине — овальное. Экземпляр АМЗ, № ОП-1264 принадлежал, по-видимому, молодому животному. Лобные кости пневматизированы.

Р а з м е р ы в м м. См. в таблице 53.

С р а в н е н и е. У газеллоспиры хапровского комплекса расстояние между рогами и диаметр сечения в основании рогового стержня (табл. 53) меньше, чем у *G. torticornis* из Сенеза (Pilgrim, Schaub, 1939; Heintz, 1966). Заметных отличий в строении стержней рогов газеллоспиры хапровского комплекса от *G. gromovae* из Куруксая не наблюдается. Рассматриваемые роговые стержни немного крупнее. У газеллоспиры из Куруксая рога имеют более выраженные кили и изогнутость, роговой стержень расположен ближе к краю глазницы.

З а м е ч а н и я. От других видов винторогих антилоп Tragelaphinae (Соколов, 1953; Дмитриева, 1977), таких как *Hemistrepsiceros*, *Protragelaphus*, *Helicotragus*, *Torticornis*, роговые стержни из Ливенцовского карьера отличаются наличием двух килей. Находки из Ливенцовки значительно меньше роговых стержней *Strepsiceros* и *Taurotragus* и их характеризует меньшая степень скрученности. В отличие от *Tragelaphus* эти экземпляры имеют овальное сечение рогов в основании, меньший угол наклона роговых стержней и меньшую степень скрученности. У газеллоспиры из Ливенцовки роговые стержни отличаются большим наклоном к зароговой области черепа по сравнению с *Palaeoreas*, *Sinoreas*, *Lyrocerus*. У *Gazellospira gromovae* рога скручены гетеронимно, а не гомонимно, как у *Pontoceros* (Вережгин и др., 1969; Kostopoulos, 1997). У газеллоспиры хапровского комплекса отсутствуют глубокие борозды на задней поверхности стержней и хорошо развитые гребни, в отличие от *Antilospira*. По сравнению со *Spirocerus* рога хапровской антилопы мельче, менее скручены, имеют менее развитые ребра и меньшее расстояние между основаниями.

Сходство в размерах рогового стержня газеллоспиры из Болграда, Одесской области (Алексеева, Байгушева, 1976) предполагает принадлежность и этой находки к *G. gromovae*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Причерноморье, Приазовье, Таджикистан; верхний плиоцен — плейстоцен.

М а т е р и а л. Левые роговые стержни с фрагментами черепа (РОМК, № 430, АМЗ, № ОП-1264), Ливенцовка; хапровские слои.

Таблица 53. Сравнение промеров роговых стержней некоторых плио-плейстоценовых винторогих антилоп Евразии

Table 53. The comparison of horns core's measurements of some Plio-Pleistocene spiral-horned antelopes of Eurasia

Промеры, мм	<i>Gazellospira gromovae</i>				<i>Gazellospira torticornis</i>	
	Ливенцовка		ГИН 935-1 (Болград)	Куруксай	Пардины	Сенез
	АМЗ № ОП-1264	РОМК № Л-430	Алексеева, Байгушева, 1976	Дмитриева, 1977	Pilgrim, Shaub, 1939	
Примерная длина рогового стержня	–	250,0	250,0–300,0	243,0; 245,0	–	392,0
Ширина в основании	37,0	42,0	49,0	27,4–41,5	31,0	60,0
Поперечник в основании	45,0	43,6	50,0	42,0–49,5	46,0	70,0
Ширина в середине	–	–	–	31,0–40,5	27,0	28,0
Поперечник в середине	–	–	–	23,0–25,0	24,0	19,0
Индекс сплюсненности в основании	121,6	103,8	102,0	64,0; 74,0; 99,0	–	116,7
Индекс сплюсненности в середине	–	–	–	57,0; 63,0; 80,0	–	–
Расстояние между рогами в основании	–	40,0	–	33,0; 41,2; 42,2	40,0	50,0–70,0

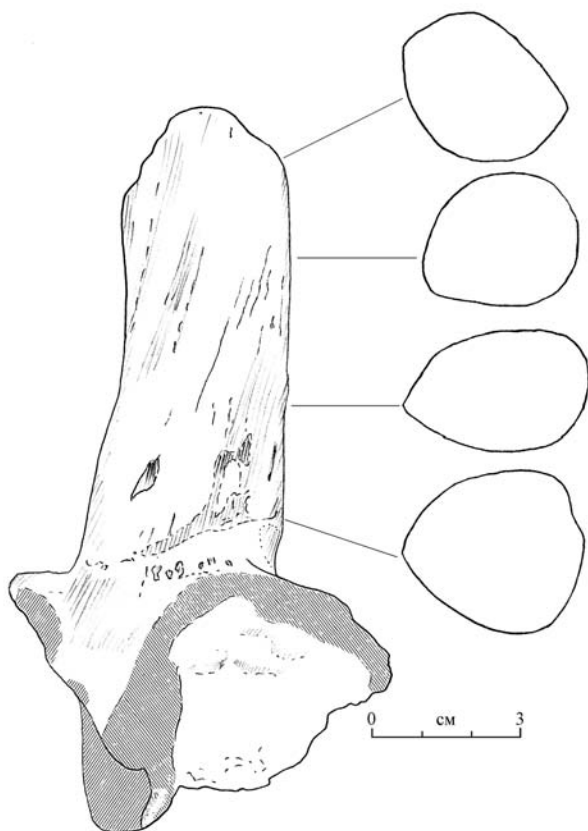


Рис. 69. *Gazellospira gromovae* Dmitrieva, экз. РОМК, № Л-430, фрагмент левого рогового стержня, медиальный вид с контурами поперечных сечений, Ливенцовка

Fig. 69. *Gazellospira gromovae* Dmitrieva, specimen ROMK, № L-430, the fragment of left horn, medial view with outlines of cross sections, Liventsovka sand pit

Tragelaphini gen. indet. A

О п и с а н и е . Насколько позволяет судить сохранность образца, зуб гипсодонтный. Степень гипсодонтии — 99,7 %. Дополнительные столбики и бугорки отсутствуют. Ребра сглажены, стили развиты слабо. Передненаружная складка отсутствует.

Р а з м е р ы в м м . См. в таблице 54.

С р а в н е н и е и з а м е ч а н и я . Хорошо выраженная гипсодонтия и узость коронки отличает описанный экземпляр от зубов представителей Cervidae, Camelidae, Giraffidae. Отсутствие дополнительных столбиков, менее развитые ребра и стили на лингвальной поверхности, меньшая ширина зубной поверхности отличает данный экземпляр от представителей подсемейств Bovini и Hippotraginae. Гипсодонтность зуба исключает его принадлежность к брахиодонтным Cephalophinae. M_3 из Хапров крупнее большинства таковых у представителей Caprinae и Gazellinae. Зубы Oribovini заметно крупнее.

Отсутствие добавочных столбиков и бугорков, слабое развитие ребер и стилей, а также довольно крупные размеры сближают находку из Хапров с представителями подсемейств Tragelaphinae и Alcelaphinae. Незначительная степень гипсодонтности M_3 из Хапров отличают его от зубов Alcelaphinae.

Вероятно, зуб из хапровских слоев принадлежал довольно крупной антилопе с гипсодонтными зубами из подсемейства Tragelaphinae. Отсутствие передненаружной складки отличает находку от *Prostrepsiceros*, *Spiroceros*, *Antilospira* и *Pontoceros*. Отсутствие дополнительных столбиков в основании нижних моляров отличает зуб из Хапров от *Torticornis ortokoensis* Dmitrieva (Tragelaphinae). От *Gazellospira* M_3 из Хапров отличается большей длиной жевательной поверхности, отсутствием протостилида и слабым развитием парастилида. С *G. gromovi* находку из Хапров сближает треугольное сечение третьей доли и степень гипсодонтии.

Отсутствие наружной складки на переднем крае нижних моляров сближает описываемый экземпляр с родами *Palaeoreas*, *Hemistrepsiceros*, *Eotragus*. По абсолютным размерам и слабому развитию складчатости и стилей описываемый зуб сходен с M_3 Tragelaphini gen. indet (cf. *Taurotragus*?) из нижнего плейстоцена Тамани — Синей Балки (Верещагин, 1957; Яхимович, 1959). Размеры коронки, степень развития парастилида, субтреугольное сечение третьей доли сближают M_3 из Хапров с зубами *Pliotragus ardeus* (Deperet) из Сенеза. Но длина описываемой находки несколько превышает пределы изменчивости у последнего (табл. 54).

М а т е р и а л . Слепок нестертого нижнего последнего моляра M_3 (ГГМ, № 125-1), Хапровский карьер; хапровские слои.

Tragelaphinae gen. indet. B

О п и с а н и е (рис. 68, в–д). Хорошо сохранившийся гипсодонтный M_3 не крупной антилопы (табл. 54). Стили и ребра на лингвальной стороне зуба выражены незначительно. Исключение составляет хорошо развитая передневу-

тренинная складка. Протостилид представлен столбиком, который соединяется с протоконидом, в основном, в нижней половине коронки. Не исключено, что этот столбик является видоизмененной передненаружной складкой. Третья доля маленькая, ромбовидная в сечении.

Размеры. См. в таблице 54.

Сравнение и замечания. Гипсодонтия и узость коронки отличает M_3 из Ливенцовки от коренных зубов представителей Cervidae, Camelidae, Giraffidae. Отсутствие дополнительных столбиков, менее развитые ребра и стили на лингвальной поверхности, меньшая ширина зубной поверхности отличают описываемый экземпляр от зубов Bovini и Hippotraginae. Гипсодонтность зуба исключает сходство с брахиодонтными зубами Cephalophinae. Зуб из Ливенцовки крупнее таковых большинства представителей Caprinae и Gazellinae. Близкие размеры и степень развития парастилида сближают экз. ПИН, № 1358/104 с зубами *Hemitragus* из среднеплейстоценовых местонахождений Европы (Crégut-Bonnoure, Spassov, 2002). Однако зубы этих представителей Caprinae уже. Зубы Ovibovini значительно крупнее. Наличие передненаружной складки и незначительная степень гипсодонтии отличает M_3 из Ливенцовки от Alcelaphinae.

Зуб из Ливенцовки принадлежал антилопе среднего размера с гипсодонтными зубами из подсемейства Tragelaphinae. Небольшие размеры исключают принадлежность этого зуба к *Antilospira*, *Taurotragus*, *Budorcas*, *Pontoceros*, *Prostrepsiceros*, *Spiroceros*, *Pliotragus* (Соколов, 1953; Яхимович, 1959; Duvernois, Guerin, 1989).

Отсутствие дополнительных столбиков в основании нижних моляров отличает зуб из Хапров от *Torticornis ortokoensis*. Наличие наружной складки на переднем крае нижних моляров отличает его от зубов *Hemistrepsiceros*, *Palaeoreas*, *Eotragus*. Меньшие размеры и наличие передненаружной складки отличают описываемый зуб от зубов *Pliotragus ardeus* (Deperet) из Сенеза.

Наличие выраженного парастилида и сходные размеры сближают находку из хапровских песков с зубами *Gazellospira*. На описываемом зубе вместо передненаружной складки (как у *Gazellospira*) имеется столбик. Однако имеющийся материал по *G. gromovi* (Куруксай, Таджикистан) показывает, что степень развития этой складки на M_3 изменчива.

Степень развития протостилида и стилей, а также одинаковая степень гипсодонтии позволяет сравнить описываемый зуб с M_3 из Кагальникского песчаного карьера (экз. РОМК, № 771) из окрестностей г. Азова (Юго-Восточное Приазовье; фототабл. XII, фиг. 1а–1в). Из низов этого карьера известны находки остатков животных, близких по своему уровню к таманской фауне: *Archidiskodon meridionalis* ssp. и другие. M_3 из Ливенцовки несколько меньше такового из Кагальникского карьера, но это — возможный результат индивидуальной изменчивости.

Материал. Слабостертый M_3 (ПИН, № 1358/104), Ливенцовка; хапровские слои.

Таблица 54. Промеры нижних M_3 некоторых антилоп (данные в квадратных скобках — для зубов средней степени стер-
тости, данные в круглых скобках — среднее значение)

Table 54. Measurements of lower M_3 of some antelopes (data in square brackets are for teeth with medium degree of erasing; data
in round brackets are mean)

Промеры, мм	Tragelaphinae gen. indet.				<i>Procaprioceras brivattense</i>	<i>Pliotragus ardeus</i>	<i>Para- strepsiceros koufosi</i>	<i>Pontoceros ambiguus mediterraneum</i>	<i>Soergelia brigitiae</i>	<i>Gazellospira gromovi</i>	<i>Hemitragus orientalis</i>
	A	B	Цимбал	Кагаль- ницкий карьер							
	Хапры, слепок, ГТМ	Ливен- цовка, ПИН, № 1358/104	Вереща- гин, 1957	РОМК, № 771 ?поздний плиоцен	Duvernois, Guerin, 1989	Duvernois, Guerin, 1989	Kostopoulos, 1998	Kostopoulos, 1997		ПИН № 3120	Cregut- Bonpoure, Sprasov, 2002
Длина коронки у основания (L)	39,6	26,0	39,5	31,9	23,5–(26,2)–31,0	29,0–(33,7)–38,0	19,3	19,5–(20,7)–22,5	34,1–(37,4)–39,2	29,5–(31,2)–33	27,8–36,0
Максимальная ширина зуба у основания (W)	13,1	11,4	14,0	12,3	8,0–(9,5)–11,0	13,0–(14,3)–15,5	8,1	13,2–(14,5)–16,3	13,0–(14,8)–16,2	11,3–(11,7)–11,9	8,55–10,5
Ширина третьей доли	7,4	7,6	–	–	4,5–(5,7)–7,0	8,0–(9,1)–10,0	5,4	9,5–(11,7)–14,5	8,0–(8,6)–9,4	–	4,9–6,3
Максимальная высота нестертого зуба (H)	[39,5]	30,2	–	>36,7	–	–	[9,5]	29,5 – 33,0	–	[27,5; 30,5]	25,0–39,5
Индекс гипсо- донтности: H/L	[0,99]	1,16	–	[1,15]	–	–	[0,49]	~1,07; 1,14	–	[0,92; 0,89]	–

Подсемейство GAZELLINAE COUES, 1889

Триба Gazellini Coues, 1889

Род *Gazella* Blainville, 1816

Gazella (*Gazella*) cf. *subgutturosa* (Güldenstaedt, 1780)

Фототабл. XIII, фиг. 1–3

Antilope subgutturosa: Güldenstaedt, 1780, p. 251.

Gazella cf. *deperdita*: Громов, 1948, с. 45.

Gazella sp.: Байгушева, 1971, с. 25.

Gazella (*Gazella*) cf. *subgutturosa*: Bajgusheva et al., 2001, p. 134.

Г о л о т и п — не указан; Грузия, окрестности Тбилиси; современность.

О п и с а н и е (рис. 68a). Тело нижней челюсти относительно толстое и вздутое. Нижние зубы гипсодонтные, среднестертые (табл. 55). P_2 двухкоренной. Парастилид P_3 длинный и узкий, заметно отделен от овального параконида. Удлиненный метаконид P_3 субромбической формы. На молярах ребра на внутренней стороне конидов уплощены. Наружные стенки полулуний заострены, лунки узкие и заметно изогнутые. Энтостилид и парастилид хорошо развиты. «Козья складка» на жевательной поверхности передней доли хорошо развита. Дополнительных базальных столбиков нет. На теле нижней челюсти хорошо выражена шероховатость тендона m. masseter medialis.

Лучевая кость стройная (табл. 55). Ее переднезадний поперечник верхней суставной поверхности на уровне срединного гребня больше такого же поперечника ее латерального отдела; задний край последнего заходит назад значительно меньше, чем задний край выступа против срединной борозды; поперечник верхней суставной поверхности составляет 59,4 % ее ширины. Выемка заднего края верхней суставной поверхности на границе латерального отдела последней (место соединения с одним из мыщелков локтевой кости) имеет форму тупого угла. На кости нет явных следов срастания с локтевой.

Р а з м е р ы в м м. Ширина P_3 — 6,0. Ширина изолированного M_2 — 8,5, длина 14,8. Остальные промеры см. в таблицах 55–57.

С р а в н е н и е. Описываемая челюсть газели превышает размеры таковых более древних миоцен-плиоценовых представителей рода (табл. 56), за исключением *Gazella* (*Vetagazella*) *kueitensis* Bohlin из нижнего плиоцена Китая (Bohlin, 1938). У газели из Приазовья меньшая длина M_2 при более удлиненном M_3 , в отличие от *G. kueitensis*.

Рассматриваемый фрагмент челюсти имеет много сходных черт с *G. (V.) sinensis* из Шамара. Так, зубы имеют сходные размеры, но относительная длина M_3 *G. sinensis* из Северной Монголии несколько больше, стили и ребра, в общем, развиты лучше. На M_1 и M_2 у газели из Ливенцовки, в отличие от *G. sinensis* и современных дзеренов *G. (Procapra) gutturosa*, отсутствуют дополнительные столбики (эктостилиды). Однако степень развитости стилей, ребер и дополнительных столбиков является изменчивой в зависимости от грубости кормов (Дмитриева, 1977; Тлеубердина, 1982). По сравнению с *G. cf. sinensis* из Забайкалья (пос. Береговая), тело нижней челюсти из Ливенцовки менее вздуто. Шероховатость для крепления m. masseter medialis anterior у *G. sinensis* из Монголии несколько сдвинута назад и выражена в меньшей степени.

венцовки немного крупнее, чем у *G. subgutturosa*, меньше чем у *G. deperdita* и близка к таковой у *G. borbonica* из Лас Игуэруэласа. У *G. sinensis* фаланги тоньше.

З а м е ч а н и я . Отсутствие роговых стержней и диагностического P_4 не позволяет с достаточной уверенностью отнести нижнюю челюсть и лучевую кость к представителям *Procapra*, *Gazella* или *Vetagazella*, но целый ряд признаков указывает на принадлежность именно к *Gazellini*.

По строению нижних моляров и нижней челюсти можно предположить, что животное питалось сравнительно мягкой древесно-кустарниковой и сочной травянистой растительностью. Сходство лучевой кости из Ливенцовки с таковой *G. subgutturosa* и отличие от *G. gutturosa* может говорить о сходных условиях существования и способах передвижения древней антилопы из Приазовья и джейрана. Отсутствие следов срастания лучевой кости с локтевой может говорить о том, что для этой газели была характерна прыжково-скоростная форма бега. Это присуще некоторым копытным в связи с жизнью в кустарниках (Гамбарян, 1972). Так, у дзерена, исключительно степного обитателя, приспособленного к скоростной форме бега, наблюдается сращение или плотное соприкосновение тел этих костей или плотное сращение их дистальных отделов.

Незначительные различия в размерах и пропорциях костей конечностей у газелей не могут служить достаточно достоверным таксономическим признаком, поскольку они варьируют у разных популяций в зависимости от состояния грунта, растительности, климатических и других условий. У современной сайги *Saiga tatarica* — вида, занимающего сходные с газелями экотопы, выявлены различия в размерах костей конечностей и черепов у животных из различных популяций (Присяжнюк, Проняев, 1980). Выявлены незначительные различия в длине тела, высоте груди над землей, длине передних конечностей, длине задних конечностей (у самцов), длине стопы. Так, сайгаки Северного Казахстана крупнее и массивнее животных калмыцкой популяции, которые отличаются более крупной головой.

Остатки газелей в отложениях верхнего плиоцена Восточной Европы очень редки и представлены отдельными находками. В то же время, в Центральной, Восточной Азии, в Западной Европе остатки этих животных многочисленны в отложениях со среднего миоцена до плейстоцена, и газели являются зачастую самыми массовыми видами среди крупных млекопитающих. Поэтому малочисленность остатков этих животных в хапровском ориктоценозе мы объясняем тафономическими особенностями захоронения.

М а т е р и а л . Обломки левых ветвей нижних челюстей: с неполным P_3 и корнями P_2 (РОМК, № Л-166), с M_1 - M_3 (РОМК, № Л-1234); изолированный правый M_2 (РОМК, № Л-1782); левая лучевая кость (РОМК, № Л-608), Ливенцовка; хапровские слои.

Таблица 55. Сравнение промеров лучевых костей у некоторых представителей *Gazella* и *Procapra*
 Table 55. The comparison of radius measurements of some *Gazella* and *Procapra*

№	Промеры, мм	<i>Gazella</i>												<i>Procapra</i>	
		<i>G. cf. subgutturosa</i>	<i>G. subgutturosa</i>			<i>G. deperdita</i>			<i>G. sinensis</i>			<i>G. parasinensis</i>	<i>G. dorcadoides</i>	<i>P. gutturosa</i>	
		Ливенцовка РОМК, № Л-608	современная, ЗМ МГУ	Heintz, 1971	Шамар Дмитриева, 1977	Куруксай Дмитриева, 1977	Дмитриева, 1977							современная, ЗМ МГУ	
			min	max	M	min	max	M	min	max				min	max
1	Длина максимальная	161,0	143,5	174,0	156,5	-	-	130,0	-	-	183,0	-	116,2	130,0	172,0
2	Ширина верхнего эпифиза	27,25	12,5	29,0	23,8	18,2	22,0	-	31,5	36,5	33,3	30,0	18,5	27,2	31,7
3	Поперечник верхнего эпифиза	15,4	12,2	16,8	14,2	10,6	11,9	-	-	-	-	17,0	11,0	15,0	17,0
4	Ширина нижнего эпифиза	26,1	21,0	26,0	23,3	16,4	18,4	-	-	-	-	-	17,0	24,0	27,0
5	Поперечник нижнего эпифиза	19,5	15,0	20,0	17,5	11,0	12,2	-	-	-	-	-	14,0	19,0	23,0
6	Ширина диафиза	16,6	13,0	16,8	14,8	-	-	-	-	-	-	-	-	12,0	18,0
7	Поперечник диафиза	19,1	7,8	10,7	8,7	-	-	-	-	-	-	-	-	7,5	10,1
8	Индекс 2:1	0,17	0,09	0,17	0,15	-	-	-	-	-	0,18	-	0,16	0,21	0,18
9	Индекс 3:1	0,10	0,09	0,10	0,09	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,12	0,10
10	Индекс 7:6	1,15	0,60	0,64	0,59	-	-	-	-	-	-	-	-	0,63	0,56
11	Индекс 6:1	0,10	0,09	0,10	0,09	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,10
12	Индекс 4:1	0,16	0,15	0,15	0,15	-	-	-	-	-	-	-	0,15	0,18	0,16

Таблица 56. Сравнение промеров нижних челюстей и нижних зубов некоторых *Gazella* и *Procapra*
 Table 56. The comparison of lower jaws and teeth measurements of some *Gazella* and *Procapra*

	Промеры, мм	<i>Gazella cf. subgut-tirosa</i>	<i>Gazella (Gazella) subgutturosa</i>	<i>Procapra gutturosa</i>	<i>G. (V.) paragutturosa</i>	<i>Gazella (Vetagazella) sinensis</i>			<i>Gazella (V.) parasinensis</i>			<i>G. borbonica</i>		<i>G. bouvratinae</i>		
		Ливен-цовка	Современный	Боhlin, 1938	Шамар	Куруксай			Сен-Валье	Монто-поли	Geakatov Dafnero					
						Дмитриева, 1977	Heintz, 1975	Kostoroulois, 1997								
		min	max	M	min	max	M	min-max	min-max							
1	Длина M ₁ -M ₃	43,8	42,5	46,5	43,9	47,0-52,5	49,7-50,3	41,0	50,4	44,4	47,0	52,7	51,1	37,0-43,5	35,5	48,1; 45,6
2	Высота челюсти под M ₁	20,5	16,0	19,2	17,8	22,2-25,6	-	19,2	24,1	23,1	22,0	24,3	23,1	19,2	13,3	-
3	Высота челюсти под M ₃	22,2	23,0	36,1	27,1	26,0-27,0	-	22,4	24,5	23,5	27,4	30,7	28,4	22,4	9,4	-
4	M ₁ : длина (L)	11,0	9,4	11,1	10,4	-	10,8-13	10,7	12,1	11,1	11,7	13,8	12,9	10,1	8,4	-
5	ширина (W)	6,7	6,2	7,6	7,0	-	7,9-8,7	7,0	7,8	7,3	8,0	8,3	8,1	-	8,3	-
6	высота (H)	6,9	5,1	7,9	6,5	-	-	4,0	8,5	6,4	7,0	11,3	9,2	-	-	-
7	Индекс 5:4 × 100	60,91	65,96	68,47	67,17	-	70,59	65,42	64,46	65,77	68,38	60,14	62,79	-	-	-
8	Индекс 6:4 × 100	62,73	54,26	71,17	62,11	-	-	37,38	70,25	57,66	59,83	81,88	71,32	-	-	-
9	M ₃ : L	13,0	11,8	14,3	13,2	-	14,6; 15	11,4	15,0	13,1	14,0	17,0	15,6	-	-	-
10	W	7,0	7,0	8,1	7,5	-	8,6-9,1	7,0	10,0	8,8	8,0	9,0	8,4	-	-	-
11	H	10,0	6,3	9,1	7,8	-	-	6,7	12	9,0	9,7	12,2	10,9	-	-	-
12	Индекс 10 / 9 × 100	53,85	59,32	56,64	56,71	-	60,00	61,40	66,67	67,18	57,14	52,94	53,85	-	-	-
13	Индекс 11 / 9 × 100	76,92	53,39	63,64	59,31	-	-	58,77	80,00	68,70	69,29	71,76	69,87	-	-	-
14	M ₃ : L	18,3	18,3	21,1	19,8	-	22,5-23,7	18,0	22,7	20,3	19,1	22,0	21,0	17,0	15,7-16,4	-
15	H	9,8	6,8	10,0	8,7	-	-	7,0	10,3	9,1	9,8	13,0	10,9	-	-	-
16	W передней доли	6,8	6,2	7,3	6,7	-	8,6; 8,7; 9,4	7,2	8,1	7,9	7,4	8,9	8,1	-	6,3-5,9	-
17	W задней доли	4,4	4,6	6,4	5,3	-	-	4,7	5,6	5,2	5,0	5,7	5,3	-	4,4-4,8	-
18	Индекс 16:14 × 100	37,16	33,88	34,60	34,10	-	38,70	40,0	35,7	38,9	38,74	40,45	38,57	-	-	-
19	Индекс 16:17 × 100	64,71	74,19	87,67	78,18	-	-	65,3	69,1	65,8	67,57	64,04	65,43	-	-	-
20	Индекс 15:14 × 100	53,55	37,16	47,39	43,86	-	-	85,0	100,0	94,0	51,31	59,09	51,90	-	-	-
21	Индекс 4:2	53,66	58,75	57,81	152,26	-	-	55,73	50,21	48,05	124,5	126,3	122,9	52,60	-	-
22	Индекс 14:3	82,43	79,57	58,45	72,90	-	-	80,36	92,65	86,38	69,71	71,66	73,94	76,13	-	-

Таблица 57. Сравнение промеров первых фаланг у некоторых газелей

Table 57. The comparison of first phalanges' measurements of some *Gazella* and *Procapra*

№	Промеры, мм	<i>Gazella</i>			
		<i>G. cf. subgutturosa</i>	<i>G. subgutturosa</i>	<i>G. borbonica</i>	<i>G. sinensis</i>
		Ливенцовка РОМК № Л-1234	современная, ЗМ МГУ	Лас Иегуэрелас, Heintz, 1975	Шамар Дмитриева, 1977 min-max
1	Длина максимальная	36,4	41,0	35,5	46,9–47,0
2	Ширина верхнего эпифиза	11,2	13,20	13,3	11,0–13,8
3	Поперечник верхнего эпифиза	–	9,30	9,4	16,8–17,6
4	Ширина нижнего эпифиза	10,0	9,50	8,4	9,1–11,0
5	Поперечник нижнего эпифиза	–	8,10	8,3	10,0–10,5
6	Ширина диафиза	9,4	8,90	–	8,3–10,1
7	Поперечник диафиза	–	8,10	–	12,0–12,1
8	Индекс 2:1	0,31	0,32	–	0,23–0,29
9	Индекс 3:1	–	0,23	0,26	0,36–0,37
10	Индекс 7:6	–	0,91	–	1,45–1,20
11	Индекс 6:1	0,26	0,22	–	0,18–0,21
12	Индекс 4:1	0,27	0,23	0,24	0,19–0,23

ГЛАВА 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХАПРОВСКОЙ ФАУНЫ

Всего известно около 3000 остатков позвоночных из местонахождений хапровской фауны. Видовой состав из различных местонахождений хапровского фаунистического комплекса совпадает. В составленных сводных списках фаун из каждого местонахождения упоминаются руководящие формы хапровского комплекса — *Archidiskodon*, *Anancus*, *Equus*, *Stephanorhinus*, *Paracamelus*, *Eucladoceros* и др. (табл. 2).

Костные остатки принадлежат 84 таксонам позвоночных животных, из них 63 — млекопитающие. В составе фауны позвоночных хапровского ориктоценоза известно: 12 видов рыб — 14 %, 17 видов околотовных животных — 20 %, 8 видов обитателей прибрежных лесов — 10 %, 38 видов обитателей исключительно открытых пространств — 45 %, 9 видов обитателей лесостепи — 11 % (рис. 70б). Соотношение находок остатков крупных млекопитающих и птиц из различных биотопов следующее: околотовных — 1 %, обитателей открытых пространств — 44 %, обитателей лесостепи — 45 %, обитателей прибрежных лесов — 10 % (рис. 70а). Среди крупных млекопитающих хапровского комплекса наибольшим количеством остатков представлены лошади *Equus*, слоны *Archidiskodon*, мелкие верблюды *Paracamelus*, мастодонты *Anancus*, олени *Arvernoceros* и *Eucladoceros*. Малочисленны животные из семейства Bovidae и отряда Carnivora, представленные единичными остатками (рис. 71). В хапровском ориктоценозе среди млекопитающих выделяются следующие формы с различными пищевыми адаптациями: хищники — 15,8 % видов; всеядные — 3,2 % видов; копытные растительноядные — 30,2 % видов; прочие растительноядные — 4,8 % видов; грызуны — 39,7 % видов; насекомоядные — 6,3 % видов.



Рис. 70. Экологический состав хапровского ориктоценоза: а — соотношение таксонов крупных млекопитающих и птиц, приуроченных к различным биотопам; б — соотношение находок крупных позвоночных, приуроченных к различным биотопам

Fig. 70. Ecological structure of Khapry orictocenosis: а — the ratio of large mammals and birds taxa from different biotopes; б — the ratio of rests of large vertebrates from different biotopes

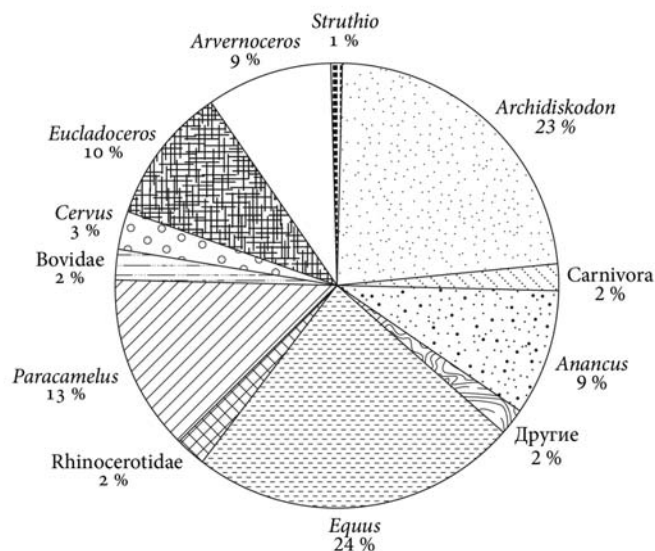


Рис. 71. Соотношение находок основных групп крупных позвоночных хапровского фаунистического комплекса

Fig. 71. The ratio of rests of main large vertebrates groups of Khapry Faunistic Complex

Состав представителей хапровского фаунистического комплекса «свидетельствует о наличии крупной водной артерии с обильной околородной растительностью с обширной поймой, поросшей пойменными лесами, со старицами и вторичными водоемами, заливными лугами» (Байгушева, 1971). Фауна рыб из хапровских слоев представлена формами, предпочитающими проточные водоемы. О наличии пресноводного бассейна свидетельствуют также и находки околородных форм: амфибии — *Bufo*, *Liventsovika*, птицы — *Cygnus*, *Branta*, млекопитающие — *Desmana*, *Castor*, *Pannonictis*, *Lutra*. Многочисленны остатки болотных черепах *Melanochelys*. Моллюски из хапровского аллювия (по устному сообщению Старобогатова, 1970) относятся к речным реофильным формам, избегающим слабопроточных заиленных участков. Здесь были также найдены фрагменты раковин солоноватоводных двустворчатых моллюсков (см. гл. 3).

Известно, что в речных отложениях происходит преимущественное захоронение животных, тем или иным образом связанных с рекой. В данном ориктоценозе массовыми являются формы, нуждающиеся в регулярном водоеме — *Archidiskodon*, *Equus*, *Paracamelus*, *Arvernoceros*, *Eucladoceros*.

Состав хапровской фауны указывает на широкое распространение в позднем плиоцене Приазовья лесостепных условий. К обитателям пойменных и байрачных лесов и опушек мы отнесли *Anancus arvernensis alexeevae*, *Hipparion moriturum*, *Sus stozzii*, *Libralces gallicus*, *Palaeotragus priasovicus*, *Ursus* cf. *etruscus*, *Nyctereutes megamastoides*, *Mustelidae* gen. Из представителей микротерофауны индикаторами облесенных ландшафтов являются *Clethrionomys*. С древесной и кустарниковой растительностью балок и водоразделов были связаны такие обитатели, как *Talpa* sp. и *Soricidae* gen., избегающие как сильно переувлажненных, так и очень сухих мест. Все эти формы представлены единичными находками. Единственным

исключением является *Anapcus* (рис. 71). Остатки обитателей собственно лесных сообществ в хапровском тафоценозе отсутствуют, свидетельствуя о большой удаленности соответствующих ландшафтов. Вероятно, мастодонтам, как и другим растительноядным крупного размерного класса, было необходимо наличие постоянного источника воды.

Реконструкция возможных местообитаний *Sus strozzi* показала, что эта свинья обитала в разреженных лесах с многочисленными луговинами (Faure, Guérin, 1984). Условия ее существования характеризовались большей влажностью и повышенной температурой по сравнению со стадиями кабана *S. scrofa*.

Hipparion moritutum, сосуществовавший с *Equus* в экосистеме хапровского времени, рассматривается нами как обитатель сравнительно влажных стадий, в том числе и интразональных (околоводных) относительно зоны открытых и полукрытых пространств (степей и лесостепей).

Жирафы *Palaeotragus* были приспособлены к различным биотопам — от открытых пространств лесостепи до более увлажненных мест с высокими деревьями. Особенности строения шейных позвонков и костей конечностей свидетельствуют о сочетании у палеотрагуса черт, характерных как для рецентной жирафы, так и для окапи (Година, 1979). Низкоронковые щечные зубы с широкой жевательной поверхностью, а также характеристики резцов свидетельствуют о питании мягким лиственным кормом.

Libralces gallicus по своим адаптациям, вероятно, был близок к современным лосям — типичным обитателям прибрежных зарослей. Учитывая их низкоронковые зубы, можно предположить, что их основной пищей являлись листва и побеги деревьев и кустарников. Пропорции костей скелета, выработка ходульной формы конечностей — все это рассматривается у современного лося как приспособление к существованию в разреженных лесах, а также на влажных болотистых почвах.

В составе хапровской фауны довольно многочисленны животные, занимавшие лесостепные биотопы. К этой группе отнесены животные, ареалы современных аналогов которых связаны преимущественно с редкой древесной растительностью, колками и кустарниковыми зарослями. Архидискодонтные слоны — типичные обитатели лесостепи. В хапровском ориктоценозе они представлены значительным количеством остатков. *Archidiskodon meridionalis gromovi* характеризуются зубами с относительно небольшой частотой пластин и относительно толстой эмалью по сравнению с более поздними формами слонов. Это свидетельствует о питании относительно мягкой и слабоабразивной пищей — листовым и веточным кормом, а также высокой травянистой растительностью. Пропорции слона Громова сходны с южным слоном — высокие конечности и короткое туловище. Это свидетельствует о его приуроченности к полукрытым ландшафтам (Гарутт, 1954, 1998). Удлиненные плечевые кости по сравнению с таковыми у *Mammuthus* свидетельствуют о присутствии в их рационе значительной доли пищи из верхнего растительного яруса.

Носорога *Stephanorhinus* также можно рассматривать в качестве типичного жителя лесостепи. Большинство современных носорогов, являясь обитателями открытых и полукрытых ландшафтов, за исключением *Cerathotherium simum*, предпочитают питаться побегами кустарников и высокорослой травой. Считается, что древние формы носорогов, обладая относительно мезогипсодонтными зу-

бами и стройными конечностями, тяготели к условиям лесостепи (Громова, 1965; Векуа, 1972).

Большинство современных видов оленей (*Cervus elaphus*, *C. nippon*, *Axis axis* и др.) предпочитает умеренно влажные и сухие грунты (Вислобокова, 1990). Они приспособлены к питанию преимущественно побегами, листовой, а также травянистой растительностью. Настоящих травоядов среди них не встречается. Олени в большинстве случаев придерживаются редких кустарниковых зарослей, а в лесах — их окраин, полей, болот, речных долин (Жизнь животных, 1989). По мнению К. К. Флёрова (1950), плиоценовые олени занимали различные экологические ниши, однако настоящими обитателями степей они не были. Для оленей необходим постоянный доступ к воде. Учитывая общее морфологическое сходство крупных оленей хапровского комплекса со многими современными, мы допускаем их существование в сходных биотопах. Ареал рода *Eucladoceros* в позднем плиоцене соответствует территории открытых пространств Голарктики (Вислобокова, 1990). Большерогие формы оленей (*Eucladoceros*, *Arvernoceros*), вероятно, занимали нишу в лесостепных ландшафтах и, вероятно, были экологическими аналогами современного *Cervus elaphus* и *C. nippon*. Мелкая форма оленя *Cervus (Rusa) philisi* была приурочена к влажным зарослям с болотистыми почвами, с высокотравной и кустарниковой растительностью по берегам рек, озер, лагун, рек и болот, а также окраинам лесов (Флёров, 1950).

Учитывая анатомические особенности однопалых лошадей, мы предполагаем следующее распределение ресурсов между ними: крупная *Equus* (A.) *livenzovensis* была сходна по экотипу с зебрами и придерживалась холмистой местности, склонов, прорезанных балками и оврагами, пойменных лугов; мелкая же форма лошади *Equus* sp., имевшая больше черт, сближавших ее с ослами и куланами, вероятно, предпочитала обширные открытые пространства плакоров. Во время засухи позднелиоценовые лошади, как и современные *Equus*, могли занимать болотистые прибрежные равнины и луга, лесные поляны и даже заходить в леса (Жизнь животных, 1989).

Типичными представителями степных ландшафтов являются *Spalax* sp., *Allocricetus* sp., многие формы полевок, газели (Топачевский, 1965; Жизнь животных, 1989).

Для хапровского ориктоценоза характерно малое количество остатков бовид — *Gazella*, *Gazellospira*, *Tragelaphinae*, *Leptobos* (около 1 %), обычных для степных и лесостепных ландшафтов плиоцена и плейстоцена всей степной и лесостепной зоны от Западной Европы до Китая. Экологические особенности газелей, которым не требуется постоянный водопой, обуславливают их слабую связь с водоемами. Мы можем предположить, что количество этих стадных копытных, предпочитающих открытые плакорные пространства, было сравнительно большим. По аналогии со средневиллафранкскими фаунами Западной Европы (Вальдеганга, Вальдарно и др.), Средней Азии (Куруксай) и современных саванн, степей и полупустынь, численность газелей может примерно равняться количеству наиболее массовых видов копытных, например, лошадей. *Leptobos*, обладая относительно гипсодонтными зубами, заселял плакорные участки, занимая нишу современного африканского *Syncerus caffer*.

Многочисленные в ассоциациях африканских саванн антилопы предпочитают селиться на склонах и по окраинам равнинных участков на территориях, по-

росших кустарником. Поэтому *Gazellospira* и другие крупные антилопы хапровского комплекса, вероятно, встречались в лесостепной зоне, на склонах долин, а также на участках, расчлененных оврагами и балками.

В хапровском комплексе отсутствуют формы, явным образом приспособленные к ксерофильным местообитаниям. Считается, что для плиоценовых верблюдов, как и для современных *Camelus*, было характерно обитание в условиях аридного климата (Бурчак-Абрамович, 1953б; Топачевский, 1956). Однако как показано выше (гл. 4), мелкий верблюд *Paracamelus alutensis* имел меньше адаптаций к собственным засушливым условиям по сравнению с современными верблюдами. Основой его питания, возможно, являлись листва и веточный корм. Вероятно, эта форма была в большей степени приспособлена к обитанию в лесостепных ландшафтах. Учитывая отсутствие в хапровской фауне форм, приспособленных к обитанию в исключительно аридных стадиях (пустынях и полупустынях), это предположение кажется справедливым. В пользу нашей точки зрения свидетельствует разнообразие североамериканских листоядных верблюдов, многие из которых вели «жирафоподобный» образ жизни (Honey et al., 1998). Крупный *Paracamelus* sp., по-видимому, также не обладал приспособлениями для обитания в крайне аридных ландшафтах и был, скорее всего, обитателем открытых степных пространств.

Остатки страуса *Struthio* говорят о наличии обширных стадий с редкой древесной и кустарниковой растительностью. Присутствие этих теплолюбивых птиц в фауне может свидетельствовать об отсутствии значительного и продолжительного снежного покрова зимой (Бурчак-Абрамович, 1953б). Для страусов, известных с территории Средиземноморья, северного Причерноморья, Закавказья и Турции, была характерна «эпиорнитойдная» скорлупа. Данный тип скорлупы, имея высокую плотность поровых структур, обладает повышенной проводимостью респираторных газов и паров воды. Это указывает на существование птиц вне аридных условий по сравнению с азиатскими формами, обладавшими «струтоидным» типом скорлупы (Михайлов, Курочкин, 1988).

В составе хапровского комплекса присутствует две формы тушканчиков — *Allactaga* sp. и *Plioscirotopoda* aff. *novorossica*. Современные *Allactaga* имеют широкие экологические адаптации и, обычно, не являются типичными формами пустынных сообществ. Ареалы некоторых из них, например, *A. major*, заходят в лесостепную зону. Находки *Plioscirotopoda* известны с территории Причерноморья, Приазовья, Казахстана и Западной Сибири (Tesakov, 2001; Зажигин, Лопатин, 2001). Это указывает на приуроченность их ареала к умеренной зоне Палеарктики и, видимо, исключает возможность обитания этих форм в исключительно аридных ландшафтах.

Помимо ландшафтных реконструкций, животные хапровского комплекса помогают судить о климатической обстановке в позднем плиоцене Приазовья. Рыбы, амфибии, черепахи, а также все крупные представители данного сообщества — *Struthio*, *Archidiskodon*, *Anancus*, *Paracamelus*, *Stephanorhinus*, *Gazellospira*, *Gazella*, являются теплолюбивыми. Видовой состав грызунов, представленных многочисленными гипсодонтными корнезубыми полевками *Borsodia*, *Mimomys*, тушканчиками, хомяками, слепышом, указывает на теплый и относительно сухой климат с жарким летом и малоснежной зимой со слабыми холодами. Подтверждением относительной сухости климата и возрастания роли открытых ландшафтов в позднем плиоцене Приазовья является значительное количество остатков крупных форм оленей

(около 20 % от всех остатков). По мнению Е. Л. Короткевич (1966), увеличение количества крупных оленей и, в частности, *Eucladoceros* в южных частях Европы в конце плиоцена фиксирует изменение климата в сторону аридизации.

Хорошо видна тенденция аридизации климата в период формирования хапровской толщи на примере изменения гипсодонтности и видового разнообразия полевок. Зубы *Borsodia* из верхних слоев хапровского аллювия отличаются большей гипсодонтностью (индекс гипсодонтии 5,0) по сравнению с формами из нижних слоев (индекс гипсодонтии 2,5). То же наблюдается и у представителей *Mimomys* (Тесаков, 1993).

Видовой состав аллювиальных ориктоценозов является в значительной степени усредненным и не отражает действительного состава фауны, поскольку кости в таких ориктоценозах собраны с большой территории. Кроме того, накопление аллювиальной толщи, а соответственно и аллювиального ориктоценоза, происходит на протяжении относительно длительного времени. Поэтому в тафоценозе могут присутствовать несколько разновозрастные остатки, т. е. может происходить усреднение и по времени (Агаджанян, 1987). Таким образом, хапровский ориктоценоз несет суммарную смешанную информацию о разных фазах развития нескольких биоценозов позднего плиоцена Приазовья.

При сравнении хапровского фаунистического комплекса с современными ассоциациями позвоночных открытых ландшафтов Африки и Азии становится очевидно, что его состав значительно обеднен. При сопоставлении списков этих фаун выявляется полное отсутствие в коллекции комплекса мелких рептилий и всего комплекса мелких птиц. В существенной мере неполон список хищников мелкого размерного класса. Значительно лучше представлены в хапровской фауне животные среднего и крупного размерного класса. Их состав, вероятно, близок к реальному фаунистическому комплексу позднеплиоценового времени. Хорошо представлены крупные травоядные и листоядные формы. Довольно многочислен видовой состав крупных хищников. Вероятно, в коллекции хапровской фауны не представлены остатки *Chasmodon* и *Megantereon*, обычных в виллафранкских фаунах Евразии. На основании сравнения с фаунами саванн и степей можно утверждать, что основные экологические ниши в позднем плиоцене Приазовья были заполнены сходным образом и каких-либо форм, резко выпадающих из такого сообщества, в хапровской фауне нет.

От фаунистических сообществ современных степей и полупустынь Средней Азии хапровская фауна отличается наличием слонов и носорогов, а также видовым разнообразием антилоп, оленей и присутствием жирафы.

Состав хапровского комплекса позвоночных позволяет считать ближайшим (хотя и неполным) аналогом данной фауны сообщество животных современной африканской саванны (Марков и др., 1977). Для них характерны сходные экологические формы больших травоядных: слоны, носороги, разнообразные антилопы, жирафы, страусы и др. Характерными хищниками в открытых ландшафтах Африки являются львы, гепарды, гиены, а также шакалы и другие мелкие псовые. Историческое развитие территорий Приазовья и Африки (см. раздел 6.1), различие фаун на родовом и более высоком таксономическом уровне может говорить только об аналогичном сходстве этих фаун и ландшафтов, обусловленных похожими климатическими факторами. Сходство наблюдается в характере преобладающих в фауне адаптаций. Таким образом, палеоландшафт юга Восточной Ев-

ропы в позднем плиоцене был сходен с современными открытыми ландшафтами Африки. Африканская саванна представляет собой поросшие травой, кустарником и даже лесом обширные пространства. На плакорных участках встречаются заросли кустарников и ветвистых низкорослых деревьев. Местами произрастают группы деревьев, переходящие в светлые леса со слабо развитой листвой. Вдоль рек образуются настоящие леса.

В строении хапровской толщи нет следов значительных размывов. Учитывая генетическое сходство фаун мелких млекопитающих из русловой и пойменной фаций (Александрова, 1976), наличие сходных экологических форм хапровской мегафауны с последующей псекупской и, отчасти, с таманской (*Stuthio*, *Anancus*, *Archidiskodon*, *Stephanorhinus*, *Elasmotherium*, *Paracamelus*), а также отсутствие явно холодолюбивых форм животных указывают на то, что в позднем плиоцене не было существенных климатических изменений, способных коренным образом трансформировать фауну крупных млекопитающих. На основании изучения фаунистического материала можно говорить только о постепенной аридизации и похолодании климата в период формирования хапровской толщи. Такие изменения климата происходили без существенных перепадов значений среднегодовых температур и влажности.

Фрагментарность полученных палинологических данных для хапровской толщи позволяет только в общих чертах охарактеризовать растительный покров в период формирования толщи. Спектр пыльцы соответствует разнообразным типам растительности и, в общем, характеризует лесостепные условия. Анализ споро-пыльцевых диаграмм показал, что общий характер изменений спектров во времени сводится к последовательной смене лесостепных спектров степными (Разрез новейших отложений..., 1976). Более того, М. П. Гричук (1978) указывает на наличие в хапровских слоях сложного ритма осадконакопления и изменения климата от стадии термоксеротической (русловая фация) к термогигротической (верхняя часть русловой фации и переходные слои к пойменной), далее — к криогигротической (пойменная фация) и началу криоксеротической стадии климата (верхняя часть пойменной фации).

На основании анализа палинологических данных внутри хапровской толщи выделяется несколько ассоциаций (данные Е. Н. Анановой по Байгушева, 1964; Разрез новейших отложений..., 1976; Гричук, 1978). В базальных слоях русловой фации преобладает пыльца степных растений. В споро-пыльцевых спектрах наблюдается преобладание пыльцы трав (77 %) — маревых, злаков, крестоцветных, полыней (*Ephedra*, *Chenopodiaceae*, *Gramineae*, *Cruciferae* и *Artemisia*). Такой состав указывает на наличие обширных степных пространств, покрытых сильно разреженными злаково-разнотравными и лебедово-полынными группировками с участием эфедры. Пыльца древесных пород по данным Анановой составляет 22 % и принадлежит *Betula*, *Pinus*, *Tilia*, *Quercus* (Байгушева, 1964). Это указывает на развитие пойменных и байрачных смешанных лесов с дубом, липой, березой и редких сосновых боров. Подобный тип растительности свидетельствует о существовании климата более теплого и сухого, чем современный.

По данным палинологов и палеоклиматологов (Suc, 1984; Зубаков, 1990; Зубаков, Борзенкова, 1990; Борзенкова, 1992), на начало позднего плиоцена (2,6–2,5 млн лет) приходится пик второй волны плиоценового глобального похолодания, сопровождавшегося аридизацией. На юге Восточной Европы количество

осадков уменьшилось вдвое (с 1000 до 500 мм в год). В ранее единой области открытых ландшафтов, простиравшейся от Центральной Азии до севера Африки, возникли две области с принципиально различными влажностными и температурными характеристиками сезонности. К первой области относились территории Присредиземноморья и Африки, ко второй — евразийские степи. Для последних было характерно резкое падение зимних температур, приводившее к сокращению вегетационного периода и изменению продуктивности экосистемы. Вероятно, именно с этого времени (около 2,5 млн лет) «саванноподобные» евразийские ландшафты стали преобразовываться в настоящие степные и лесостепные. По мере омоложения плиоценовых слоев на территории Приазовья наблюдается закономерное уменьшение доли пыльцы древесных пород и возрастание количества пыльцы степных сообществ (Ананова, 1954; Дорофеев, 1966). Окончательное исчезновение ландшафтов саванного типа произошло, вероятно, на уровне 1,2–0,8 млн лет — в течение времени существования таманского комплекса, после резкого глобального похолодания.

Периодические позднеплиоценовые похолодания вряд ли вызывали значительные изменения в фаунистических и флористических ассоциациях южных районов, в частности Средиземноморья и Причерноморья. Территория современного Северного Причерноморья и Приазовья уже начиная с плиоцена входит в полосу евроазиатских открытых пространств. По палинологическим данным Анановой (1954), наличие ландшафта степей с преобладанием злаков и лебедовых на водораздельных пространствах Нижнего и Среднего Дона обнаруживается уже со второй половины среднесарматского времени. В конце плиоцена южная граница лесов, вероятно, проходила где-то в низовьях Дона и Днепра и не спускалась южнее (Грищенко, 1952). Анализ теплолюбивой фауны моллюсков, диатомовой флоры и палеоботанических данных показывает (Грищенко, 1952, 1962; Лебедева, 1972), что в акчагыле на юге Русской равнины были широко представлены степные и лесостепные ландшафты. Подтверждается это палеоботаническими данными из среднеплиоценового местонахождения Матанов Сад (Нижний Дон, нагавские слои). Они свидетельствуют о произрастании на данной территории растений, характерных ныне для южной половины европейской части России (Дорофеев, 1966). В палинологических и карпологических спектрах из этих слоев преобладают (76 %) травянистые растения степного типа — маревые, злаковые, крестоцветные и полыни. 21,7 % древесных и кустарниковых растений представлено *Betula*, *Pinus*, *Alnus*, *Quercus*, *Morus*, *Salix* и *Sambucus*.

К свидетельствам теплого климата относятся и некоторые минералогические характеристики хапровских слоев. Низкое содержание в хапровских песках неустойчивых минеральных компонентов — не более 4–5 % (Разрез новейших отложений..., 1976), а также большое количество новообразованных минералов (лимонита, лейкоксена и др., 10–20 %) свидетельствуют о теплом и относительно сухом климате эпохи осадконакопления (Зорин, 1965). Хапровские слои, так же как и перекрывающие их «скифские глины», обладают значительной карбонатностью, выраженной в наличии карбонатных конкреций. Известно, что карбонатность является характерной чертой пойменных фаций аллювия степных рек областей с аридным и семиаридным климатом и не свойственна рекам лесной зоны, большей части рек лесостепи и отрезкам пойм крупных транзитных рек, пересекающих степную зону.

Довольно интересно наличие в песчаных слоях Ливенцовского карьера крупных петлеобразных смятий породы, нередко затухающих по простиранию. Они приурочены к пачкам мелко- и среднезернистого песка как в низах разреза (Москвитин, 1960б), так и в его верхней части (Александрова, 1976). Существует множество объяснений данных структур. По представлениям А. И. Москвитина (1958, 1960а, б), они обусловлены мерзлотными движениями песка во время оледенения. Из слоев с «криотурбациями» указывается пыльца древесных форм — ели, лиственницы, сосны кедровидной, сосны обыкновенной, ольховника, ивы, ольхи серой, бересклета, лещины, вяза и травянистых растений — полыни, маревых, злаков, лаузелеурии, водяники, сфагновых мхов, плаунов, ужовника (Гричук, 1978). Такой комплекс пыльцы дает основание М. П. Гричук предполагать наличие похолодания, увлажнения и некоторого увеличения контрастности климата. Учитывая сочетание в данном спектре относительно теплолюбивых растительных форм — вяза, лещины и холоднолюбивой березы низкой, возможно предположить в этом слое значительную смесь разновозрастной пыльцы. На наш взгляд, отсутствие явных флористических и фаунистических свидетельств значительного похолодания в период формирования хапровской толщи противоречит гипотезе образования этих структур в условиях оледенения. Г. И. Горецкий (1960) указывал, что следы деформаций в ергенинских, кинельских и акчагыльских породах, часто принимаемые за криотурбации, не имеют следов перерыва и субаэрального существования, что, по его мнению, противоречит их мерзлотному генезису. Подобные нарушения возможны при глубоком сезонном промерзании породы и последующих чередованиях ее оттаивания и промерзания (Васильев, 1969). Случаи резкого нарушения слоистости старичного аллювия связывают с явлениями подводного оплывания и оползания осадка (Лебедева, 1972).

ГЛАВА 6. ВОЗРАСТ ХАПРОВСКОГО ФАУНИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА

6.1. Обоснование возраста хапровского фаунистического комплекса

При обосновании возраста данного комплекса мы столкнулись с двумя трудностями, которые, несомненно, должны учитываться при определении стратиграфической позиции этого комплекса:

1. Основная масса костных остатков происходит из низов хапровской толщи. В коренном залегании преобладают кости *Anancus*, *Archidiskodon*, *Equus*, *Eucladoceros*, *Paracamelus*, которые определяют возраст фауны в пределах среднего виллафранка. Однако не весь материал собран *in situ*, а геологическая позиция хапровских песков такова, что в коллекцию могло попадать незначительное количество материала из нижележащих и перекрывающих слоев.

2. Географическое положение Северо-Восточного Приазовья на восточной окраине Средиземноморской палеозоогеографической подобласти подразумевает смещение на данной территории азиатских и европейских элементов фауны.

В целом родовой состав хапровского фаунистического комплекса, включающий *Nyctereutes*, *Pannonictis*, *Pliocrocota*, *Lynx*, *Acinonyx*, *Homotherium*, *Anancus*, *Archidiskodon*, *Equus* (*Allohippus*), *Stephanorhinus*, *Elasmotherium*, *Paracamelus*, *Eucladoceros*, *Libralces* и *Gazellospira*, свидетельствует о позднеплиоценовом возрасте хапровской фауны. Почти все хищники данной фауны имеют широкое распространение в пределах всего виллафранка (рис. 72).

Nyctereutes megamastoides является обычным элементом евроазиатских фаун на протяжении почти всего виллафранка. Появление крупной формы *Nyctereutes* приурочено к нижней границе виллафранка, а самая поздняя находка данной формы фиксируется в местонахождении Палан-Тюкан (Закавказье), фауна которого соответствует уровню Оливолы Западной Европы (Сотникова, 1989; Сотникова, Саблин, 1993) и относится к самому началу позднего виллафранка. По размеру *N. megamastoides* из хапровских слоев сближается с таковыми из позднеплиоценового местонахождения Таджикистана и морфологически сходна с таковой из средневиллафранкского местонахождения Сен-Валье (Франция).

Находки рода *Canis* известны из двух местонахождений хапровского комплекса — Хапров и Ливенцовки, причем фрагмент черепа собаки был обнаружен *in situ*. Появление *Canis* s. str. в Европе относят к началу позднего виллафранка (Azzaroli, 1983; Torre et al., 1992; Rook, Torre, 1996). Наиболее древние находки *Canis*, близкого по размерам к *C. etruscus* и *C. arnensis*, в Западной Европе датируются самым началом позднего виллафранка. Хотя из французского ранневиллафранкского местонахождения Виалетт известна находка *Canis* sp. (Lacombat, 2006), которая, однако, не имеет четкой стратиграфической привязки. В Азии же *Canis* aff. *etruscus* появляются в раннем виллафранке. Сходные формы собак известны из позднего плиоцена Китая, Таджикистана, Казахстана. Морфологические осо-

бенности *Canis* из хапровских слоев указывают на некоторые ее отличия от азиатских *C. etruscus*, *C. arnensis* и *C. kuruksaensis* и сближают ее с *C. senezensis* из Сенеза. Слабая изученность позднеплиоценовых собак Европы предполагает более широкое распространение этой формы. Учитывая наличие азиатского влияния на развитие хапровской фауны, данная форма из Приазовья является, вероятно, древнее сенезской.

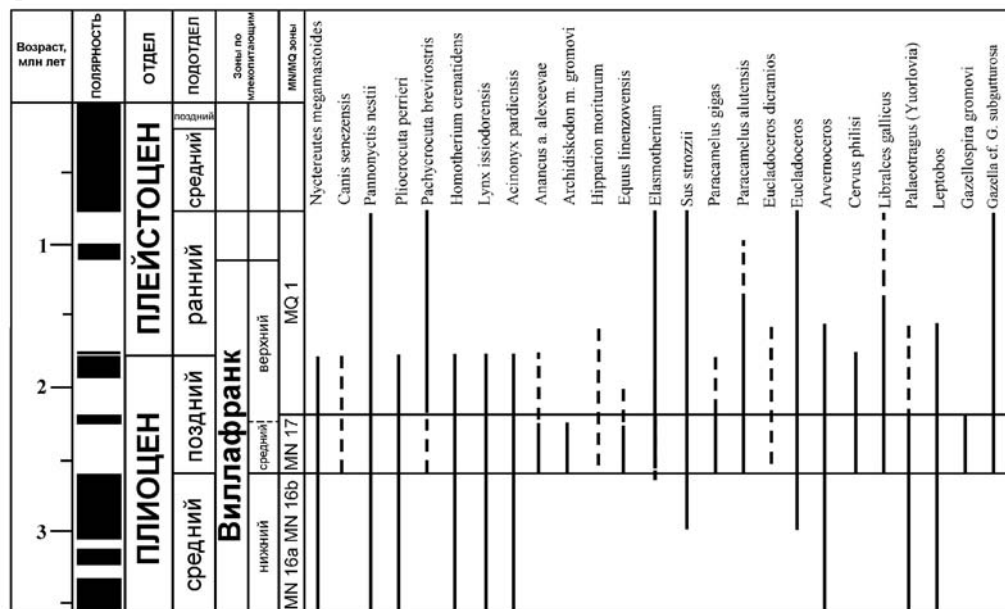


Рис. 72. Стратиграфическое распространение крупных млекопитающих хапровского комплекса

Fig. 72. The stratigraphical distribution of large mammals of Khapry Faunistic Complex

Гиены в коллекции из местонахождений хапровского комплекса представлены двумя формами. *Pliocrocota perrieri* имеет широкое распространение в пределах всего виллафранка. Однако наиболее массовой эта форма была в раннем и среднем виллафранке (Сотникова, 1989). Из Ливенцовки известна также находка нижней челюсти крупной гиены *Pachycrocota brevirostris*. Появление крупных гиен в Западной Европе фиксируется на нижней границе нижнего плейстоцена (Сотникова, 1989; Torre et al., 1992). В Китае (Нихэвань), Индии (формация Пинжор Сиваликских холмов), Африке и Казахстане находки крупных гиен обычны уже в позднем плиоцене (Кожамкулова, 1981; Torre et al., 1992).

Остатки *Acinonyx pardensis* известны из целого ряда евроазиатских местонахождений виллафранка, но *Acinonyx* sp. из Приазовья сближается с африканским позднеплиоценовым *A. aicha*. *Homotherium crenatidens* также существовал в Евразии на протяжении всего виллафранка. Однако особенности строения зубной системы у хапровской формы позволяют отнести этого гомотерия к разновидности, характерной для второй половины виллафранка.

Anancus arvernensis alexeevae является одной из самых массовых форм в хапровском ориктоценозе. *Anancus* становится характерной формой евроазиатских сообществ начиная с раннего плиоцена. Самые поздние костные остатки этого

мастодонта известны из отложений с псекупской (Псекупс) и таманской (Цимбал) фаун. Учитывая морфологические особенности позднплиоценовых *Anapcus* (см. гл. 5), и принимая во внимание длительный промежуток времени существования, отводимый для “*A. arvernensis*”, целесообразно выделять некоторых поздних представителей рода в отдельный таксон. Мы считаем, что стратиграфическое распространение подвида *A. a. alexeevae* находится в пределах позднего плиоцена.

Archidiskodon meridionalis gromovi также является одной из наиболее массовых форм в ориктоценозе. Появление этих слонов относят к концу раннего виллафранка. Массовой эта форма становится начиная со среднего виллафранка. Стратиграфическое распространение относительно примитивной формы этого рода — *A. m. gromovi*, ограничивается средним виллафранком (Алексеева, 1977a; Azzaroli, 1977; Вангенгейм, Певзнер, 1991; Torre et al., 1992; Titov, 2001). Остатки этой формы архидискодона были обнаружены в отложениях среднего акчагыла Азербайджана (Кушкунa) (Лебедева, 1972). В позднем виллафранке Евразии обычным становится *A. m. meridionalis*.

Гиппарионы в хапровском ориктоценозе представлены двумя формами — *Hipparion* aff. *elegans* и *H. moriturum*. Остатки первого из них принадлежат типичной форме миоценового гиппариона и являются переотложенными. Второй таксон гиппариона из группы европейских плиоценовых *Hipparion*. Наиболее поздние находки представителей этой группы происходят из апшеронских отложений Азербайджана (Габуния, 1959; Koenigswald, 1970; Bernor et al., 1996; Титов, 2000б).

В хапровском комплексе присутствовало две формы однопалых лошадей *Equus*. Время появления *Equus* на территории Евразии датируется 2,6 млн лет (Lindsay et al., 1980). Однако лошади становятся массовой для Евразии группой, начиная с рубежа 2,5 млн лет (Azzaroli, 1977, 1990; Eisenmann, 1992; Forsten, 1998a). Из местонахождений, датируемых началом среднего виллафранка, известны крупные формы лошадей группы *E. (A.) major* – *E. (A.) bressanus* – *E. (A.) robustus*, сближаемые некоторыми авторами непосредственно с североамериканской формой *E. simplicidens* (Azzaroli, 1990). Поздние формы крупных лошадей этой группы доживают до раннего плейстоцена (Forsten, 1998a). По размерному классу *E. (A.) livenzovensensis* относится к этой группе, а, учитывая относительно небольшую длину протокона, принадлежит к довольно примитивной форме. Присутствие *E. (A.) livenzovensensis* ограничивает нижний стратиграфический предел распространения хапровской фауны.

Носорог хапровского комплекса отнесен нами к группе *Stephanorhinus megarhinus-kirchbergensis*. Параметры нижней челюсти и иные параметры костей посткраниального скелета дают основание сближать его с данной филетической линией носорогов и отличать от типичного для большей части виллафранка *S. etruscus* (Fortelius et al., 1993; Heissig, 1996). Самые поздние находки *S. megarhinus* происходят из местонахождения Виалетт (Франция) зоны MN 16a (Guerin, 1982; Heissig, 1996). *S. kirchbergensis* впервые появляется в начале среднего плейстоцена (Мосбах), но в Европе становится обычным только в конце среднего плейстоцена (Fortelius et al., 1993). Так как носорог из хапровских слоев имеет отличия и от указанных видов, мы ограничиваем его возраст средним–поздним виллафранком.

Остатки эласмотериев из хапровских слоев являются одними из самых древних находок этого рода. Характеристики зубной системы эласмотерия хапровско-

го комплекса сходны с таковыми у эласмотерия таманского фаунистического комплекса *E. saucasicum* и хорошо отличаются от зубов более поздних форм. Самая древняя продатированная находка эласмотерия известна из Ферганской долины (Узбекистан; Sotnikova et al., 1997), где остатки позднеплиоценовых млекопитающих приурочены к отложениям, внутри которых проходит граница нормальной и обратной намагниченности, интерпретируемая как инверсия Гаусс/Матуяма.

Стратиграфическое распространение *Sus strozzi* охватывает широкий промежуток времени от зоны MN 16 b до MQ 1 (Eisenmann et al., 1983; Faure, Guerin, 1984; Made, 1989). Обычным этот вид был для зон MN 17 – MQ 18 (Azzaroli, 1954; Hooijer, 1958; Meon et al., 1979; Koufos, 1986; Torre et al., 1992; Титов, 2000a). Отличия зубной системы свиньи из хапровских слоев от *S. strozzi* из Западной Европы свидетельствуют о ее относительной примитивности.

Все достоверные костные находки *Paracamelus alutensis* известны из верхнеплиоценовых и нижнеплейстоценовых отложений юга Восточной Европы — Северного Причерноморья, Молдавии и Румынии и Турции. Отсутствие достоверных морфологических критериев не позволяет выделить ранние и поздние формы. Находки остатков этого таксона определяют нижнюю границу существования хапровского комплекса началом позднего плиоцена.

В Европе *C. (Rusa) philisi* были характерны для среднего и позднего виллафранка. *C. (R.) philisi* хапровского комплекса по своим характеристикам сходен с *C. (R.) philisi philisi* из поздневиллафранкского местонахождения Сенез (Франция). Но особенности зубной системы отличают хапровскую форму от западноевропейских аналогов. Учитывая азиатское влияние на формирование хапровского комплекса и близость центра происхождения оленей, мы предполагаем, что данная форма оленя появилась на территории Приазовья раньше, чем в Западной Европе — в среднем виллафранке.

По строению рогов *Eucladoceros* хапровского комплекса сходен с *E. dicranios* из позднего виллафранка Верхнего Вальдарно. Отсутствие описания черепного материала этого оленя из Западной Европы и некоторые различия в строении зубов не позволяют однозначно отнести оленя хапровского комплекса к *E. dicranios*. Редкость находок значительных фрагментов рогов этих оленей не позволяет точно определить стратиграфическое распространение данного таксона, поскольку иные остатки не позволяют достоверно установить их видовую принадлежность. В целом, *Eucladoceros* были распространены в позднем плиоцене и раннем плейстоцене (Вислобокова, 1990).

Род *Arvernoceros* был известен преимущественно из нижневиллафранкских отложений (зона MN 16 b) — Этуэр, Виалетт, Виллароя, Квабеби, и до последнего времени считался монотипическим (Heintz, 1970; Вислобокова, 1990). Однако на сегодняшний день находки представителей этого рода известны из целого ряда плиоценовых и раннеплейстоценовых отложений: *Arvernoceros* sp. из Дманиси (Vekua, 1995); *Arvernoceros* sp. из Чишмикиой и *A. verestschagini* из Салчии (Молдавия; Давид, 1992; Давид, Кроитор, 1995), *A. cf. verestschagini* местонахождения Аполлония-1 (Греция; Croitor, Kostopoulos, 2004). Находки *Arvernoceros* в хапровских слоях подтверждают достаточно широкое его стратиграфическое распространение в пределах виллафранка Европы.

Более мелкие размеры нижней челюсти и более грацильные рога лося *Libralces gallicus* хапровского комплекса свидетельствуют о его большей примитивности

по сравнению с остальными известными поздневиллафранкскими находками из Западной Европы. Кроме Ливенцовки, древняя находка либральцеса известна из местонахождения Наврухо (Таджикистан), датируемого средним виллафранком.

Находки жирафы *Palaeotragus (Yuorlovina) priasovicus* в Ливенцовском карьере значительно расширили интервал стратиграфического распространения этого подрода. До находки из верхнего плиоцена Приазовья считалось, что самые последние представители этого подрода происходили из раннеплиоценовых и среднеплиоценовых местонахождений Азии — Турции, Казахстана, Монголии, Китая, Забайкалья (Година, 1975, 1979; Qiu, Qiu, 1995). Остатки *Palaeotraginae (Sogdianotherium kuruksaense)* известны из позднеплиоценового местонахождения Куруксай (Таджикистан). В Европе (Румыния, Греция) из средне- и поздневиллафранкских местонахождений известен ещё ряд находок жираф, относимых к роду *Macedonotherium (=Mitilanootherium)*. Отсутствие существенных морфологических различий между *Palaeotragus* и *Macedonotherium*, а также их приуроченность к Средиземноморской подобласти могут свидетельствовать о родстве этих таксонов. Таким образом, присутствие жирафы в хапровском комплексе не противоречит его позднеплиоценовому возрасту.

Антилопа из хапровских слоев отнесена к *Gazellospira gromovi*. На сегодняшний день описано два вида газеллоспир — *G. torticornis* и *G. gromovi*. Первый из них характерен для позднего виллафранка Западной Европы. *G. gromovi* была описана из среднего виллафранка Таджикистана (Куруксай). В позднем плиоцене ареал *Gazellospira*, вероятно, охватывал Среднюю Азию, Казахстан и часть Европы, в частности Болгарию (Дмитриева, 1977; Кожамкулова, 1981; Spassov, 1997). Самая древняя находка *Gazellospira* приурочена к концу раннего виллафранка (Актерек, Иссык-Кульская впадина, Sotnikova et al., 1997). Сходство *Gazellospira* из Приазовья с азиатской формой свидетельствует в пользу средневиллафранкского возраста хапровского комплекса.

Газели были широко распространены в Евразии уже в конце миоцена. Формы, морфологически близкие к современным джейранам, известны уже с конца плиоцена (Дмитриева, 1977). *Gazella cf. subgutturosa* известна из позднего плиоцена Китая (Teilhard de Chardin, Piveteau, 1930).

Leptobos был широко распространен в Евразии на протяжении среднего и позднего плиоцена. Присутствие лептобоса в составе комплекса свидетельствует о его виллафранкском возрасте.

Остатки грызунов известны практически из всей песчаной толщи Ливенцовского карьера. Микротериофауна из самого основания хапровских слоев представлена *Pitymimomys sp.*, *Borsodia praeungarica praeungarica* (Schevtschenko), *Mimomys hintoni livenzovicus* Alexandrova, *M. polonicus* Kowalski, *Dolomys milleri* Nehring, *Pliomys ucrainicus* Topachevski et Scorik, *Allactaga sp.*, которые позволяют предполагать начало формирования аллювиальной толщи уже в конце среднего плиоцена (Александрова, 1976; Tesakov, 1993, 1995, 2004). Вышележащие слои нижней пачки с гравийниками, содержащие остатки мегафауны, характеризуются появлением остатков *Mimomys praeplicaenicus* Rabeder, *Borsodia praeungaricus cotlovinensis* (Topachevsky et Scorik), *Mimomys aff. reidi* Hinton, что позволяет коррелировать данные слои со средним виллафранком и нижней частью зоны MN 17. В верхней части хапровских песков обычной становится ассоциация грызунов *Borsodia ex gr. arankoides-fejervaryi*, *Mimomys aff. reidi*, *M. aff. pliocaenicus* F. Major,

Cletrionomys kretzoi Kowalski, *Ellobius* sp., характерная для конца зоны MN 17 (Агаджанян, 1976; Александрова, 1976; Агаджанян, Ербаева, 1983; Тесаков, 1993, 2004; Tesakov, 1995, 1996). Фауна из верхней части хапровской толщи сопоставляется с фауной из местонахождения Псекупс, включающей *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, и относится к началу позднего виллафранка (=MN 18 схемы К. Герена). Таким образом, фауна грызунов из верхней толщи песков ограничивает верхний возрастной предел накопления хапровской аллювиальной толщи.

Вывод о распространении хапровского фаунистического комплекса в пределах среднего виллафранка подтверждается и другими данными. Находка *Bogatschevia tamanensis* и палеомагнитная характеристика отложений позволяет отнести толщу, содержащую хапровскую фауну, ко второй половине среднего аччагыла и началу эпохи Матуяма (Вирина и др., 1971; Вирина, 1976; Вангенгейм, Певзнер, 1991).

В хапровской фауне представлено несколько групп таксонов крупных млекопитающих, позволяющих нам с определенной долей точности ограничить возрастной интервал существования данного комплекса: 1) формы, имеющие широкий стратиграфический диапазон в пределах большей части виллафранка: *Pannonictis*, *Pliocrocota perrieri*, *Homotherium crenatidens*, *Lynx issiodorensis*, *Sus strozzii*, *Paracamelus*, *Leptobos*; 2) животные, появляющиеся в среднем виллафранке, ограничивают время существования хапровского комплекса снизу: *Equus* (*Allohippus*), *Elasmotherium*, *Cervus* (*Rusa*) *philisi*, *Libralces gallicus*; 3) таксоны, неизвестные позднее среднего виллафранка, ограничивают интервал развития хапровского комплекса сверху: *Nyctereutes megamastoides*, *Hipparion moritutum*; 4) формы, эволюционный уровень которых позволяет говорить о средневиллафранкском уровне хапровского комплекса: *Anancus arvernensis alexeevae*, *Archidiskodon meridionalis gromovi*, *Equus* (*A.*) *livenzovensis*, *Stephanorhinus* sp., *Homotherium crenatidens*.

Представлены в хапровской фауне и формы, которые становятся обычными для Западной Европы лишь в позднем виллафранке — *Canis*, *Pachycrocota*, *Eucladoceros*, *Libralces*. Однако находки остатков подобных форм фиксируются в раннем и среднем виллафранке Азии. Присутствие в хапровском комплексе таксонов, омолаживающих его относительно одновозрастных западноевропейских фаун, является, по-видимому, следствием значительного влияния азиатских сообществ на формирование данного сообщества, а также некоторого сходства экологических условий Приазовья со Средней Азией. Сочетание этих факторов обусловило и более раннее появление этих форм в Восточной Европе по сравнению с Западной.

6.2. Положение хапровского фаунистического комплекса в общей последовательности фаун Евразии

Таксономический состав хапровской фауны крупных млекопитающих свидетельствует об общем сходстве со средневиллафранкскими западноевропейскими фаунами (Azzaroli, 1970; Алексеева, 1977а; Вангенгейм, Зажигин, 1982; Никифорова, Александрова, 1987; Mein, 1990; Вангенгейм, Певзнер, 1991; Bajgusheva et al.,

2001). Однако до сих пор остается предметом дискуссии ее более точное стратиграфическое положение. Для уточнения геологического возраста хапровской фауны необходимо проследить развитие комплексов плиоцен-плейстоценовых млекопитающих Евразии.

Расчленение виллафранкских фаун наиболее подробно рассмотрено на примере Западной Европы, поскольку многие местонахождения там лучше изучены и имеют абсолютную датировку. Поэтому восточноевропейские и азиатские фауны обычно сопоставляются с западноевропейскими. Однако простое сравнение списков ориктоценозов и уровней эволюционного развития отдельных форм при сопоставлении фаун, значительно удаленных друг от друга и принадлежащих различным палеозоогеографическим провинциям, может привести к ошибочным выводам. Для корреляции таких местонахождений, как Хапры и Ливенцовка, необходимо учитывать близость центров происхождения и расселения, а также географические и эколого-климатические особенности региона. Многие руководящие формы млекопитающих Евразии, приспособленные к обитанию в аридных условиях, — лошади, олени, некоторые носороги, полорогие, появляются раньше в восточной части Палеарктики. Продвижение таких форм осуществлялось постепенно за счет широтных миграций, имевших в плиоцене доминирующее направление с востока на запад (Невеская и др., 1987). Более раннее остепнение ландшафтов на территории Восточной Европы предполагает, что такие формы появляются здесь раньше, чем в Западной Европе. Более древние находки многих виллафранкских животных (*Canis arnensis*, *C. cf. etruscus*, *Coelodonta*, *Pachycrocuta cf. brevirostris*, *Eucladoceros*, *Libralces*, *Gazellospira* и др.) известны именно с территории Азии и Восточной Европы. Эти данные необходимо учитывать при интерпретации особенностей хапровского фаунистического комплекса.

Виллафранкские фауны характеризуются определенным комплексом крупных млекопитающих, который, однако, претерпевал серьезные изменения в течение всего виллафранка. Наиболее характерными элементами для этого комплекса среди хищников являются крупный *Nyctereutes*, *Homotherium* и *Meganterton*, крупная *Lynx*, *Pliocrocuta*, *Chasmodon*, *Pannonictis*, среди хоботных — *Anancus* и *Archidiskodon*, среди непарнокопытных — *Equus* (*Allohippus*) и *Stephanorhinus*, среди парнопалых — *Eucladoceros*.

В зависимости от эволюционного уровня этих форм и остальных представителей фауны, а также их количественного соотношения в тафоценозах, европейские фауны подразделяются на несколько группировок. В частности, для территории юга Восточной Европы выделен целый ряд неогеновых и четвертичных комплексов крупных позвоночных, названных по типовому местонахождению (Громов, 1948; Алексеева, 1977а; Вангенгейм, Зажигин, 1982; Никифорова, Александрова, 1987; Вангенгейм, Певзнер, 1991). В настоящей работе рассмотрен возрастной интервал от среднего плиоцена до раннего плейстоцена. Принимается следующая последовательность восточноевропейских фаунистических комплексов, соответствующих уровню виллафранкских фаун Западной Европы (рис. 73): урывский (стратотип — местонахождение Урыв-1 на Верхнем Дону); хапровский (стратотип — Хапры, парастратотип — Ливенцовка), псекупский (стратотип расположен возле станицы Бакинской в долине р. Псекупс, приток р. Кубань), таманский (стратотип — местонахождение Синяя Балка, Таманский полуостров).

Возраст, млн лет	полярность	отдел	подотдел	ярус	Ярусы Восточного Паратетиса	Зоны по млекопитающим	Фаунистические комплексы	МН/МЗ зоны	Местонахождения крупных млекопитающих					
									Северо-Восточное Приазовье	Северный Кавказ Закавказье	Северное Причерноморье	Центральная и Западная Европа	Средиземноморье	Азия
1	■	ПЛЕЙСТОЦЕН	РАННИЙ	КАЛАБРИЙ	АПШЕРОН		Верхний Палеолит	MQ 1						
2	■									Палан-Тюкан	Крыжановка 4 (-)	Шиллак Сенез	Иль Тассо Оливолы	Aktogai 1,7 (+/-)
	■	ПЛИОЦЕН	ПОЗДНИЙ	ГЕЛАЗИЙ	АКЧАГЫЛ	Виллафранк	Верхний		Ливенцовка Ханры	Поскупте (-)	Котловина 3 Этулия 3 (-)	Тегелен С. де Купо Сен-Валле		Xiashagou (-) Kuraksay (-) Kairakcum (+/-)
3	■						Средний	MN17		Кушкунта		Палатро, Рокка-Негрэ	Монтополи (+/-)	
	■		СРЕДНИЙ	ПЬЯЧЕНЦИЙ			Нижний	MN 16a MN 16b	Нижневодной	Веселовка (+)	Чернянцы (+)	Ривкон 1 (+) Виллетт Этуэр		Youhe, Daodi (+) Mazegou 3,4-2,6 Shamar < 3,1
4	■						Уральский	MN 15		Квабеди (+)		Лас-Игуерелас	Триверса (+/-)	
	■	РАННИЙ	ЗАНКЛИЙ	КИММЕРИЙ	РУССКИЙ	Моцковский	Моцковский	MN 15						

Рис. 73. Корреляция ханровского ориктоценоза с некоторыми виллафранкскими местонахождениями Евразии

Fig. 73. The correlation of Khapry orictocenosis with some Villafranchian localities of Eurasia

На основании изменения состава западноевропейских фаунистических сообществ разработана последовательность зон млекопитающих MN–MQ (Mein, 1975, 1990; Meon et al., 1979) и MN–MNQ (Guerin, 1982). Для Западной Европы также характерно использование системы, в которой выделяются фаунистические комплексы, названные по типовому местонахождению. Часто эти подразделения полностью не совпадают с границами и объемом выделенных зон MN и позволяют наметить более мелкие этапы развития фаун. Виллафранкские фауны подразделяются на следующие уровни: Triversa Faunal Unit; Montopoli Faunal Unit; Saint Vallier Faunal Unit; Seneze Faunal Unit; Olivola Faunal Unit; Tasso Faunal Unit (Heintz et al., 1974; Azzaroli, 1977; Алексеева, 1977а; Mein, 1990; Torre et al., 1992; Rook, Torre, 1996).

Нижняя граница виллафранка точно не установлена и находится в интервале 3,8–3,4 млн лет. Она близка к границе занклий/пьяченций Средиземноморья, которая отвечает границе нижнего/среднего плиоцена и практически совпадает с палеомагнитной инверсией Гилберт/Гаусс (Вангенгейм, Певзнер, 1991; Вислобокова и др., 1993; Berggren et al., 1995). Верхняя граница раннего виллафранка располагается вблизи границы палеомагнитной инверсии Гаусс/Матюяма, которая имеет абсолютный возраст около 2,58 млн лет (Вангенгейм, Певзнер, 1991). Возраст границы между средним и поздним виллафранком достаточно точно не определен, но большинством исследователей она проводится несколько ниже эпизода Олдувей (1,97 млн лет). Верхняя граница виллафранка датируется 1,2–1,1 млн лет и проводится несколько ниже эпизода Харамильо палеомагнитной шкалы (Вангенгейм, Певзнер, 1991).

На рубеже русциния и раннего виллафранка (зона MN 16a по П. Мэну) наблюдается значительное обновление фаун на всей территории Палеарктики. К периоду окончания раннего и к началу среднего плиоцена (4–3,4 млн лет) приурочен этап изменения климата в сторону потепления и увлажнения (Зубаков, Борзенкова, 1990; Борзенкова, 1992; Вислобокова и др., 1993). Этим объясняется начало перестройки фаунистических сообществ Евразии. Для этого временного интервала заметна значительная дифференциация фаун в направлении с востока на запад, проявляющаяся в ином составе хоботных, гиппарионов, антилоп, отсутствия в Азии тапиров.

В Западной Европе на нижней границе виллафранка появилось несколько новых родов — *Parameles*, *Chasmaporthetes*, *Megantereon*, *Homotherium*, *Lynx*, *Acinonyx*, *Arvernoceros*, *Leptobos*, *Pliotragus*, *Paradolichopithecus*. При этом вымерли *Galerix*, *Trischizolagus*, *Occitanomys*, *Deinotherium*, *Dinofelis*, *Paracervulus* и др. (Mein, 1990; Вислобокова и др., 1993). Широко распространились корнезубые полевки *Mimomys*, *Pliomys*. Существенно изменился состав непарнокопытных. Осуществилась инвазия азиатских гиппарионов линии *Hipparion houfenense* в Европу, приведшая к появлению *H. rocinantis* (Жегалло, 1978; Qiu, 1987b; Bernor et al., 1996). *Stephanorhinus miguelcrusafonti* и *S. megarhinus* сменяются *S. jeanvireti* (Heissig, 1996). Оленя *Croizetozeros ramosus pirenaicus* заменил *C. ramosus ramosus*, медведя *Ursus rusciniensis* — *U. minimus*, гиену *Pliocrocota pyrenaica* — *P. perrieri*, еотовидную собаку *Nyctereutes donnezani* — *N. megamastoides* (Сотникова, 1989; Вислобокова и др., 1993). При этом увеличилось разнообразие Cervidae (Вислобокова, 1990). В Западной Европе этот переходной этап представлен фауной из местонахождения Лаина (Испания, «+» — нормальная намагниченность вмещающих пород) и Лас Игуэрэ-лас (абсолютный возраст по K/Ar — 3,52 (3,2)–3,82 млн лет по Bout, 1975).

В Восточной Европе наблюдается примерно та же картина трансформации русцинийского комплекса. Однако здесь заметны и некоторые особенности. Здесь исчезают *Procapreolus*, *Eostyloceros*, *Cervus moldavicus* и некоторые другие формы мелких оленей, но появляются *Capreolus*, *Arvernoceros* и первые *Eucladoceros* (Вислобокова, 1990; Вангенгейм, Певзнер, 1991; Vislobokova et al., 2001).

Для фаунистических сообществ азиатской части Палеарктики было характерно еще более значительное преобразование их облика. Кроме форм, уже известных в начале зоны MN 16 в западной части Палеарктики, здесь появляются *Postschizotherium*, *Orchonoceros*, *Sinoryx*, *Antilospira*, *Capreolus*, *Lyroceros*, *Axis*, *Ioribos*, *Megalovis*. К началу виллафранка исчезают *Trischizolagus*, *Lophocricetus*, *Cricetodon*, *Microtodon*, *Talassictis*, *Acerorhinus*, *Paracervulus*, *Platicemas*, *Antilospiroides*, *Tragoceros*. Становятся обычными остатки *Ochotonoides*, *Mimomys*, *Villanya*, *Chardinomys*, а также других обитателей открытых ландшафтов — песчанок *Meriones*, гиппариона *Hipparion* (*Neohipparion*) *houfenense* (поздняя форма), крупного верблюда *Paracamelus*, оленя *Axis ubensis* (Вислобокова и др., 1993; Qiu, Qiu, 1995; Vislobokova et al., 2001). С этими формами сосуществовали обитатели более гумидных биоценозов — *Anancus*, *Stegodon*, *Hipparion parvum*, *H. tchikoicum*, *Proboscideipparion pater*, *Cervavitus*, *Samotherium*, *Palaeotragus* (Жегалло, 1978; Qiu, Qiu, 1995). Сообществами такого переходного типа можно считать ассоциации из Острой Сопки (Казахстан), Удунги (Забайкалье).

Типичные фауны первой половины нижнего виллафранка MN 16a характеризуются увеличением числа видов, приспособленных к обитанию в более арид-

ных условиях. Это изменение связывают с очередным этапом усиления аридности климата, который определяется в интервале 3,8–3,5 млн лет (по Вислобоковой и др., 1993). Фауны первой половины раннего виллафранка в Западной Европе объединяются в Triversa Faunal Unit. Из европейских местонахождений к данной фазе относятся: Триверса (Виллафранка д'Асти, Италия) (палеомагнитные характеристики слоев: -/+), Этуэр (абсолютный возраст — 3,4–3,1 млн лет по Bout, 1975), Виалетт (Франция, абсолютный возраст — 3,8–3,3 и 3,3–2,6 по Bout, 1975; Bonadonna, Alberdi, 1987). В восточной части Палеарктики с фаунами начала виллафранка коррелируются таковые из Есекарткана в Казахстане, Шамара в Монголии (абсолютный возраст <3,1 млн лет), Юшэ в Китае (Вислобокова и др., 1993).

Западноевропейские фауны второй половины раннего виллафранка — Монтополи, Ринкон (Италия), Вальдеганга 1 (Испания) относятся к Montopoli Faunal Unit и характеризуются многочисленными находками *Anancus arvernensis*, *Mammuth borsoni*, *Hipparion* (*Neohipparion*) ex gr. *houfenense* - *crusafonti*, *Stephanorhinus jeanvireti*, *Cervus pardinensis*, *Croizetoceros ramosus*, *Sus minor* (= *Propotamochoerus*). В это время обычными становятся многие палеарктические хищники — *Lynx issiodorensis*, *Megantherion*, *Homotherium*, *Chasmodon*, *Acinonyx pardinensis*, *Pliocrocuta*. В конце этой стадии — на уровне 2,7–2,6 млн лет появляются архидискодонты слоны примитивного типа, первые крупные однопалые лошади, антилопы *Gazellospira*, лептобосы. Однако эти формы немногочисленны (Heintz et al., 1974; Сотникова, 1989; Mein, 1990; Вангенгейм, Певзнер, 1991; Вислобокова и др., 1993).

Из числа восточноевропейских местонахождений к этой фазе можно причислить Ремблице Крулевские из Польши, Чернатешти, Тулчешти из Молдавии, Иарас-2 (Румыния, «+» намагнитченность вмещающих пород по Radulesco, Samson, 2001), Веселовку с Таманского полуострова, а также Симбугино из Башкирии и Квабеби из Закавказья (Алексеева, 1977а; Вангенгейм, Певзнер, 1991). На основании находок *Archidiskodon meridionalis* cf. *rumanus*, *Equus robustus*, *Equus* aff. *stenonis* в верхнепоратских отложениях Молдавии возле с. Джурджулешты в балке Скорцельская, Алексеева выделяла скорцельский фаунистический комплекс. Однако разрозненность костного материала, относимого к данному комплексу, не позволяет уверенно судить о его целостности. В настоящее время понятие «скорцельский комплекс» не используется. Тесаков (2004) на основании материалов по мелким млекопитающим из молдавских местонахождений Рипа Скорцельская и Долинское выделил зону совместного распространения ранневиллафранкских видов *Mimomys hajnackensis* и *Pitymimomys inceptor* и отнес ее к зоне MN 16a.

В Приазовье близкая фауна, состоящая из *Melinae* indet., *Mustelidae* indet., *Anancus* cf. *arvernensis*, *Hipparion* sp., *Stephanorhinus* sp. и *Gazella* sp., была обнаружена возле хутора Нижне-Водяной (Ростовская область, ергенинские пески). На основании сходства этой фауны с таковой из Квабеби (Грузия), ее относят к нижнему виллафранку (Алексеева, 1977а; Родзянко, 1986; Bajgusheva et al., 2001). Среди азиатских местонахождений стадия MN 16 b представлена Гюльяци (Турция), Береговая (Забайкалье), Юше, Даоди из Китая (Зикенберг, Тобиен, 1977; Вислобокова и др., 1993; Qiu, Qiu, 1995).

Следующая фаза развития евроазиатских фаун относится к зоне MN 17 и характеризуется значительной перестройкой сообществ крупных млекопитающих. В таких сообществах становятся массовыми формы, приспособленные к оби-

танию в открытых степных и лесостепных ландшафтах — *Archidiskodon*, *Equus*, *Stephanorhinus etruscus*, *Eucladoceros*, *Libralces*, *Gazellospira*, *Paracamelus*. Получают широкое распространение *Homotherium crenatidens* и *Megantereon cultridens*. Появляются полевки *Clethrionomys*, крупные *Canis*, барсуки *Meles*. Исчезают *Parameles*, *Sus minor*, а *Agriotherium* и *Procapreolus* сохраняются только в Южной Азии (Вислобокова и др., 1993; Vislobokova et al., 2001). *Anancus* и *Palaeotragus* сохраняются преимущественно в более гумидных условиях Причерноморья. Из гиппарионов выживают немногочисленные обитатели интразональных биотопов — *Hipparion moriturum* в Средиземноморье и Европе и *Proboscidihipparion* в Центральной Азии. Исчезает целый ряд теплолюбивых обитателей влажных и лесных биоценозов — гребнезубых мастодонтов, тапиров, бегемотов. В западной части Палеарктики произошла трансформация на уровне видов и подвидов в целом ряде филогенетических линий: *Miomys polonicus* — *M. pliocaenicus*, *Ursus minimus* — *U. etruscus*, *Croizetoceros ramosus ramosus* — *C. ramosus medius* и *C. ramosus pueblensis* и т. д. (Heintz et al., 1974; Mein, 1990; Вислобокова и др., 1990). В Западной Европе фауны такого облика объединяются в Saint Vallier Faunal Unit. В этот период заметно усилились различия между фаунами западной и восточной частями Европы. Для биоценозов Восточной Европы, расположенных на стыке палеозоогеографических подобластей, характерно сочетание европейских и центральноазиатских элементов (см. гл. 7); здесь появляются эласмотерии *Elasmotherium*, мелкие формы верблюдов *Paracamelus*, лоси *Libralces*. На этой территории сохраняются олени рода *Arvernoceros*.

Для Азии, кроме появления *Elasmotherium* и *Libralces*, характерно появление разнообразных *Canis*, крупной *Pliocrocota licenti*, *Stephanorhinus etruscus*, *Coelodonta*, *Elaphurus*, *Sinomegaceros* и уменьшение количества архидискодонтных слонов (Вислобокова, 1990; Torre et al., 1992; Qiu, Qiu, 1995).

Внутри зоны MN 17 предлагается выделять две фазы, которые различаются соотношением архаичных форм и типичных представителей данной зоны, а также «лесных» и «степных» элементов фауны (Heintz et al., 1974; Spassov, 1997). В фаунах Рокканейры, Пардин (Франция), Вилларои (Испания), которые помещаются в начало зоны MN 17, еще ярко выражено сходство состава с предшествующим этапом. Оно проявляется в малочисленности архидискодонтных слонов и однопалых лошадей *Equus* cf. *stenonis*. В это время в Европе становятся обычными зукладоцеросы, лептобосы, газеллоспиры, местами продолжают существовать обитатели открытых пространств — *Hipparion crusafonti* (Бут, 1972; Eisenmann, Brunet, 1973; Heintz et al., 1974; Mein, 1990).

В Средней Азии к данной стадии можно отнести фауну из Кайраккум (Узбекистан) с примитивным *Archidiskodon meridionalis* ssp., *Elasmotherium* cf. *chaprovicum*, *Stephanorhinus* sp., *Acinonyx* sp., *Eucladoceros* sp. Это местонахождение приурочено к инверсии Гаусс/Матюяма (Vislobokova et al., 1995; Sotnikova et al., 1997). Возможно, время существования куруксайского комплекса (Таджикистан) также соответствует началу MN 17 (Биостратиграфия..., 1988).

Следующая стадия развития евразийских фаун представлена типичными средневиллафранкскими фаунами Saint Vallier Faunal Unit. Для этих сообществ обычны архидискодонтные слоны с примитивными характеристиками зубной системы. Гиппарионы, традиционно считающиеся обитателями открытых ландшафтов, повсеместно вытесняются многочисленными однопалыми лошадьми.

Происходит радиация крупных оленей *Eucladoceros*. В этой фауне сочетаются жители открытых пространств и животные, занимающие лесостепные биоценозы. Типичным западноевропейским местонахождением этого уровня — Сен-Валье из Франции. В общем, возраст костеносных слоев этого местонахождения оценивается в пределах 2,0–2,35 млн лет (Debard et al., 1994) и 1,95–2,58 (Sen, 2004). Однако выделяется два основных горизонта LD2 и LD3, несколько различающихся по фаунистическому составу. Абсолютный возраст более молодого верхнего слоя LD3 оценивается по комплексу данных в 2,0 млн л. н. (Guerin et al., 2004).

При дифференциации фаун среднего и начала позднего виллафранка в основном используются критерии определения степени эволюционного развития таких родов как *Archidiskodon*, *Equus*, *Eucladoceros*, *Cervus* (*Rusa*), *Croizetoceros*, *Pseudodama*, *Leptobos* и некоторых других. При использовании этого подхода возникает трудность детальной стратификации и корреляции фаун, связанная с фрагментарностью костных остатков и невозможностью их точного определения. Недостаточность определений костных остатков, которые часто «механически» относятся к общепринятому виллафранкскому виду, сказывается на детальности сопоставления. Это такие таксоны как *Enhydriactis ardea*, *Archidiskodon meridionalis*, *Anancus arvernensis*, *Equus stenonis*, *Gazellospira torticornis*, *Gazella borbonica*, *Stephanorhinus etruscus*, *Leptobos etruscus* и др. Не всеми авторами принимается подвидовое разнообразие *Anancus arvernensis* и *Archidiskodon meridionalis*. Недостаточно ясны объем, время появления и распространение некоторых руководящих форм виллафранка, например *Stephanorhinus etruscus*, *Equus major*. Кроме того, при наличии ограниченного ископаемого материала наблюдается перекрытие отдельных параметров.

Руководящими формами средневиллафранкских фаун Западной Европы являются *Viretailurus schaubi*, *Equus stenonis vireti*, *Stephanorhinus etruscus*, архаичный “*Mammuthus*” *meridionalis*, *Cervus philisi valliensis*, *Eucladoceros senesensis vireti*, *E. falconeri*, *Croizetoceros ramosus medius*, *Gallagoral meneghini*, *Leptobos elatus merlai* (Mein, 1990; Вислобокова, 1990; Duvernois, 1992; Torre et al., 1992). Таким критериям соответствуют местонахождения: Франции — Сен-Валье, Ле Купэ (абсолютный возраст >1,97 млн лет по Бут, 1972), Испании — Пуэбло де Вальверде, Югославии — Сандаля 1, Задар-Архипелс, Греции — Волак, Дафнеро, Сескло и Болгарии — Варшетс (Heintz et al., 1974; Malez, 1986; Aguirre, Morales, 1990; Вангенгейм, Певзнер, 1991; Spassov, 1997; Koufos, Kostopoulos, 1997a; Koufos, 2001; Athanassiou, 2001).

При рассмотрении ориктоценозов ханровского комплекса в качестве аналогов фаун Saint Vallier Faunal Unit обращается внимание на присутствие *Archidiskodon meridionalis gromovi*, *Equus* (*Allohippus*) (*E. (A.) livenzovensis*), *Elasmotherium* cf. *chaprovicum*, *Paracamelus alutensis*, *Eucladoceros* sp. Фауны этого типа на территории юга Восточной Европы известны из нескольких местонахождений: Ханры, Ливенцовка, Морская, Воловая балка (Приазовье), Валея Роскай, Ла Пьетрис, Валея Грюнцанулу (Румыния) (Radulesco, Samson, 1990, 2001), фауна из IX террасы Днестра около с. Фарладаны, Этулия-3 (Молдавия), Черевичное (Слоновая Балка), Котловина-3 (Северо-Западное Причерноморье), Кушкун, Сабля, Моздок (Северный Кавказ) (Константинова, 1967; Лебедева, 1972; Алексеева, 1977а), Саблинское (Ставропольский край; Швырева, 1995).

Синхронными азиатскими местонахождениями являются Юкари-Зогютону, Сарикол Тэпе (Турция), Адырган (Текеская впадина, Казахстан), Копалы (ниж-

ний горизонт), Подпуск-Лебяжье (Юго-Западная Сибирь), Зельфи, Карамайдан, Обигарм, Тутак (Южный Таджикистан), Лонгдан (Ганьсу) и Ксиашагоу (Нихэвань, Китай) (Зикенберг, Тобиен, 1977; Кожамкулова, 1981; Vislobokova et al., 1995; Qiu, Qiu, 1995; Sotnikova et al., 1997; Kostopoulos, Sen, 1999; Vislobokova et al., 2001; Qiu et al., 2004).

Следующая стадия развития виллафранкских фаун — Senese Faunal Unit. Фаунистические сообщества начала позднего виллафранка характеризуются широким распространением в Западной Европе *Stephanorhinus etruscus*, *Equus stenonis senezensis*, *Eucladoceros senezensis senezensis*, *Sus strozzi*, *Megalovis*, *Leptobos etruscus*, *L. furtivus*, *Cervus ramosus minor*, *C. philisi philisi*, *Libralces gallicus* и множества бовид. Уменьшается количество газелей и *Anancus*. Кроме Сенеза (Франция) к этой стадии относятся: Шилак, Франция (1,85–2 млн лет по Azzaroli, 1983; Boeuf, 1990), Коста Сан Джакомо, Италия (Rook, Torre, 1996), Стримица и Сандалья-1 из Югославии (Malez, 1986).

В Восточной Европе аналогами сенезской фауны являются, вероятно, фауны псекупского типа (Алексеева, 1977а, б; Александрова, 1977; Вангенгейм и др., 1990; Bajgusheva et al., 2001). Кроме стратотипических местонахождений этого комплекса, обнаруженных в обнажениях р. Псекупс около станций Бакинская и Саратовская, к этому этапу можно отнести ориктоценоз из Большой Камышевахы (Северное Причерноморье). Основным критерием их выделения является присутствие *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, *Stephanorhinus* cf. *etruscus*, *Equus* (A.) cf. *major*, *Eucladoceros orientalis*, *E.* cf. *senezensis*, *Pseudodama nestii*. В это время продолжают существовать мастодонты *Anancus*, верблюды *Paracamelus alutensis*. Впервые появляются *Bison*.

Стадия Olivola Faunal Unit в Западной Европе характеризуется находками *Canis etruscus*, *Equus stenonis stenonis*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Panthera gomaszoeensis*, которые появляются в конце виллафранка. В сообществах этого типа встречаются самые последние представители *Nyctereutes megamastoides*. Наиболее известные фауны этого уровня — Вал ди Марга, Пирро Норд (Италия), Касабланка 1 (Испания), Эрпфинген (Германия), Тегелен (Нидерланды), Сливница (Югославия), Геракароу 1 (Греция) и др. (Lehmann, 1957; Soto, Morales, 1985; Malez, 1986; De Giuli et al., 1990; Aguirre, Morales, 1990; Torre et al., 1992, 2001; Bajgusheva et al., 2001; Koufos, 2001).

В Восточной Европе и в Закавказье аналогами этой фазы можно считать местонахождения Ла Сеци, Тетою-2, Милкову дин Вале, Прунду (Румыния), Дманиси (Грузия, абсолютная датировка 1,8 млн лет по Vekua, 1995), Палан-Тюкан (Азербайджан), а в Азии — Камышлы (Турция), Копалы (средний уровень, Южный Казахстан) (Зикенберг, Тобиен, 1977; Саблин, 1990; Radulesco, Samson, 2001; Сотникова, Саблин, 1993; Sotnikova et al., 1997).

Начало Tasso Faunal Unit характеризуется появлением в Западной Европе *Canis arnensis*, *C. (Xenocyon) falconeri*, а также *Equus stehlini*, *Hippopotamus antiquus* и *Praegovibos* (Torre et al., 1992). Эту стадию виллафранка представляют фауны из местонахождений Иль Тассо, Верхнее Вальдарно (Италия), Ливакос, Капетаниос из Греции (Heintz et al., 1974; Torre et al., 1992; Koufos et al., 1997а; Koufos, 2001).

Анализ хангровского комплекса показал (см. раздел 6.1), что ее основное ядро имеет наибольшее сходство со средневиллафранкскими фаунами (рис. 73). Учитывая биостратиграфические характеристики сообщества и палеомагнитные

данные ханровских слоев, интервал существования ханровского комплекса млекопитающих определяется в пределах 2,6–2,2 млн л. н. и совпадает с временными рамками среднего виллафранка и большей части зоны MN 17.

Принимая во внимание сходство мегафауны из ханровских слоев Приазовья с фаунами Западной Европы стадии Сен-Валье и отличия от таковых начала среднего виллафранка (уровня Рокка Нейры), предполагается, что время формирования ханровского ориктоценоза мегафауны охватывало большую часть этого временного отрезка, не включая лишь самые низы среднего виллафранка.

ГЛАВА 7. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХАПРОВСКОЙ ФАУНЫ

Анализ палеозоогеографической структуры хапровской фауны свидетельствует о ее некотором своеобразии. Пути проникновения разных групп животных на территорию Приазовья и Причерноморья были различны.

Большая часть хищных млекопитающих (*Nyctereutes*, *Pannonyctis*, *Pliocrocota*, *Acinonyx*, *Homotherium*, *Lynx*), известных из хапровских слоев, имеют широкое распространение в пределах Евразии и Северной Африки, начиная с раннего виллафранка. *Pliocrocota perrieri* известна из большинства позднеплиоценовых местонахождений Евразии и Северной Африки, приуроченных к полосе степных и лесостепных сообществ. В хапровском комплексе фиксируется одно из первых появлений *Pachycrocota brevirostris*. Существует мнение об африканском происхождении этой гиены, поскольку там первые находки подобных форм отмечаются на уровне 3,0 млн л. н. (Сотникова, 1989; Torre et al., 1992). Имеются сведения о находках крупных форм гиен в позднеплиоценовых местонахождениях Китая (*P. licenti*), Индии (*P. brevirostris*) и Казахстана (Кожамкулова, 1981; Torre et al., 1992).

Род *Nyctereutes* известен на протяжении всего виллафранка из многих местонахождений от Испании до Китая, а также в Северной Африке. Предполагается, что он имеет западноевропейское происхождение (Morales, Aguirre, 1976; Биостратиграфия..., 1988; Сотникова, 1989).

Находки в хапровском аллювии остатков *Canis* являются наиболее древними для Европы и свидетельствуют о наличии связей с Азией. Койото- и волкоподобные собаки являются типичными формами поздневиллафранкских фаун Европы, а их азиатское происхождение в настоящее время не вызывает сомнения. В Азии они известны из ряда ранне- и средневиллафранкских местонахождений.

Ареал каракалоподобной рыси *Lynx issiodorensis* на протяжении нижнего-позднего виллафранка был очень широким и захватывал Западную Европу, Средиземноморье и Среднюю Азию. В Центральной Азии ее аналогом является плиоценовая *L. shansius*.

Гепарды *Acinonyx* были характерны для виллафранка Европы. *A. pardinensis* известен из куруксайской фауны Таджикистана (Сотникова, 1989). Близкие формы известны из позднего плиоцена Центральной Азии (Китай) — *A. pleistoceneus*, и Африки (Марокко) — *A. aicha* (Geraads, 1997).

Находки остатков рода *Homotherium*, имевшего в виллафранке голарктический ареал, происходят из многих местонахождений Евразии, Африки и Северной Америки. Не исключено, что центром происхождения гомотериев был африканский континент.

С территории Восточной Европы известны одни из самых архаичных архидискодонтных слонов — *Archidiskodon meridionalis rumanus* (Румыния), *A. m. cf. gromovi* из Кушкуну, Сабли, Моздока, Грозного, *A. m. gromovi* из Приазовья. В одновозрастных местонахождениях западной части Европы, Средней Азии и Казахстане находки архидискодонтных слонов немногочисленны. В Западной

Европе эти слоны становятся многочисленными в позднем виллафранке на уровне *A. m. meridionalis*. В позднем плиоцене Центральной Азии эти слоны довольно редки (Qiu, Qiu, 1995). Возможно, проникновение этой линии слонов, происхождение которых связывают с африканским континентом, произошло через территорию Закавказья (Алексеева, 1973). Проникновению *Archidiskodon* из Африки через Юго-Западную Европу (Maglio, 1973) противоречит разница между виллафракскими фаунами западной части Северной Африки и Южной Европы (Arambourg, 1979; Geraads, 1997; Geraads, Amani, 1998).

Поздние формы гиппарионов с тонкой сильноскладчатой эмалью обнаружены преимущественно в Средиземноморье и сопредельных территориях (Хапры, Шихово, Кишланг). Многочисленные в плиоцене *Hipparion* и *Anancus* были типичными обитателями лесостепной зоны Евразии. К концу плиоцена они, по-видимому, сохраняются только в пределах ограниченных ареалов преимущественно в западной части Палеарктики.

Жирафы рода *Palaeotragus* с конца миоцена до конца плиоцена были характерны для территории северного и восточного Средиземноморья, а также Средней и Центральной Азии (Година, 1979; Биостратиграфия..., 1988). Однако представители подрода *Yutorlovia* на протяжении почти всего плиоцена имели в основном азиатское распространение. В раннем плиоцене представители этого подрода обитали на территории Забайкалья, Западной Монголии, Казахстана, Турции. К концу плиоцена ареал этого подрода существенно сокращается. Из позднелиоценовых местонахождений *Palaeotragus* (*Yutorlovia*) известен только из Приазовья и, возможно, Турции (Зикенберг, Тобиен, 1977; Година, 1979; Година, Байгушева, 1985).

Лошади подрода *Allohippus* были характерны для всех открытых ландшафтов Евразии и Северной Африки в позднем плиоцене. Однако находки остатков типичных стеноновых лошадей приурочены преимущественно к верхнелиоценовым отложениям Средиземноморья, Причерноморья и сопредельных территорий. Крупные представители стеноноподобных лошадей (группа *E. (A.) major* – *E. (A.) bressanus* – *E. (A.) robustus* – *E. (A.) livenzovenssis*) также известны, в основном, из европейских местонахождений виллафранка. Кроме того, крупная лошадь *E. robustus* указана из местонахождений «илийской фауны» Казахстана.

Наиболее древние находки эласмотериев приурочены к территориям открытых пространств Центральной, Средней Азии, а также Восточной Европы. С территории Западной Европы достоверных находок эласмотериев не известно.

В Европе в среднем и позднем виллафранке ареал *Sus stozzii* охватывал практически всю Европу, а также Восточное Средиземноморье (Израиль).

Крупные *Paracamelus* обычны в позднелиоценовых местонахождениях Центральной, Средней, Передней Азии, Ближнего Востока, Восточной Европы и не известны из Западной Европы. Мелкие *Paracamelus* характерны только для позднего плиоцена — раннего плейстоцена северного Причерноморья (Молдавия, Румыния, Причерноморье) и рассматриваются нами как эндемичная форма.

Состав оленей хапровского комплекса, представленный многочисленными *Eucladoceros*, *Arvernoceros*, *Cervus* (*Rusa*), является типичным для виллафранкских фаун Европы. Здесь отсутствуют олени, тяготеющие к восточной части Палеарктики — *Sinomegaceros*, *Elaphurus*, *Axis*. Ареал *Eucladoceros* в позднем плиоцене — раннем плейстоцене охватывал большую часть умеренной зоны Палеарктики,

но только один вид — *E. boulei*, известен из Китая. Остальные виды, включая *E. dicranios*, известны из европейских местонахождений (Вислобокова, 1990). Остатки *Arvernoceros* обнаружены в немногочисленных ориктоценозах Западной и Восточной Европы. Причем наиболее древние находки этого рода приурочены к ранневиллафранкским местонахождениям как Западной Европы (Виалетт, Виллароя, Этуэр) — *A. ardei*, так и Восточной (Квабеби) — *Arvernoceros* sp. Поздние формы известны в Восточной Европе — из Приазовья, Молдавии и Закавказья, а также Греции. *Cervus (Rusa)* в вилафранке также имел широкое распространение в Евразии, но большинство видов обитало именно в европейской части Палеарктики. Большая часть находок *Libralces gallicus* известна из раннего плейстоцена Западной Европы (Lister, 1993b). Наиболее древние находки либральцесов происходят из Восточной Европы (Ливенцовка) и Таджикистана (Наврухо). Возможно, центром формирования *Libralces* является территория Центральной Азии (Забайкалье) (Vislobokova et al., 1995).

Антилопы в хапровском комплексе представлены формами, характерными для всей Евразии. *Gazellospira*, имела, скорее всего, центральноазиатское происхождение (Дмитриева, 1977; Sotnikova et al., 1997). *Gazellospira* хапровского комплекса сходна с *G. gromovae* из Передней и Средней Азии (Турция, Таджикистан). Газели, морфологически сходные с современным джейраном, были широко распространены в позднем плиоцене Азии (Дмитриева, 1977). Для Европы в позднем плиоцене была характерна *Gazella borbonica*.

Страусы в позднем плиоцене были распространены на всей территории восточной части Палеарктики и Восточной Европы (Причерноморье) (Бурчак-Абрамович, 19536). Для Средиземноморья, Причерноморья, Закавказья и Турции характерны находки «эпиорнитойдной» скорлупы яиц страусов (см. гл. 6). Это дает основание предполагать, что на этой территории обитал таксон страусов, отличный от азиатских форм (Михайлов, Курочкин, 1988).

Таким образом, внутри хапровского териокомплекса можно выделить несколько зоогеографических группировок. Первая из них представлена формами, имеющими широкое распространение в пределах Палеарктики в позднем плиоцене: *Nyctereutes*, *Pannonictis*, *Pliocrocota*, *Homotherium*, *Acinonyx*, *Lynx*, *Anancus*, *Equus (Allohippus)*, *Stephanorhinus*, *Gazella*, *Cervus (Rusa)*, *Eucladoceros*.

Вторая группа объединяет формы, ареалы которых в среднем вилафранке приурочены к западной части Палеарктики, и в первую очередь, к области Средиземноморья: *Archidiskodon*, поздние *Hipparion*, крупные *Equus (Allohippus)*, *Sus strozii*, *Arvernoceros*, *Palaeotragus (Yutorlovica)*.

Следующая группа включает формы, ареалы которых связаны в большей степени с азиатской частью Палеарктики: *Elasmotherium*, крупный *Paracamelus*, *Gazellospira*, *Libralces*.

Учитывая особенности фаунистических сообществ плио-плейстоцена юга Восточной Европы, данную территорию можно выделить в качестве Причерноморской провинции (=Восточно-Европейская по Вангенгейм, Певзнер, 1991) Европееко-Сибирской палеозоогеографической подобласти (рис. 74). Территориальная близость, находки сходных вилафранкских форм (*Struthio*, *Archidiskodon*, *Equus (Allohippus)*, *Hipparion*, *Paracamelus*, *Sus*, *Eucladoceros*, *Leptobos*) и сходство климатических условий позволяют относить к этой провинции южную часть европейской части современной России, Украины, открытые пространства

Молдавии, Румынии и южного Причерноморья (Зикенберг, Тобиен, 1977; Алексеева, 1977а; Kostopoulos, Sen, 1999; Титов, 2002).

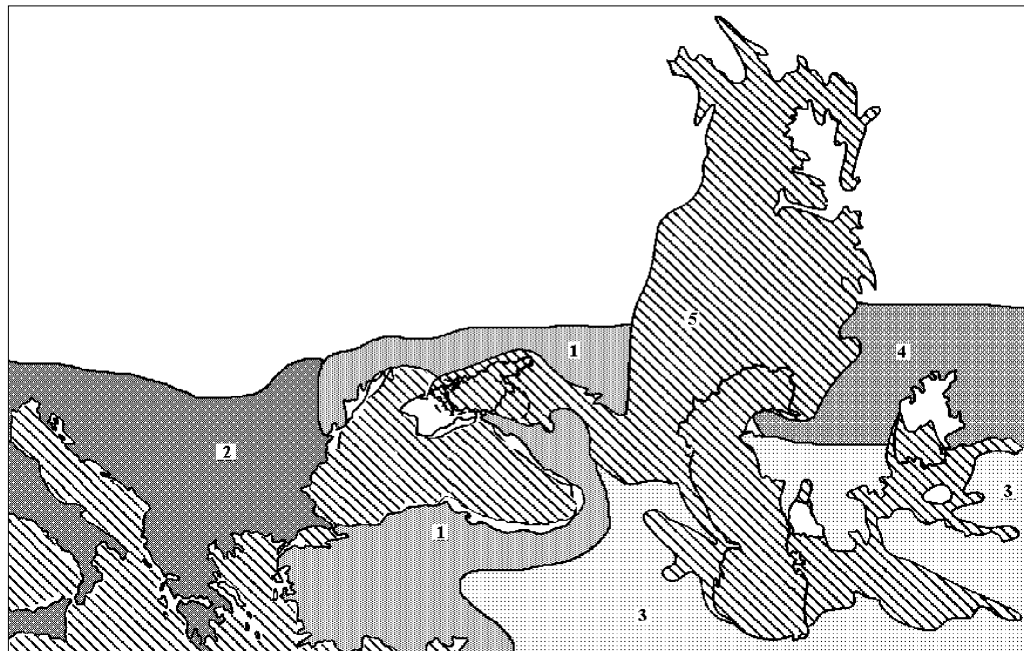


Рис. 74. Схема палеозоогеографического районирования территории Восточной Европы и сопредельных территорий в позднем плиоцене. 1 — Причерноморская провинция (Европейско-Сибирская подобласть); 2 — Средиземноморская подобласть (Северо-Средиземноморская провинция); 3 — Восточно-Средиземноморская провинция (Средиземноморская подобласть; по Невесской и др., 19876; Вангенгейм, Певзнер, 1991); 4 — Западно-Сибирская провинция (Европейско-Сибирская подобласть; по Вангенгейм, Певзнер, 1991); 5 — акватории Куяльницкого и Акчагыльского морей во время максимальной акчагыльской трансгрессии (по Данукаловой, 1996)

Fig. 74. The scheme of paleozoogeological zoning of the territory of Eastern Europe and neighboring territories in Late Pliocene. 1 — Black Sea province (European-Siberian subarea); 2 — Mediterranean subarea (Northern Mediterranean province); 3 — Eastern Mediterranean province (Mediterranean subarea; by Nevesskaya et al., 19876; Vangengeim, Pevzner, 1991); 4 — Western Siberian province (European Siberian subarea; by Vangengeim, Pevzner, 1991); 5 — the area of water of Kujalnik and Akchagyl seas at the time of maximal Akchagyl transgression (by Danukalova, 1996)

Обилие архидискодонтных слонов, присутствие крупного паракамельюса, эламотериев, наличие двух видов лошадей объединяет фауны Приазовья и Причерноморья с позднелиоценовыми фаунами Казахстана (Актогай) и Западной Сибири (Подпуск-Лебяжье), относимые к Западно-Сибирской провинции Европейско-Сибирской подобласти (Кожамкулова, 1981; Коченов, Кожамкулова, 1988; Vislobokova, 1996). Однако характерной особенностью причерноморской фауны является присутствие мелкого верблюда *P. alutensis*. В Приазовье присутствуют *Palaeotrager* (*Yurorovia*), которые были распространены в Казахстане (Павлодар, Калмакпай) преимущественно в конце миоцена (Година, 1979). На основании особенностей состава и эволюционного уровня развития мелких мле-

копитающих фаун хапровского типа, территория от западного Причерноморья до юго-востока Казахстана выделяется в Причерноморско-Казахстанскую провинцию (Топачевский и др., 1987, 1989). По сравнению с синхронной Центрально-Восточноевропейской палеозоогеографической провинцией в мимомисновилланийных фаунистических группировках грызунов Причерноморья и юго-восточного Казахстана преобладали *Villanyia* (= *Borsodia*), здесь также наблюдалось разнообразие сусликов и тушканчиков. В составе хапровского комплекса присутствует трехпалый тушканчик *Plioscirotopoda* sp., представители этого рода известны только с территории Причерноморья, Приазовья, Северного Казахстана и Западной Сибири (Tesakov, 2001; Зажигин, Лопатин, 2001).

Возможно, что некоторые формы животных открытых пространств Причерноморья и Казахстана вплоть до начала позднего плиоцена образовывали единый ареал. Однако трансгрессия акчагыльского бассейна, вероятно, разорвала ареалы этих животных. Известно, что северные берега Паратетиса в позднем плиоцене достигали 57° с. ш. (Невесская и др., 1987а). Можно сказать, что на фоне сходного состава животных Евразийской степной подобласти в хапровской фауне присутствовало большее количество обитателей лесостепей и влажных прибрежных лесов, что свидетельствует о меньшей степени аридизации рассматриваемого региона по сравнению с Азией. Наличие в хапровской фауне азиатских форм, имеющих довольно широкое распространение в пределах Азии и Восточной Европы, обусловлено исторической связью Приазовья с Передне- и Среднеазиатскими регионами, а также с территорией Казахстана.

По сравнению с фаунами Восточно-Средиземноморской палеозоогеографической провинции Средиземноморской подобласти, включающей территории Передней Азии и Таджикистана (Биостратиграфия..., 1988; Вангенгейм, Певзнер, 1991), в хапровском комплексе присутствует меньше азиатских таксонов. Обычные для позднего плиоцена Средней и Центральной Азии *Sinomegaceros*, *Elaphurus*, *Axis*, *Antilospira* с территории Восточной Европы не известны. От позднеплиоценовых животных сообществ Средней Азии и Таджикистана фауну Приазовья отличают иные формы жирафа (отсутствует *Sivatherium*), наличие мелкого верблюда *Paracamelus alutensis*, свиньи *Sus stozzii*, а также высокая численность *Archidiskodon* и разные виды эквид.

От средневиллафранкских фаун Средиземноморской подобласти одновозрастные фауны Причерноморья, при значительном сходстве, отличаются наличием *Paracamelus*, *Elasmotherium* и *Struthio*.

Формирование евроазиатских сообществ в значительной мере определялось связями с Африканским континентом. Однако позднеплиоценовая фауна Приазовья и Причерноморья, при наличии ряда общих форм, имеет ряд существенных отличий от синхронных африканских. Существование сухопутных «мостов» между Африкой и Евразией в довиллафранкское и ранневиллафранкское время подтверждается проникновением с Африканского континента на территорию Закавказья, Таджикистана, Китая даманов, а буторчатоzubых мастодонтов и трубкаzubов в кавказский регион (Верещагин, 1959; Алексеева, 1977а; Дуброво, 1978). В это же время на территорию Африки проникли свинообразные, эквиды, различные половогие, в частности, антилопы.

В виллафранке Африка и Евразия также контактировали, но, вероятно, только через Переднюю Азию, поскольку теряется очевидная связь с Южной Евро-

пой посредством возникновения Гибралтарского пролива. Подтверждением этому являются довольно значительные различия виллафранкских фаун Северной Африки (Марокко, Тунис и Алжира) и Западной и Южной Европы (Алексеева, 1977а; Geraads, 1997; Geraads, Amani, 1998). По мнению К. Арамбура (Arambourg, 1979), благодаря значительной изолированности Северной Африки для африканских фаун характерно существенно эндемичное развитие. Связь с Азией, по всей видимости, осуществлялась «через арабо-палестинский коридор». Таким путем в Африку попали *Ursus*, *Equus*, *Sus*, *Camelus*, *Cervus*. Различия между фаунами Северной Африки и остальной территории Присредиземноморья проявляются на уровне видов и даже родов. Ряд форм, характерных для позднего плиоцена Африки, отсутствуют в Евразии.

Для средневиллафранкского местонахождения Касабланка (Марокко), датируемого 2,5 млн л., характерны формы, в значительной мере отличающиеся от таковых из Приазовья: *Herpestes abdelalii*, *Ichneumia nims*, *Viverra leakeyi*, *Genetta* sp., *Crocota dbaa*, *Pliocrocota perrieri latidens*, *Hyaenictitherium barbarum*, *Chasmaportethes nitidula darelbeidae*, *Acinonyx aicha*, *Panthera pardus*, *Panthera* aff. *leo*, *Lynx* sp., *Felis* cf. *silvestris*, *Homotherium* sp., *Nyctereutes abdeslami*, *Canis* aff. *aureus*, *Vulpes* aff. *rueppelli*, *Prepocilogale* cf. *bolti*, *Pociclictis libyca minor*, *Mellivora* cf. *capensis*, *Lutra fatimazohrae*, *Ursus* cf. *etruscus*, *Alachtherium africanum*, *Anancus* sp., *Elephas* sp., *Cerathotherium* cf. *mauritanicum*, *Hipparion* cf. *libycum*, *Koplochoerus phacochoerus*, *Camelus* sp., *Sivatherium maurusium*, *Tragelaphus* sp., *Pelorvis* aff. *praeaffricanus*, *Parmularius* sp., *Beatragus antiquus remotus*, *Gazella thomasi*, *Gazella* (*Deprezia*) *psolea*, *Kobus ellipsiprymnus* и др. (Geraads, 1997; Geraads, Amani, 1998). Из других средневиллафранкских местонахождений Марокко, Туниса и Алжира известны *Anancus* cf. *osiris*, “*Archidiskodon*” *africanus*, *Styllohipparion* cf. *libycum*, *Omochoerus phacochoerus*, *Sivatherium* sp., *Giraffa pomeli*, *Libytherium maurisium* (Алексеева, 1977а; Arambourg, 1979). Такой состав может свидетельствовать о том, что северная Африка к позднему плиоцену имела значительную изоляцию от Евразийского континента. Наличие в позднеплиоценовой фауне Африки форм, сходных с современными *Panthera pardus* (L.), *Panthera* aff. *leo*, *Gazella thomasi*, говорит о том, что Африканский континент с этого времени не подвергался значительной экспансии со стороны фауны Евразии. По мнению Алексеевой (1977а), во время «поствиллафранкской фаунистической инвазии» на территорию Африки проникли немногие формы — *Mammuthus trogontherii*, *Stephanorhinus kirchbergensis*.

Таким образом, вырисовывается следующая картина развития евразийских фаун. Начиная с миоцена и в течение большей части плиоцена на территории Палеарктики существовала область открытых пространств, включавшая Евроазиатскую степную, а также Средиземноморскую, Восточно- и Западноафриканскую палеозоогеографические подобласти Палеарктики (Верещагин, 1959; Невеская и др., 1987а). В нее входили обширные территории Центральной, Средней, Передней Азии, южной части территории современного Казахстана, Восточной, Центральной, Южной и Западной Европы, а также северная часть Африканского континента. Здесь господствовала гиппарионовая, а затем и «постгиппарионовая» фауна, представленная обитателями саванноподобных ландшафтов — бугорчатозубыми мастодонтами, гиппарионами, носорогами, жирафами, верблюдами, антилопами, трубкозубами, пищухами и представителями гумидных и лесных

биотопов — соями, белками, медведями, свиньями, гребнезубыми мастодонтами, обезьянами и тапирами.

В последующем, по мере усиления похолодания и остепнения, произошла существенная перестройка биоценозов южной части Палеарктики. Как известно, на начало позднего плиоцена (около 2,6 млн л. н.) приходится максимум второй волны плиоценового глобального похолодания, сопровождавшегося аридизацией в области евразийских ландшафтов открытого типа (Борзенкова, 1992). Именно с этого времени можно говорить о превращении «саванноподобных» евразийских ландшафтов в настоящие степные и лесостепные (Невесская и др., 1987б). В дальнейшем происходит постепенное прогрессирующее нарастание аридности климата. В течение позднего плиоцена выделяется несколько фаз климатических изменений, заключавшихся в чередовании кратковременных периодов потепления и увеличения влажности, сопровождавшихся сукцессией лесостепей, с периодами похолодания, приводивших к усилению аридности климата (Suc, 1984; Топачевский и др., 1987; Невесская и др., 1987б; Зубаков, 1990; Борзенкова, 1992). Однако, по всей видимости, такие колебания не играли существенной роли в общем изменении мегафауны южной части Палеарктики. Общий состав крупных животных Европы и Азии свидетельствует о постоянном увеличении количества животных, приспособленных к обитанию на обширных открытых пространствах степного типа и усилении приспособительных черт в отдельных филогенетических линиях. Аридизация, сопровождавшаяся увеличением количества копытных и, соответственно, усилением пресса травоядных на саванноподобные экосистемы, привела к существенному расширению открытых пространств (Пучков, 1989).

Однако изменение климата и связанное с ним преобразование фаун происходили неравномерно. В ранее единой области открытых ландшафтов, простиравшейся от Центральной Азии до севера Африки, возникли две области с принципиально различными влажностными и температурными характеристиками сезонности. К первой относились территории Средиземноморья и Африки (субтропическая область), ко второй — евразийские степи (бореальная область). Для последних было характерно резкое падение зимних температур, приводившее к сокращению вегетационного периода и изменению продуктивности экосистемы. В позднем плиоцене климатические изменения в сторону аридизации постепенно возрастали в направлении с востока на запад (Невесская и др., 1987б).

В пределах евразийских степей на фоне остепнения происходило вытеснение типичных саванных форм — жираф, уменьшалось количество слонов и гиппарионов. На их место приходит степная фауна, в которой возрастает разнообразие непарнокопытных — *Stephanorhinus*, *Coelodonta*, *Elasmotherium*, *Equus*, получают распространение крупные олени — *Eucladoceros*, *Elaphurus*, *Cervus* и др., появляются *Leptobos* и *Bison*.

В силу эколого-географических особенностей ландшафты Западной Палеарктики были более консервативны, чем в Восточной. Это обеспечило переживание на данной территории некоторых архаичных форм, предпочитающих более гумидные условия. Этих животных можно рассматривать в качестве «реликтов» русильонских фаун, которые в конце плиоцена сохранились, в основном, в лесостепной зоне Западной Палеарктики. Присутствие подобных «постгиппарионовых» элементов наблюдается и в сообществах современных африканских саванн. Однако основное ядро хапровской фауны состоит из типичных виллафранкских

форм, предпочитающих более открытые пространства: *Lynx*, *Archidiskodon*, *Equus* (*Allohippus*), *Eucladoceros*, *Libralces*, *Gazellospira* и др. Открытые ландшафты Восточной Европы, с одной стороны, и остальной территории Средиземноморской подобласти, с другой, в позднем плиоцене существенно отличались по климатическим параметрам. Это подтверждается наличием в Причерноморье страусов, верблюдов и эласмотериев.

Территория открытых ландшафтов Северного Причерноморья соприкасалась с границей смешанных лесов, которая в конце плиоцена — начале плейстоцена находилась примерно в районе нижнего течения Дона и Днепра (Гричук, 1952). Область открытых пространств имела примерно те же широтные границы, что и в настоящее время. Для бассейнов верхних течений Днепра, Днестра, Дона были характерны лесостепные и лесные ландшафты (Красненков, 1985; Тесаков, 1993). На основании отличий от иных средневиллафранкских фаунистических сообществ Средиземноморья, границы данной аридной зоны проводятся несколько западнее одесского Причерноморья (Топачевский, Несин, 1989). На востоке ареал данного сообщества ограничивался побережьем Акчагыльского бассейна, а на юге доходил до Северного Предкавказья.

ВЫВОДЫ

Хапровский ориктоценоз приурочен к отложениям позднеплиоценового палео-Дона. Аллювиальная толща, вскрываемая в обнажениях и карьерах вдоль северного берега Таганрогского залива Азовского моря и правого берега нижнего Дона, была сформирована в течение одного седиментационного цикла. Основная масса костных остатков животных из Хапровского и Ливенцовского карьеров приурочена к нижним слоям русловой фации хапровской толщи. Анализ тафономических данных позволяет считать хапровский фаунистический комплекс хронологически единым.

В состав хапровского фаунистического комплекса включено 84 таксона позвоночных, из которых 33 — крупные млекопитающие. Данный список форм полностью не отражает состав крупных млекопитающих позднеплиоценового биоценоза Северо-Восточного Приазовья, так как в ориктоценозе недостаточно представлены мелкие полорогие, мелкие хищные и некоторые другие формы.

В состав хапровской фауны входит несколько таксонов, «омолаживающих» ее относительно западноевропейских аналогов (*Canis* sp., *Pachycrocuta brevirostris*, *Eucladoceros* sp.). В Западной Европе эти формы появляются позже — в терминальном плиоцене и в начале раннего плейстоцена. Это объясняется сходством условий обитания хапровской фауны и территориальной близостью с Азией, где подобные таксоны появляются уже в начале среднего виллафранка.

Структура хапровского ориктоценоза позволяет выявить своеобразие хапровского сообщества, заключающееся в сочетании обычных для позднего плиоцена всей Палеарктики форм (*Nyctereutes*, *Canis*, *Pannonictis*, *Pliocrocuta*, *Homotherium*, *Acinonyx*, *Lynx*, *Anancus*, *Equus* (*Allohippus*), *Gazella*, *Eucladoceros*), и эндемичной для Причерноморья формы мелкого верблюда *Paracamelus alutensis*. Географическое положение Приазовья обусловило существование на данной территории в течение позднего плиоцена наряду с азиатскими формами (*Elasmotherium*, крупными *Paracamelus*, *Gazellospira*, *Libralces*) животных, характерных преимущественно для территории Средиземноморья (*Archidiskodon*, *Hipparion*, крупные *Equus* (*Allohippus*), *Sus strozzii*, *Arvernoceros* sp.). Территория Приазовья, Северного Кавказа и Причерноморья в позднем плиоцене была частью открытых пространств Европейско-Сибирской палеозоогеографической подобласти и выделяется в качестве отдельной Причерноморской провинции. В целом, в позднеплиоценовой фауне Северо-Восточного Причерноморья преобладают фаунистические элементы, общие с территориями Средиземноморской палеозоогеографической подобласти, Юго-Западной Сибири и Казахстана.

В хапровском териокомплексе преобладают формы, обитавшие в открытых и полуоткрытых степях. Это является свидетельством того, что данное фаунистическое сообщество существовало в условиях климата с хорошо выраженным сухим сезоном. Отсутствие форм, приспособленных к ксерофильным местообитаниям, и обилие видов, характерных для лесостепных ландшафтов, позволяют

считать ближайшим (хотя и неполным) аналогом данной фауны сообщество животных современной африканской саванны.

Палеомагнитная характеристика вмещающих пород, общий состав фауны крупных и мелких млекопитающих, а также эволюционное развитие отдельных форм животных, позволяют сопоставить время существования хапровского фаунистического комплекса с доолдудейской частью эпохи Матуюма магнито-хронологической шкалы. Временной интервал распространения хапровского комплекса млекопитающих находится в интервале между 2,6–2,2 млн л. н., что совпадает с временными рамками среднего виллафранка и большей части зоны MN 17. Фауна крупных млекопитающих из хапровских слоев коррелируется с фаунами уровня Сен-Валье Западной Европы.

Благодарности. В процессе работы автор постоянно находил помощь со стороны ряда сотрудников ПИН РАН — А. К. Агаджаняна, И. А. Вислобоковой, Е. Л. Дмитриевой, И. А. Дуброво, Е. Н. Мащенко, Г. С. Раутиан, В. Б. Суханова, ГИН РАН — Э. А. Вангенгейм, А. Е. Додонова, П. А. Никольского, М. А. Певзнера, М. В. Сотниковой, А. С. Тесакова, ГГМ — В. И. Жегалло, Н. Г. Носковой, МГУ — Т. В. Кузнецовой, РОМК — И. Э. Лев, АМЗ — Г. И. Тимониной, ГГП «Южгеология» — А. В. Зайцева, Музея естественной истории Финляндии — А. Форстен, ТГПИ — В. П. Литвиненко, и многих других, за что им очень благодарен. Автор особо признателен В. С. Байгушевой за постоянные консультации и предоставление материалов своих сборов и А. В. Лопатину за помощь в работе над рукописью и критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А. К.* Мелкие млекопитающие Ливенцовского карьера // Разрез новейших отложений северо-восточного Приазовья. М.: Изд-во МГУ, 1976. С. 25–28.
- Агаджанян А. К.* Сбор и изучение остатков мелких млекопитающих // Комплексные биостратиграфические исследования. М.: Изд-во МГУ, 1987. С. 27–59.
- Агаджанян А. К., Ербаева М. А.* Поздне-кайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М.: Наука, 1983. 187 с.
- Александрова Л. П.* Сопоставление морских акчагыльских и куяльницких отложений с континентальными образованиями юга европейской части СССР по фауне мелких млекопитающих // Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода. М.: Наука, 1974. № 41. С. 171–173.
- Александрова Л. П.* Грызуны антропогена европейской части СССР. М.: Наука, 1976. 98 с.
- Александрова Л. П.* Находки остатков мелких млекопитающих в антропогеновых отложениях р. Пскупс // Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена. М.: Изд-во ГИН АН СССР, 1977. С. 5–11.
- Алексеева Л. И.* Верблюды из понтических отложений Крыма // Палеонтол. журн. 1959. № 3. С. 146–147.
- Алексеева Л. И.* Древнейшая фауна млекопитающих антропогена юга Европейской части СССР. К IV конгрессу INQUA, доклады советских геологов. М.: Изд-во ГИН АН СССР, 1961. С. 31–40.
- Алексеева Л. И.* Стратиграфический обзор хоботных эоплейстоцена юга европейской части СССР // Четвертичный период и его история. М.: Наука, 1965. С. 69–90.
- Алексеева Л. И.* Последовательность смены комплексов млекопитающих в антропогене Восточной Европы // Основные проблемы геологии антропогена Евразии. М.: Наука, 1969. С. 36–46.
- Алексеева Л. И.* Роль предвиллафранкского прохореза млекопитающих в формировании фауны раннего антропогена Восточной Европы и сопредельных областей // Стратиграфия, палеогеография и литогенез антропогена Евразии. М.: Изд-во ГИН АН СССР, 1973. С. 35–47.
- Алексеева Л. И.* Верблюды Северного Причерноморья и Предкавказья // Млекопитающие позднего кайнозоя юго-запада СССР. Кишинев: «Штиинца», 1974. С. 53–76.
- Алексеева Л. И.* Териофауна раннего антропогена Восточной Европы // Тр. Геол. ин-та. 1977а. Вып. 300. 214 с.
- Алексеева Л. И.* О фауне пскупского типа // Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена. К X Конгрессу INQUA. М., 1977б. С. 12–30.
- Алексеева Л. И.* Овернские мастодонты территории юга Восточной Европы // Континентальный верхний плиоцен черноморско-каспийской области. М.: Изд-во ГИН АН СССР, 1986. С. 59–68.
- Алексеева Л. И., Байгушева В. С.* Новые данные о винторогих антилопах территории юга Восточной Европы // Бюлл. ком. изуч. четвертич. периода. 1976. № 45. С. 109–112.

Алексеева Л. И., Гарутт В. Е. Новые данные об эволюции слонов рода *Archidiskodon* // Бюлл. ком по изуч. Четв. пер. 1965. № 30. С. 161–166.

Алексеева Л. И., Мотузко А. Н. Находка жирафы в хапровских песках Северного Приазовья // Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода. 1985. № 54. С. 109–111.

Ананова Е. Н. Палинологические данные к вопросу о происхождении степей на юге европейской равнины // Ботанич. журн. 1954. Т. 39. № 3. С. 343–356.

Ананова Е. Н. Палинологические данные об объеме четвертичного периода и его нижней границе // Тр. ком. по изуч. четв. периода. 1962. № 20. С. 67–84.

Аубекерова П. А. Новый вид мастодонта (*Anancus kazakhstanicus* Aubekerova) из местонахождения Есекарткан // Териология. Новосибирск: Наука, 1974а. Т. 2. С. 65–77.

Аубекерова П. А. Новый гигантский верблюд из плиоценовых отложений текесской впадины // Фауна и флора из мезокайнозоя Южного Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1974б. Т. 6. С. 74–82.

Байгушева В. С. Хапровская фауна Ливенцовского песчаного карьера (Ростовская область) // Бюлл. ком по изуч. четв. пер. 1964. № 29. С. 44–50.

Байгушева В. С. К вопросу о геологической и палеонтологической характеристике (по фауне млекопитающих опорных верхнеплиоценовых разрезов северо-восточного Приазовья // Тез. докл. 2-й научн. сессии Сев.-Кавказ. совета. Секция геол. 1965. Вып. 4. С. 53–55.

Байгушева В. С. Ископаемая терриофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье) // Материалы по фаунам антропогена СССР. Тр. ЗИН АН СССР. 1971. Т. 69. Вып. 49. С. 5–28.

Байгушева В. С. Ископаемые остатки крупных животных Ливенцовского карьера // Разрез новейших отложений северо-восточного Приазовья. М.: Изд-во МГУ, 1976. С. 25–27, 96–102.

Байгушева В. С. Крупная лошадь хапровского комплекса северо-восточного Приазовья // Изв. Сев.-Кавказ. научн. центра Высшей школы. Естеств. науки. 1978. Ч. 1. С. 98–102.

Байгушева В. С. К вопросу о происхождении лосей // Тез. докл. 3 съезда ВТО. М., 1982. Т. 1. С. 9–10.

Байгушева В. С. Поздненеогеновые и раннеантропогеновые фауны хоботных и копытных Приазовья, Ергеней и некоторые их коррелятивные связи с виллафранкскими фаунами Западной Европы // Антропоген Евразии. М.: Наука, 1984. С. 168–180.

Байгушева В. С. К истории мелких лошадей эоплейстоцена // 5 съезд ВТО АН СССР. М., 1990. Т. 1. С. 5–6.

Байгушева В. С. К строению черепа крупных оленей хапровского комплекса // Палеотериология. М.: Наука, 1994. С. 236–252.

Байгушева В. С., Титов В. В. Обзор находок древних слонов по материалам Приазовья // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, 2001. С. 71–81.

Байгушева В. С., Титов В. В. Фрагмент черепа жирафы из хапровских слоев // Историко-археологические исследования в Азове и на Нижнем Дону в 2001 г. Азов, 2002. № 18. С. 360–364.

Биостратиграфия позднего плиоцена — раннего плейстоцена Таджикистана (по фауне млекопитающих) / Э. А. Вангенгейм, М. В. Сотникова, Л. И. Алексеева и др. М.: Наука, 1988. 128 с.

Богачев В. В. Новые материалы к истории третичных слонов в юго-восточной России // Изв. Азерб. ун. 1923. № 3. С. 108.

Борзенкова И. И. Изменения климата в Кайнозой. С.-Петербург: Гидрометеоздат, 1992. 247 с.

Борисяк А. А. О зубном аппарате *Elasmotherium caucasicum* n. sp. // Изв. АН. Сер. 6. 1914. № 9. С. 555–584.

Бурчак-Абрамович Н. И. Ранний слон (*Elephas plantifrons* Falc.) и его сходство с другими формами Закавказья // Изв. АН АзССР. 1951. № 2. С. 75.

Бурчак-Абрамович Н. И. Находки эласмотерия на Апшеронском полуострове и Южном Урале // Изв. АН АзССР. 1953а. № 6. С. 75–90.

Бурчак-Абрамович Н. И. Ископаемые страусы Кавказа и юга Украины // Тр. Естеств.- историч. музея им. Зардаби. 1953б. Вып. 7. 204 с.

Бурчак-Абрамович Н. И., Джафаров Р. Д. Остатки дикого кабана из Бинагадинских кировых отложений (Апшерон) // Тр. естеств.-историч. музея. Баку. 1948. Вып. 1–2. С. 76–136.

Бут П. Абсолютный возраст вулканогенных формаций Оверни и Веле и хронология четвертичной фауны млекопитающих Европы // Геология и фауна нижнего и среднего плейстоцена Европы. М.: Наука, 1972. С. 7–24.

Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогенных отложений севера Восточной Сибири // Тр. ГИН РАН СССР. 1961. Вып. 48. 182 с.

Вангенгейм Э. А., Зажигин В. С. Обзор фаунистических комплексов и фаун территории СССР // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. Полутом 1. М., 1982. С. 267–279.

Вангенгейм Э. А., Певзнер М. А. Виллафранк СССР: био- и магнитостратиграфия // Палеогеография и биостратиграфия плиоцена и антропогена. М.: Изд-во ГИН АН ССР, 1991. С. 124–145.

Вангенгейм Э. А., Певзнер М. А., Тесаков А. С. Магнито- и биостратиграфические исследования в страторегии пскупского фаунистического комплекса // Бюлл. ком. по изуч. четвертич. периода. 1990. № 59. С. 81–93.

Васильев Ю. М. Формирование антропогенных отложений ледниковой и внеледниковой зон. М.: Наука, 1969. 182 с.

Векуа А. К. Квабейская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука, 1972. 351 с.

Верещагин Н. К. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова // Тр. ЗИН АН СССР. 1957. Т. 22. С. 9–49.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 703 с.

Верещагин Н. К., Алексеева Л. И., Давид А. И. и др. Ископаемая винторогая антилопа *Pontoceros ambiguus* из Северного Причерноморья // Тез. докл. Международн. коллокви. по геол. и фауне нижн. и средн. плейстоцена Европы. М., 1969. С. 1–12.

Верхний плиоцен бассейна Верхнего Дона / Г. В. Холмовой, Р. В. Красненков, Ю. И. Иосифова и др. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1985. 144 с.

Вирина Е. И. Ливенцовский разрез. Палеомагнетизм // Разрез новейших отложений Северо-Восточного Приазовья. М.: Изд-во МГУ, 1976. С. 28–30.

Вирина Е. И., Дорбродеев О. П., Фаустов С. С. Палеомагнетизм и корреляция новейших отложений юга Русской равнины // Проблемы периодизации плейстоцена: Материалы симпозиума. Л., 1971. С. 258–262.

Вислобокова И. А. Новые находки эоплейстоценовых млекопитающих на юге Западной Сибири млекопитающих // Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода. 1974. № 41. С. 173–175.

Вислобокова И. А. Новый вид оленя из плиоцена Монголии // Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии: Тр. совм. советско-монгольск. палеонтол. экспедиции. 1979. Вып. 8. С. 31–38.

Вислобокова И. А. К вопросу о ранней эволюции мегацерин // Палеонтол. журн. 1981. № 4. С. 105–117.

Вислобокова И. А. Подсемейство Alcinae // Биостратиграфия позднего плиоцена – раннего плейстоцена Таджикистана. М.: Наука, 1988. С. 97–98.

Вислобокова И. А. Ископаемые олени Евразии. Тр. ПИН. 1990. Т. 240. 208 с.

Вислобокова И. А., Ербаева М. А., Сотникова М. В. Ранневиллафранкский этап в развитии фауны млекопитающих Северной Евразии // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 5. С. 87–96.

Габуня Л. К. К истории гиппарионов (по материалам из неогена СССР). М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 103–104.

Габуня Л. К., Векуа А. К., Алексеева Л. И. О наземных териокомплексах плиоцена Черноморско-Каспийской области // Континентальный верхний плиоцен черноморско-каспийской области. М.: Изд-во ГИН АН СССР, 1986. С. 90–106.

Габуня Л. К., Дуброво И. А. Систематика и значение для стратиграфии рода *Archidiskodon* (Mammalia, Proboscidea) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1990. Т. 65. Вып. 3. С. 75–82.

Гамбарян П. П. Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения. Л.: Наука, 1972. 332 с.

Гапонов Е. А. Находка зубов *Elasmotherium sibiricum* в долине Куяльницкого лимана у г. Одессы // Праці Извуськ. державного університету ім. І. І. Мечнікова. 1948. Р. 27. Т. 11. Вип. 2 (54). С. 39–47.

Гарутт В. Е. Южный слон *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) из плиоцена северного побережья Азовского моря // Тр. ком. по изуч. четверт. периода. 1954. Т. 10. Вып. 2. С. 1–76.

Гарутт В. Е. О валидности слонов рода *Archidiskodon* // Докл. Акад. наук. 1998. Т. 361. № 4. С. 564–565.

Гарутт В. Е., Алексеева Л. И. Новые данные об эволюции слонов рода *Archidiskodon* // Тезисы всесоюзного совещ. по изуч. четв. периода. Новосибирск, 1964. С. 7–8.

Гарутт В. Е., Сафронов И. Н. Находка скелета южного слона *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) близ г. Георгиевска (Северный Кавказ) // Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода. 1965. № 30. С. 79–88.

Гарутт В. Е., Тихонов А. Н. Происхождение и систематика семейства слоновых Elephantidae Gray, 1821 со специальным обзором состава трибы Mammuthini Brookes, 1828 // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС. 2001. С. 47–70

Гарутт В. Е., Форонова И. В. Исследование зубов вымерших слонов. Методические рекомендации. Новосибирск, 1976. 35 с.

Година А. Я. *Palaeotragus* из неогеновых отложений Западной Монголии и Средней Азии // Ископаемая фауна и флора Монголии. М.: Наука, 1975. С. 67–75.

Година А. Я. Историческое развитие жираф — род *Palaeotragus* // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1979. Т. 177. 114 с.

Година А. Я. Подсемейство *Sivatheriinae* // Граница неогена и четвертичной системы. М.: Наука, 1980. С. 259–260.

Година А. Я., Байгушева В. С. Новый вид палеотрагуса из позднего плиоцена Приазовья // Палеонтол. журн. 1985. № 3. С. 84–89.

Горецкий Г. И. О границе между неогеном и антропогеном // Хронология и климаты четвертичного периода. Докл. советск. геол. на Международном геологич. конгрессе, 21 сессия. М.: Изд-во ГИН АН СССР, 1960. С. 19–26.

Гричук В. П. Основные результаты микропалеоботанического изучения четвертичных отложений Русской равнины // Материалы по четвертичн. периоду СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. Вып. 3. С. 6–24.

Гричук М. П. О ритмах накопления аллювия в долинах рек и ритмах изменения климата в плейстоцене и голоцене // Продольные профили рек и их террасы. М.: Изд-во Моск. филиала географич. общ-ва СССР, 1978. С. 18–23.

Грищенко Г. И. К решению вопроса о нижней границе антропогена // Тр. ком. по изуч. четверт. периода. 1962. № 20. С. 25–46.

Грищенко М. Н. К палеогеографии бассейна Дона в неогене и четвертичном периоде // Материалы по четвертичн. периоду СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. Вып. 3. С. 145–157.

Громов В. И. Изучение четвертичной фауны Северного Кавказа // Вестник АН СССР. 1933. № 4. С. 19–26.

Громов В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (Млекопитающие, палеолит) // Тр. ин-та геол. наук. Геол. серия. 1948. Вып. 64. № 17. 520 с.

Громов В. И. Череп слона из Хапров // Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена. М.: Изд-во ГИН АН СССР, 1977. С. 83–94.

Громов В. И., Алексеев М. Н., Вангенгейм Э. А. и др. Схема корреляции антропогеновых отложений северной Евразии. К VII Конгрессу INQUA в США. М., Изд-во ГИН АН СССР, 1965. С. 5–33.

Громов В. И., Краснов И. И., Никифорова К. В. и др. Принципы стратиграфического подразделения четвертичной (антропогеновой системы) и ее нижняя граница // Хронология и климаты четвертичного периода: Сб. докл. сов. геологов, 21 сессия международн. геологич. конгресса. М.: Недра, 1960. С. 5–18.

Громов В. И., Мирчинк Г. Ф. Четвертичный период и его фауна // Животный мир СССР. Л.: Наука, 1936. Т. 1. С. 79–157.

Громова В. И. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете // Тр. ПИН АН СССР. 1949. Т. 17. Вып. 1. С. 70–80.

Громова В. И. Гиппарионы (*Hipparion*) // Тр. ПИН АН СССР. 1952. Т. 36. 478 с.

Громова В. И. Гигантские носороги // Тр. ПИН АН СССР. 1959. Т. 71. 164 с.

Громова В. И. Поправка к работе «История рода *Equus* в Старом Свете» // Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода. 1962. № 27. С. 159–160.

Громова В. И. К методике изучения зубов ископаемых слонов // Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода. 1964. № 29. С. 165–167.

Громова В. И. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. М.: Наука, 1965. 141 с.

Давид А. И. Новый вид оленя (*Cervidae*, *Mammalia*) из позднеплиоценовых отложений Молдовы // Известия АН МолдССР. Серия биологич. и химич. наук. Кишинев, 1992. № 1. С. 67–68.

Давид А. И., Кроитор Р. Позднеплиоценовые и плейстоценовые олени Молдавии // Материалы первого международного мамонтового совещания. С. Петербург, 1995. С. 611.

Данукалова Г. А. Двустворчатые моллюски и стратиграфия акчагыла // Тр. ПИН РАН. 1996. Т. 265. 132 с.

Дмитриева Е. Л. Ископаемые винторогие антилопы Западной Монголии и некоторых районов Средней Азии // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1975. С. 76–83.

Дмитриева Е. Л. Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий. М.: Наука, 1977. 120 с.

Додонов А. Е., Тесаков А. С., Титов В. В., Иноземцев С. А., Симакова А. Н., Никольский П. А., Трубихин В. М. Новые данные по стратиграфии плиоцен-четвертичных отложений низовьев Дона, разрезы побережья Цимлянского водохранилища // Геологические события неогена и квартера России: современное состояние стратиграфических схем и палеогеографические реконструкции: Мат. всеросс. совещ. М.: ГЕОС, 2007. С. 43–53.

Дорофеев П. И. Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. Л.: Изд-во Ботанич. ин-та АН СССР, 1966. С. 1–87.

Дуброво И. А. Древние слоны СССР // Тр. ПИН АН СССР. 1960. Т. 85. Вып. 1. 78 с.

Дуброво И. А. Новые данные о Таманском фаунистическом комплексе позвоночных // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1963а. Т. 37. Вып. 6. С. 94–99.

Дуброво И. А. *Anapcus arvernensis* (Croizet et Jobert) с Таманского полуострова // Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода. 1963б. № 28. С. 158–161.

Дуброво И. А. Слоны рода *Archidiskodon* на территории СССР // Палеонтол. журн. 1964. № 3. С. 82–94.

Дуброво И. А. Новые данные об ископаемых даманах // Палеонтол. журн. 1978. № 3. С. 97–106.

Дуброво И. А. Систематическое положение хапровского слона // Палеонтол. журн. 1989. № 1. С. 78–87.

Дуброво И. А., Байгушева В. С. Слоны хапровского фаунистического комплекса (по материалам Ливенцовского карьера) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1964. Т. 39. Вып. 5. С. 133–136.

Жегалло В. И. Гиппарионы Центральной Азии. М.: Наука, 1978. 156 с.

Жегалло В. И., Каландадзе Н. Н., Шаповалов А. В. и др. Об ископаемых носорогах эласмотериях (с привлечением материалов из коллекций Геологического музея им. В. И. Вернадского РАН) // VM-Novitates. 2002. № 9. 48 с.

Жегалло В. И., Носкова Н. Г. Некоторые морфофункциональные особенности скелета носорога *Elasmotherium* и их экологическая интерпретация // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2001. Т. 76. Вып. 6. С. 63–69.

Жизнь животных. Т. 7 (Млекопитающие). М.: Просвещение, 1989. 558 с.

Зайцев А. В. Геолого-геоморфологический очерк Северо-Восточного Приазовья // Разрез новейших отложений Северо-Восточного Приазовья. М.: Изд-во МГУ, 1976. С. 3–8.

Зажигин В. С., Лопатин А. В. История Dipodoidea (Rodentia, Mammalia) в миоцене Азии. 4. Dipodinae на рубеже миоцена и плиоцена // Палеонтол. журн. 2001. № 1. С. 61–75.

Заленский В. М. Морфогенетические типы грунтов гг. Ростова-на-Дону и Таганрога // Материалы Азово-Черноморского геол. управления по геологии и полезным ископаемым. 1941. Вып. 12. С. 45–48.

Застрожных А. С., Казанцева Н. Е. О возрасте кривских слоев нижнего Дона // Бюлл. РМСК по югу и центру Русск. платформы. 1992. Вып. 1. С. 114–118.

Зикенберг О., Тобиен Г. Млекопитающие позднего плиоцена и границы плиоцен-плейстоцена в Анатолии // Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода. 1977. № 47. С. 28–36.

Зорин Л. В. Отражение роли климата и возраста в минералогических спектрах аллювия // Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода. 1965. № 30. С. 154–159.

Зубаков В. А. Глобальные климатические события неогена. Л.: Гидрометеиздат, 1990. С. 78–119.

Зубаков В. А., Борзенкова И. И. Палеоклиматы позднего кайнозоя. Л.: Гидрометеиздат, 1990. С. 30–54.

Каталог млекопитающих СССР (плиоцен – современность). Л.: Наука, 1980. 456 с.

Кожамкулова Б. С. Дополнительные данные по древним верблюдам Казахстана // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата: Изд-во КазАНССР, 1963. Т. 4. С. 22–29.

Кожамкулова Б. С. Позднекайнозойские копытные Казахстана / Инст-т Зоологии АН КазССР. Алма-Ата: Наука, 1981. 145 с.

Козло П. Г., Никитенко М. Ф. Методика определения возраста дикого кабана // Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967. С. 209–221.

Константинова Н. А. Антропоген Южной Молдавии и Юго-Западной Украины // Тр. ГИН АН СССР. 1967. Вып. 173. С. 44–51.

Короткевич Е. Л. Викопні олені та їх значення для відтворення ландшафтів Неогену // Палеогеографічні умови території України в пліоцені та Антропогені. Київ: Наукова Думка, 1966. С. 55–70.

Короткевич Е. Л. Поздненеогеновые газели Северного Причерноморья. Киев: Наукова думка, 1976. 248 с.

Коченов В. Г., Кожамкулова Б. С. Новая позднеплиоценовая лошадь из Актогая (Илийская впадина, р. Чарын) // Межрегиональное сопоставление мезозой-кайнозойских фаун и флор Казахстана: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата, 1988. Т. 10. С. 99–120.

Красненков Р. В. Опорные разрезы (Яр Перешибин, Березки, Антиповка) // Верхний плиоцен бассейна Верхнего Дона. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1985. С. 6–11.

Краснянский М. Б. Геологический и палеонтологический отделы Ростовского-на-Дону городского музея. Ростов-на-Дону, 1912. С. 1–18.

Кузьмина И. Е. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1997. Т. 273. 221 с.

Лебедева Н. А. Геологические условия местонахождения мелких млекопитающих в антропогене Приазовья // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. М.: Наука, 1965. С. 111–140.

Лебедева Н. А. Антропоген Приазовья // Тр. ГИН АН СССР. 1972. Вып. 215. 106 с.

Лебедева Н. А. Новые данные по геологии и млекопитающим акчагыла // Стратиграфия, палеогеография и литогенез антропогена Евразии. М., 1973. С. 233–243.

Логвиненко В. Н. Верблюды (Camelidae, Tylopoda) плиоцену та еоплейстоцену України // *Vestnik zoologii*. 2000. S. 14. С. 120–127.

Логвиненко В. Н. Хоботные плиоцена-раннего плейстоцена Украины // *Вісник Національного науково-природничого музею*. 2001. № 1. С. 92–105.

Марков К. К., Агаджанян А. К., Фаустов С. С. Современные подходы к изучению четвертичного периода (палеогеография плейстоцена сегодня) // *Изв. АН СССР. Сер. геогр.* 1977. № 4. С. 18–27.

Мирчинк Г. Ф. Корреляция континентальных четвертичных отложений Русской равнины и соответствующих отложений Кавказа и Понто-Каспия // *Материалы по четвертичному периоду СССР*. Л., М.: Изд-во АН СССР, 1936. Вып. 1. С. 115–118.

Михайлов К. Е., Курочкин Е. Н. Скорлупа яиц ископаемых Struthioniformes из Палеарктики и ее место в системе представлений об эволюции Ratitae // *Тр. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиции*. 1988. Вып. 34. С. 43–65.

Москвитин А. И. К вопросу о возрасте и происхождении ергенинской толщи // *Бюлл. МОИП. Отд. геол.* 1958. Т. 33. Вып. 6. С. 89–98.

Москвитин А. И. Палеогеография юго-востока Европы в плейстоцене // *Хронология и климаты четвертичного периода: Сб. докл. сов. геологов, 21 сессия международного геологич. конгресса*. М.: Недра, 1960а. С. 41–47.

Москвитин А. И. Климатические данные, определяющие нижнюю стратиграфическую границу плейстоцена // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 1960б. № 2. С. 39–55.

Мотузко А. Н. Остатки бобра-трогонтерия из местонахождений у с. Порт-Катон и Ливенцовского карьера в Приазовье и условия его обитания // *Териофауна плейстоцена*. М.: Изд-во МГУ, 1972. С. 198–274.

Невесская Л. А., Ахметьев М. А., Баранова Ю. П. и др. Палеогеография неогена СССР // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 1987а. № 6. С. 3–18.

Невесская Л. А., Ахметьев М. А., Богданович А. К. и др. Биogeографическое районирование территории СССР в неогене // *Палеонтол. журн.* 1987б. № 2. С. 9–22.

Никифорова К. В. Граница неогена и антропогена // *Границы геологических систем*. Тр. АН СССР. М.: Наука, 1976. С. 259–275.

Никифорова К. В., Алексеева Л. И. О границе третичной и четвертичной систем по данным фауны млекопитающих. Стратиграфическая шкала четвертичных отложений СССР и принципы их корреляции с зарубежными. М.: Изд-во ГИН АН СССР, 1959. С. 7–21.

Никифорова К. В., Александрова Л. П. Стратиграфическая схема верхнеплиоценовых и эоплейстоценовых отложений Европейской части СССР // *Граница между неогеновой и четвертичной системами в СССР*. М.: Наука, 1987. С. 8–13.

Никифорова К. В., Краснов И. И., Александрова Л. П. и др. Хроностратиграфическая система позднего кайнозоя Европейской части СССР // *Четвертичная геология и геоморфология. Дистанционное зондирование: Международн. геол. конгресс, 26 сессия*. М.: Наука, 1980. С. 65–68.

Никольский П. А., Тимов В. В. *Libralces gallicus* (Cervidae, Mammalia) из верхнего плиоцена Северо-Восточного Приазовья // *Палеонтол. журн.* 2002. № 2. С. 87–93.

Орлов Ю. А. Об остатках ископаемого верблюда из Акмолинской губернии // *Докл. АН СССР*. 1927. Т. 4. Вып. 2. С. 247–251.

Очев В. Г., Янин Б. Т., Барсков И. С. Методическое руководство по тафономии позвоночных организмов. М.: Изд-во МГУ, 1994. 144 с.

Пидопличко И. Г. К вопросу о палеонтологических находках в Приазовье // Природа. 1936. № 2. С. 117–120.

Пидопличко И. Г., Топачевский В. А. Значение остатков млекопитающих для палеонтологического обоснования стратиграфии неогена и антропогена // Тр. ком. по изуч. четверт. периода. 1962. № 20. С. 98–107.

Пидопличко И. Г., Флеров К. К. Новая форма оленя из плиоцена юга Украины // Докл. АН СССР. 1952. Т. 84. № 6. С. 1239–1242.

Попов Г. И. Четвертичные и континентальные плиоценовые отложения Нижнего Дона и Северо-Восточного Приазовья // Материалы по геологии и полезным ископаемым Азово-Черноморья. М., Л.: Госгеолтехиздат. 1947. Вып. 22. С. 3–72.

Попов Г. И. Танаисские слои древнего Дона // Бюлл. ком. по изуч. четверт. периода. 1948. № 2. С. 55–68.

Попов Г. И. О соотношениях континентальных и морских верхнеплиоценовых отложений юга и юго-востока Европейской части СССР в связи с вопросом о нижней границе четвертичного периода // Тр. ком. по изуч. четверт. периода. 1962. Т. 20. С. 92–97.

Присяжнюк В. Е., Проняев Л. В. Сравнительный анализ размеров сайгаков Калмыкии и Северного Казахстана // Копытные фауны СССР. Сб. тезисов. М.: Наука, 1980. С. 123–124.

Пучков П. В. Некомпенсированные вымирания в плейстоцене: предполагаемый механизм кризиса. Киев: Изд-во Ин-та зоологии, 1989. 60 с.

Разрез новейших отложений северо-восточного Приазовья / А. К. Агаджанян, В. С. Байгушева, А. Н. Мотузко и др. М.: Изд-во МГУ, 1976. 158 с.

Ратников В. Ю. Эоплейстоценовые и плейстоценовые фауны бесхвостых земноводных Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. 1992. № 1. С. 89–100.

Ратников В. Ю. О находках зеленых жаб (*Bufo viridis* complex) в позднем кайнозое // Палеонтол. журн. 1996. № 2. С. 100–106.

Родзянко Г. Н. Стратиграфия плиоценовых отложений северо-восточного Приазовья, Нижнего Дона, Приманычья, Ергеней и Волго-Хоперского междуречья // Плиоцен и плейстоцен Волго-Уральской области. М.: Наука, 1981. С. 139–148.

Родзянко Г. Н. Южная часть центральных районов Восточно-Европейской платформы // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. Полутом 1. М.: Недра, 1986. С. 265–287.

Саблин М. В. Остатки хищных и копытных из нижнеапшеронских отложений Азербайджана // Тр. ЗИН АН СССР. 1990. Вып. 213. С. 138–142.

Самойлов И. В. Устья рек. М.: Изд-во геогр. лит-ры, 1952. 524 с.

Свистун В. И. Новые находки остатков верблюдов (*Tyloroda*, *Camelidae*) в отложениях понта юга Европейской части СССР // Вестник Зоологии. 1971. № 1. С. 64–68.

Свистун В. И. Череп эласмотерия кавказского (*Elasmotherium caucasicum* Boriss.) из позднеплиоценовых отложений Запорожской области // Вестник зоологии. 1973. № 2. С. 53–60.

Соколов В. Е., Темботов А. К. Млекопитающие: копытные (позвоночные Кавказа). М.: Наука, 1993. С. 7–27.

Соколов И. И. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae) // Тр. ЗИН АН СССР. 1953. Т. 14. С. 5–295.

Соколов И. И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla) // Фауна СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. Вып. 3. 639 с.

Сотникова М. В. Хищные млекопитающие плиоцена – раннего плейстоцена (стратиграфическое значение) // Тр. ГИН АН СССР. 1989. Вып. 440. 122 с.

Сотникова М. В., Байгушева В. С., Титов В. В. Хищные млекопитающие хапровского фаунистического комплекса и их стратиграфическое значение // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 4. С. 72–88.

Сотникова М. В., Саблин М. В. Поздневиллафранкская ассоциация хищных млекопитающих из местонахождения Палан-Тюкан (Восточное Закавказье, республика Азербайджан) // Тр. ЗИН РАН. 1993. Т. 249. С. 134–145.

Сычевская Е. К. Рыбы // Стратиграфия СССР. Неогеновая система. Полутом 2. М.: Недра, 1986. С. 301–310.

Тесаков А. С. Позднеплиоценовые и раннеплиоценовые мелкие млекопитающие юга Восточной Европы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 3. С. 92–96.

Тесаков А. С. Биостратиграфия среднего плиоцена – эоплейстоцена Восточной Европы. М.: Наука, 2004. 247 с.

Титов В. В. *Sus* (Suidae, Mammalia) из верхнего плиоцена Северо-Восточного Приазовья // Палеонтол. журн. 2000а. № 2. С. 86–93

Титов В. В. Остатки гиппарионов из местонахождений хапровской фауны (поздний плиоцен, северо-восточное Приазовье) // VM-Novitates (Новости из геологического музея им. В. И. Вернадского). 2000б. № 4. 16 с.

Титов В. В. Палеозоологические связи Казахстана и юга Восточной Европы в позднем плиоцене // Зоологические исследования в Казахстане: современное состояние и перспективы: Материалы международн. конференции. Алматы, 2002. С. 202–205.

Тлеубердина П. А. Поздненеогеновая фауна юго-востока Казахстана. Алмата: Наука, 1982. 120 с.

Топачевский В. А. Остатки мелкого верблюда (*Paracamelus alutensis*) из верхнеплиоценовых отложений Юга УССР // Тр. Ин-та Зоологии АН УССР. 1956. Т. 13. С. 93–100.

Топачевский В. А. Насекомоядные и грызуны ногайской позднеплиоценовой фауны. Киев: Наукова думка, 1965. 163 с.

Топачевский В. А., Несин В. А. Грызуны молдавского и хапровского фаунистических комплексов котловинского разреза. Киев: Наукова думка, 1989. 136 с.

Топачевский В. А., Скорик А. Ф., Рековец Л. И. Грызуны верхненеогеновых и раннеантропогеновых отложений Хаджибейского лимана. Киев: Наукова думка, 1987. 208 с.

Флёров К. К. Морфология и экология оленеобразных в процессе их эволюции // Материалы по четвертичному периоду СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 2. С. 50–69.

Флёров К. К. Единорог-зласмотрий // Природа. 1953. № 11. С. 110–112.

Флёров К. К. Семейство Cervidae // Основы палеонтологии. Млекопитающие. М.: Гостоптехиздат, 1962. С. 366–378.

Форонова И. В. Четвертичные млекопитающие юго-востока Западной Сибири (Кузнецкая котловина) филогения, биостратиграфия, палеоэкологии / Научн. ред. чл.-кор. РАН А. В. Каныгин. Новосибирск: Изд-во СО РАН «Гео», 2001. 243 с.

Чхиквадзе В. М. Ископаемые черепахи Кавказа и Северного Причерноморья. Тбилиси: Мецниба, 1983. 151 с.

Хавесон Я. И. Третичные верблюды восточного полушария (род *Paracamelus*) // Тр. ПИН АН СССР. 1954. Т. 47. С. 100–161.

Хмелевская Л. В. К вопросу о возрасте и генезисе косослоистых песков окрестностей г. Ростов-на-Дону // Изв. Сев. Кавказского госуниверситета. 1927. Т. 2. № 12. С. 25–29.

Хоменко И. *Camelus bessarabiensis* и другие ископаемые формы Южной Бессарабии // Тр. Бессарабского общ-ва Естествоиспытателей. 1912. Т. 3. 36 с.

Хохловкина В. А. Террасы Азовского побережья между Ростовом и Таганрогом // Тр. Ин-та Геол. наук. Геол. серия. 1940. № 8. Вып. 28. С. 71–89.

Хромов А. А. Об остатках эласмотериев фондов Саратовского краеведческого музея // Палеонтол. журн. 1999. № 1. С. 116–122.

Шанцер Е. В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит // Тр. Ин-та Геол. наук. Геол. сер. 1951. № 55. Вып. 135. 274 с.

Шарапов Ш. Ш. Новая находка *Nyctereutes*, Temminck 1819 в Таджикистане // Докл. АН ТаджССР. 1981. Вып. 24. № 3. С. 190–194.

Шарапов Ш. Ш. Куруксайский комплекс позднеплиоценовых млекопитающих Афгано-Таджикской депрессии. Душанбе: Дониш, 1986. 272 с.

Швырева А. К. История носорога эласмотерия. Ставрополь, 1995. 98 с.

Швырева А. К. Эласмотерий из хапровского фаунистического комплекса // Фауна Ставрополя. Ставрополь, 2004. Вып. 12. С. 162–167.

Шевченко А. И. Опорные комплексы мелких млекопитающих плиоцена и нижнего антропогена юго-западной части Русской равнины // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. М.: Наука, 1965. С. 7–58.

Янькова В. С. Палеонтологические находки из Ливенцовского карьера // Изв. Ростовского обл. музея краеведения. 1959. № 1. Вып. 3. С. 41–49.

Яхимович Н. Н. Об остатках крупной антилопы из верхнеплиоценовых отложений Южного Урала // Палеонтол. журн. 1959. № 2. С. 142–145.

Яхимович Н. Н. Остатки млекопитающих из антропогеновых отложений Южного Урала // Антропоген южного Урала. М.: Наука. 1965. С. 229–238.

Aguirre E. Evolutionary history of the elephant // Science. 1969. V. 164. P. 1366–1376.

Aguirre E. E., Morales J. Villafranchian faunal record of Spain // Quartärpaläontol. 1990. № 8. S. 7–11.

Alberdi M. T., Bonadonna F. P. El *Equus stenonis* Cocchi como indicador biostratigráfico del Plio-Pleistoceno en Italia y España // VI Reunión do grupo Español de Trabajo de Cuaternario. Cuadernos de Lab. Xeolóxico de Laxe. 1983. V. 5. P. 169–187.

- Alberdi M. T., Bonadonna F. P. Evaluation on lower and middle Villafranchian chronostratigraphy // Ann. Inst. Geol. Publ. Hung. 1987. V. 70. P. 85–91.
- Arambourg C. *Anancus osiris* un Mastodonte nouveau du Pliocene inferieur d’Egypte // Bull. Geol. Soc. Fr. 1945. T. 15. Ser. 5. n° 7–8. P. 479–495.
- Arambourg C. Vertebres Villafranchiens d’Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles, Oiseaux). Paris: Fondation Singer-Polignac, 1979. 141 p.
- Athanassiou A. New data on the *Equus stenonis* Cocchi, 1867 from the late Pliocene locality of Sésκλο (Thessaly, Greece) // Geodiversitas. 2001. 23 (3). P. 439–469.
- Aymard A. Communication sur le gisement de Sainzelles // Annals Soc. Agricul. Sci. Arts Commerce Puy. 1846. T. 13. P. 153–155.
- Azzaroli A. L’Alce di Senese // Palaeontogr. Ital. 1952. V. 67 (17). P. 133–141.
- Azzaroli A. The deer of the Weybourn Crag and Forest Bed of Norfolk // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Geol. ser. 1953. V. 2. P. 1–96.
- Azzaroli A. Revisione della fauna dei terreni fluvio-lacustri del Valdarno Superiore – V. Filogenesi e biologia di *Sus strozzi* e di *Sus minor* // Palaeontogr. Ital. 1954. V. 48. 76 p.
- Azzaroli A. On the two Villafranchian horses of the Upper Valdarno // Palaeontogr. Ital. 1965. V. 59. P. 1–12.
- Azzaroli A. Villafranchian correlations based on large mammalia // Giornal di Geologia. 1970. T. 35. F. 1. P. 111–131.
- Azzaroli A. Remarks on the Pliocene Suidae of Europe // Sonderdruck aus Z. Saugetierkunde. 1975. Bd. 40. H. 6. S. 355–367.
- Azzaroli A. Evolutionary patterns of Villafranchian Elephants in central Italy // Atti della Accademia nazionale dei Lincei Anno 374. Classe di Scienze fisiche, matem. et natur. 1977. Ser. 13. V. 14. P. 149–168.
- Azzaroli A. On the occurrence of the cervid genus *Libralces* in the Pleistocene of Italy // Palaeontogr. Ital. 1979. V. 71. P. 48–54.
- Azzaroli A. Quaternary mammals and the «End-Villafranchian» dispersal event-turning point in the history of Eurasia // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecology. 1983. N 44. P. 117–139.
- Azzaroli A. The genus *Equus* in Europe // European Neogene Mammal Chronology. New York, 1990. P. 339–356.
- Azzaroli A. Forest Bed elks and giant deer revisited // Zool. journ. Linnean soc. 1994. V. 112. P. 119–133.
- Azzaroli A. On *Equus livenzovensis* Baigusheva 1978 and the “stenonid” lineage of Equids // Palaeontogr. Ital. 2000. V. 87. P. 1–17.
- Bajgusheva V. S., Titov V. V., Tesakov A. S. The sequence of Plio-Pleistocene mammal faunas from the south Russian Plain (the Azov Region) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2001. V. 40. N. 2. P. 133–138.
- Ballesio R. Monographie d’un *Machairodus* du gisement villafranchien de Senese: *Homotherium crenatidens* Fabrini // Trauvauux du Laboratoire de Geologie, Lyon. 1963. V. 9. 129 p.
- Barbour E.H., Schultz C.B. A new giant camel *Gigantocamelus fricki* gen. et sp. nov. // Bull. Neb. State Mus. 1939. V. 2. P. 17–27.
- Becker-Platen J. D., Sickenberg J., Tobien H. Die Gliederung der kanozoischen Sedimente der Turkei nach Vertebraten-Faunengruppen // Geologisch. Jahrbuch. Reihe B. 1975. Hf. 15. S. 19–57.

Berggren W., Kent D. V. et al. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy // Geochronology time scales and global stratigraphic correlation. Tulsa, Oklahoma, USA, 1995. Spec. publ. № 54. P. 125–129.

Bernor R. L., Koufos G. D., Woodburne M. O. et al. The evolutionary history and biochronology of European and southwest Asian Late Miocene and Pliocene hipparionine horses // The evolution of West Eurasian Neogene mammal faunas / Edit. by R. L. Bernor et al. Columb. Univ. press, New York, 1996. P. 307–338.

Boeuf O. *Anancus arvernensis chilhiacensis* nov. subsp. (Proboscidea, Mammalia), un mastodonte du Plio-Pleistocene de Haute-Loire, France // Geobios. 1992. N 14. P. 179–188.

Bohlin B. Einige Jungtertiäre und pleistozäne Cavicornier aus Nord-China // Nova acta regiae soc. scient. Upsalensis. 1938. Ser. 4. V. 2. № 2. S. 5–54.

Bolomey A. Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien // Ber. geol. Ges. DDR. 1965. Bd. 10. H. 1. S. 77–88.

Bonadonna, F. P., Alberdi M. T. *Equus stenonis* Cocchi as a biostratigraphical marker in the Neogene-Quaternary of the western Mediterranean Basin: consequence on Galerian-Villafranchian chronostratigraphy // Quatern. Sci. Reviews. 1987. V. 6. P. 55–66.

Bonifay M. F. Carnivores quaternaries du Sud-Est de la France // Mem. Mus. Nat. Hist., Nat. Ser. C. 1971. V. 21. N 2. P. 43–377.

Bonis L. Un Felide a longues canines de la colline de Perrier (Puy-de-Dôme) // Ann. Paleontol. 1976. V. 62. P. 9–196.

Bout P. The contribution of the Volcanic Massif Central of France to European Quaternary chronology // World Anthropology La Hauge. Paris, 1975. P. 73–98.

Crégut-Bonnoure E., Spassov N. *Hemitragus orientalis* nov. sp. (Mammalia, Bovidae, Caprinae), un nouveau taxon d'Europe orientale // Revue Paleobiol. 2002. V. 21. N 2. P. 553–573.

Croizet A., Jobert. A. Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme. Paris, 1928. T. 1. 198 p.

Croitor R., Kostopoulos D. S. On the systematic position of the large-sized deer from Apollonia, Early Pleistocene, Greece // Paläontologische Zeitschrift. 2004. T. 78. V. 1. P. 137–159.

Czyżewska T. *Nyctereutes sinensis* Schlosser (Canidae, Mammalia) from the Pliocene Breccia in Wéze (Poland) // Acta zool. cracov. 1969. V. 14. P. 442–450.

David A., Şuşpanov T., Obadă T. et al. Evoluția teriofaunei Republicii Moldova în Pliocenul Superior – Pleistocenul Mediu // Diversitatea și ecologia lumii animale în ecosisteme naturale și antropizate. Kishinau, 1997. P. 205–221.

Debard E., Faure M., Guérin C. Stratigraphie du gisement villafranchien de Saint-Vallier (Droome) // Compt. Rendus de l'Acad. Sci. 1994. Ser. 2. N 318. P. 1283–1286.

De Giuli C. On the type form of *Equus stenonis* Cocchi // Palaeontogr. Ital. 1972. V. 68. P. 7–17.

De Giuli C., Heintz E. *Gazella borbonica* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia), novel element de la faune Villafranchienne de Montopoli, Valdarno inferieur, Pisa, Italia // Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. 1974. Mem. Ser. A. V. 81. P. 227–237.

De Giuli C., Masini F., Torre D. The latest Villafranchian faunas in Italy the Pirro Nord local fauna (Apricena, Gargano) // Quartärpaläontol. 1990. № 8. S. 29–34.

- Deperet C. Nouvelles etudes sur les Ruminants pliocenes et quaternaires d'Auvergne // Bull. Soc. Geol. Fr. 1884. V. 3. N 12. P. 247–284.
- Deperet C., Mayet L., Roman F. Les elefants pliocenes // Ann. Univ. Lyon (n.s.). 1923. Pt. 2. V. 1. Fasc. 42. P. 89–213.
- Dubrovo I. A. Problems of the systematics of fossil elephants // Acta zool. Fennica. 1985. V. 170. P. 241–245.
- Duvernois M. P. Mise au point sur le denre *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae); implications biostratigraphiques et phylogenetiques // Geobios. 1992. N 25. Fask. 1. P. 155–166.
- Duvernois M. P., Guerin C. Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien superieur d'Europe occidentale // Geobios. 1989. N 22. Fasc. 3. P. 339–379.
- Eisenmann V. Nouvelles interpretations des restes d'Equides (Mammalia, Perissodactyla) de Nihowan (Pleistocene inferieur de la Chine du Nord): *Equus teilhardi* nov. sp. // Geobios. 1975. V. 8. N 2. P. 125–134.
- Eisenmann V. Les metapodes d'*Equus* sensu lato (Mammalia, Perissodactyla) // Geobios. 1979. N 12. Fasc. 6. P. 863–886.
- Eisenmann V. Les chevaux (*Equus* sensu lato) fossiles et dents jugales superieures // Cahiers de Paleontologie. Paris, 1980. 186 p.
- Eisenmann V. Etude des dents jugales inferieurs des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossils // Palaeovertebrata. 1981. V. 10. Fasc. 3–4. P. 127–226.
- Eisenmann V. Origins, dispersals and migrations of *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) // Courier Forsch.-Inst. Senckenberg. 1992. N 153. P. 161–170.
- Eisenmann V. Gigantic horses // Advanc. in Vertebr. Paleont. «Hen to Panta», Bucharest, 2003. P. 31–40.
- Eisenmann V. The equids (Mammalia, Perissodactyla) of Saint-Vallier (Drôme, France) and other Plio-Pleistocene European equids // Geobios. 2004. N 37. S. 279–305.
- Eisenmann V., Ballesio R., Beden M. et al. Nouvelle interpretation biochronologique des grands mammieres d' Ubeidiya, Israel // Geobios. 1983. N 6. Fasc. 5. P. 629–633.
- Eisenmann V., Brunet M. J. Preesence simultanee de cheval et d'*Hipparion* dans le villafranchien moyen de France, a Roccaneyra (Puy-de-Doome); etude critique de cas semblables (Europe et Proche orient) // Международный коллоквиум по проблеме «Граница между неогеном и четвертичной системой»: Сб. докл. М., 1973. Т. 4. С. 104–122.
- Eisenmann V., Kuznetsova T. Early Pleistocene equids (Mammalia, Perissodactyla) of Nalaikha, Mongolia, and the emergence of modern *Equus* Linnaeus, 1758 // Geodiversitas. 2004. V. 26. N 3. P. 535–561.
- Falconer H., Cautley P. Fauna antiqua sivalensis, being the fossil zoology of the Sewalik Hills in the north of India. Elephant and mastodon. London, 1846. P. 1–64.
- Faure M., Guerin C. *Sus strozzi* et *Sus scrofa*, deux mammiferes artiodactyles, marqueurs des paleoenvironnements // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecology. 1984. № 48. P. 215–228.
- Fabrini E. J. *Machairodus* (*Megantherion*) del Valdarno superiore // Boll. Comit. Geol. d'Italia. 1890. Ser. 3. T. 1. 176 p.
- Fejfar O., Wolf-Dieter H., Pevzner M. A. et al. Late Cenozoic sequences of mammalian sites in Eurasia: an updated correlation // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecology. 1997. № 133. P. 259–288.

- Ficcarelli G. The Villafranchian machairodonts of Tuscany // *Paleontogr. Ital.* 1979. V. 71. P. 17–26.
- Fischer von Waldheim G. Sur l'*Elasmotherium* et le *Trogontherium*, deux animaux fossiles et inconnus de la Russie // *Memoires de la Societe Imp. des Naturalistes de Moscou.* 1809. V. 2. 255 p.
- Foronova I. V., Zudin A. N. The structure of the lineage *Archidiskodon-Mammuthus* in Eurasia and peculiarities of its evolution // *Mammoth and the mammoth fauna. Studies of an extinct ecosystem: Proc. I Int. mammoth conference.* St. Petersburg, 1995. P. 103–117.
- Forsten A. The fossil horses (Equidae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene of Liventsovka near Rostov-Don, Russia // *Geobios.* 1998a. V. 31. N 5. S. 645–657.
- Forsten A. *Equus* species as stratigraphic markers reality or wishful thinking? // *Quaternary Science Reviews.* 1998b. V. 17. P. 1097–1100.
- Forsten A. A review of *Equus stenonis* Cocchi (Perissodactyla, Equidae) and related forms // *Quatern. Sci. Reviews.* 1999. N 18. P. 1373–1408.
- Forsten A. Latest *Hipparion* Christol, 1832 in Europe. A review of the Pliocene *Hipparion crassum* Gervais Group and other finds (Mammalia, Equidae) // *Geodiversitas.* 2002. V. 24. N 2. P. 465–486.
- Forsten A., Sharapov S. Fossil equids (Mammalia, Equidae) from the Neogene and Pleistocene of Tadzhikistan // *Geodiversitas.* 2000. V. 22. N 2. P. 293–314.
- Fortelius M., Mazza P., Sala B. *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the western European Pleistocene, with the revision of *Stephanorhinus etruscus* (Falconer, 1868) // *Palaeontogr. Ital.* 1993. V. 80. P. 63–155.
- Garutt V. E., Alexejeva L. I., Baigusheva V. S. On the oldest *Archidiskodon* elephant from Anthropogene of the USSR // *J. Paleont. Soc. India.* 1977. V. 20. P. 4–9.
- Garutt V. E., Baigusheva V. S. *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexeeva — der älteste Elefant der Mammutlinie in Eurasien // *Quartärpaläontol.* 1981. N 4. S. 7–18.
- Gautier A. *Camelus thomasi* from the Northern Sudan and its bearing on the relationship *C. thomasi-C. bactrianus* // *Journ. Paleontol.* 1966. V. 40. N 6. P. 1368–1372.
- Geraads D. Carnivores du Pliocene terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) // *Geobios.* 1997. V. 30. N 1. P. 127–164.
- Geraads D., Amani P. Bovidae (Mammalia) du Pliocene final d'Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc // *Palaontol. Zeitschrift.* 1998. Bd. 72. Ht. 1/2. S. 191–205.
- Ghenea C., Radulescu C. Contributii la cunoasterea unei faune Villafranchiene in sudul podisului Moldovenesc // *Dari de seam Comit. Inst. Geol.* 1963. V. 50. P. 165–171.
- Gromova V. I., Dubrovo I. A. Fossile pferde aus dem faunenkomplex von Tiraspol // *Quartärpaläontologie.* 1975. V. 1. P. 107–124.
- Guerin C. Les rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla) du miocene terminal au pleistocene superieur en Europe Occidentale. Comparaison avec les especes actuelles. Lyon, 1980. № 79. Fasc. 1–3. P. 785–1185.
- Guerin C. Premiere biozonation du Pleistocene europeen, principal resultat biostratigraphique de l'etude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocene terminal au Pleistocene superieur d'Europe occidentale // *Geobios.* 1982. V. 15. N 4. P. 593–598.
- Guerin C., Faure M., Argant A. et al. The Late Pliocene site of Saint-Vallier (Drome, France): synthesis of biostratigraphic and palaeoecological conclusions // *Geobios.* 2004. N 37. S. 349–360.

Güldenstaedt A. I. *Antilope subgutturosa* descripta // Acta Acad. Scientiar. Imper. Petropolitanae for 1778. 1780. T. 2. N 1. P. 251–274.

Harrison J. A. Giant camels from the Cenozoic of North America // Smithsonian contributions to paleobiology. Smithsonian inst. press, Washington, 1985. N 57. 29 p.

Heintz E. La presence de *Gazellospira torticornis* Aymard (Ruminant) dans le gisement villafranchien de Saint-Vallier (Droome). Essai de repartition geographique et stratigraphique // Bull. Soc. geol. de France. 1966. V. 7. N 8. P. 25–30.

Heintz E. Les cervides villafranchiens de France et d'Espagne // Mem. Mus. Nat. hist. Natur. 1970. Ser. C. T. 22. V. 1. 303 p.

Heintz E. *Gazella desperdita* (Gervais), 1874 (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) du Pontien du Mont Luberon Vaucluse, France // Ann. Paleontol. Vertebres. 1971. V. 57. Fasc. 2. P. 3–23.

Heintz E. *Gazella borbonica* (Bovidae, Mammalia) et l'age Pliocene du Las Higuieruelas (Alcolea de Calatrava, Ciudad Real, Espagne) // Proc. Koninklijke Nederl. Akad. Wetensch. 1975. Ser. B. V. 78. N 3. P. 219–224.

Heintz E., Guérin C., Martin R. et al. Principaux gisements villafranchiens de France: listes fauniques et biostratigraphie // Bureau rech. geol. en mineral. Memories B.R.G.M. V congr. Neogene Mediterranean. 1974. T. 1. N. 78. P. 169–182.

Heissig K. The stratigraphical range of fossil Rhinoceroses in the Late Neogene of Europe and the Eastern Mediterranean // The evolution of West Eurasian Neogene mammal faunas / Edit. by R. L. Bernor et al. Columb. Univ. press, New York, 1996. P. 339–344.

Hibbard C. W., Riggs E. S. Upper Pliocene Vertebrates from Keefe canyon, Meade Country, Kansas // Bulletin of the Geological Society of America. V. 60. 1949. P. 829–860.

Honey J. G., Harrison J. A., Prothero D. R. et al. Camelidae // Evolution of Tertiary Mammals of North America. Cambridge univ. press, 1998. V. 1. P. 439–462.

Hooijer D. A. An early Pleistocene mammalian fauna from Bethlehem // Bull. Brit. Museum Natur. hist. Ser. Geol. 1958. V. 3. N 8. P. 265–292.

Howell F. C., Petter G. The *Pachycrocuta* and *Hyaena* lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae) // Geobios. 1980. N 13. Fasc. 4. P. 579–623.

Kahlke H.-D. Die Cervidenreste aus den altpleistozanen Sanden von Mosbach // Abh. dt. Akad. Wiss., Kl. Chemie, Geol. U. Biol. 1960. № 7. S. 1–75.

Kahlke H.-D. On the evolution, distribution and taxonomy of fossil elk / moose // Quartärpaläontol. 1990. № 8. S. 83–106.

Kahlke R.-D. Untermassfeld — a reference fauna of the Eurasian Post-Villafranchian Lower Pleistocene // Les premiers habitants de l'Europe. Paris, 2000. P. 52.

Koenigswald G. H. R. *Hipparion* from the Pleistocene of Europe, especially from the Red Crag of East Anglia // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1970. V. 8. N 2/3. P. 261–264.

Kostopoulos D. S. The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia 1. The fossiliferous site «Apollonia-1», Mygdonia basin of Greece // Geodiversitas. 1997. V. 19. N 4. P. 845–875.

Kostopoulos D. S. *Parastrepsiceros koufosi* n.sp. (Mammalia: Bovidae); note on the possible presence of a *Prostrepsiceros* descendant in the latest Pliocene of northern Greece // Acta zool. cracov. 1998. V. 41. N 1. P. 101–109.

Kostopoulos D. S., Athanassiou A. S. The middle-latest Pliocene gazelles of continental Greece (Macedonia, Thessaly) // N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 1997. V. 205. N 3. S. 413–430.

- Kostopoulos D. S., Sen S.* Late Pliocene (Villafranchian) mammals from Sarikol Tepe, Ankara, Turkey // Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. 1999. N. 39. S. 165–202.
- Koufos G. D.* The presence of *Sus strozzi* in the Villafranchian (Villanyian) of Macedonia (Greece) // Palaontol. Zeitschrift. 1986. Bd. 60. S. 341–351.
- Koufos G. D.* The Villafranchian mammalian faunas and biochronology of Greece // Bollet. Soc. Paleontolog. Italiana. 2001. V. 40. N. 2. P. 217–223.
- Koufos G. D., Kostopoulos D. S.* Biochronology and succession of the Plio-Pleistocene macromammalian localities of Greece // Mem. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier. 1997a. N 21. P. 619–634.
- 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). 1997b. N 34. S. 33–63.
- Kretzoi M.* Bericht über die Calabrische (Villafranchische) fauna von Kisláng // Kom. Fejér. Földtani Intérez. Evkönyve, Betűrendes Mutató. 1954. S. 239–265.
- Kurten B., Crusafont P. M.* Villafranchian carnivores (Mammalia) from la Puebla de Valverde (Teruel, Spain) // Comment. biol. Soc. sci. Fenn. 1977. V. 85. P. 1–39.
- Kurten B., Garevsky R.* Giant hyena *Hyaena brevirostris* Aymard (Mammalia, Carnivora) from the Middle Pleistocene of Manastirec, Yugoslavia // Ann. Zool. Fennici. 1989. N 26. P. 145–147.
- Lacombat F.* New data on the early Villafranchian fauna from Viallette (Haute-Loire, France); collection of the muse Crozatier (Le Puy-de-Velay, Haute-Loire) // Stratigraphy, paleontology and paleoenvironment of Pliocene-Pleistocene of Transbaikalia and interregional correlations. Ulan-Ude, 2006. P. 56.
- Lehmann U.* Weitere fossillunde aus dem ältesten Pleistozan der Erpfinger Hohle (Schwabische Alb) // Mitteilungen Geologisch. Staatsinst. Hamburg. 1957. Ht. 26. S. 60–99.
- Lindsay E. H., Opdyke N. D., Johnson N. M.* Pliocene dispersal of the horse *Equus* and Late Cenozoic mammalian dispersal events // Nature. 1980. V. 287. N 5778. P. 135–138.
- Lister A. M.* “Gradualistic” evolution: its interpretation in Quaternary large mammal species // Quatern. Intern. 1993a. V. 19. P. 77–84.
- Lister A. M.* The stratigraphical significance of deer species in the Cromer Forest-bed Formation // Journ. Quatern. Sci. 1993b. V. 8. N 2. P. 95–108.
- Lister A. M.* Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths // The Proboscidea. Evolution and palaeontology of elephants and their relatives. Oxford, New York, Tokyo, 1996. P. 204–213.
- Lister A. M., Essen H.* *Mammuthus rumanus* (Ștefănescu), the earliest mammoth in Europe // Advanc. in Vertebr. Paleont. «Hen to Panta». Bucharest, 2003. P. 47–52.
- Lister A. M., Sher A. V.* The origin and evolution of the woolly mammoth // Science. 2001. V. 294. P. 1094–1097.
- Macinnes D. G.* Miocene and post Miocene Proboscidea from East Africa // Trans. Zool. Soc. London. 1942. V. 25. Pt 2. P. 33–106.
- Made van der J.* European Suinae (Artiodactyla) from the Late Miocene onwards // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1989. № 28. P. 329–339.
- Maglio V. J.* Origin and evolution of the Elephantidae // Transact. Amer. Philosoph. Soc. 1973. V. 63. Pt. 3. 149 p.
- Major C. I. F.* Studiî sugli avanzi pliocenici del genere *Sus* (*Sus strozzi*) // Atti Soc. toscana Sci. nat. Proc. verb. 1881. V. 2. P. 227.

- Malez M. Die quartaren Vertebraten-Faunen in der SFR Jugoslawien // Quartärpaläontol. 1986. N 6. S. 101–117.
- Markov G. N., Spassov N. Primitive mammoths from Northeast Bulgaria in the context of the earliest mammoth migrations in Europe // Advanc. in Vertebr. Paleont. «Hen to Panta». Bucharest, 2003. P. 53–58.
- Martelli A. Su due mustelidi e un felide del Pliocene toscano // Boll. Soc. geol. Ital. 1906. V. 25. P. 595–612.
- Martin R. Les affinités de *Nyctereutes megamastoides* (Pomel) canide du gisement villafranchien de St. Vallier (Droome Fr.) // Paleovertebrata. 1971. N 4. 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. N 57. P. 87–96.
- Maschenko E. N. Individual development, biology and evolution of the woolly mammoth *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) // Cranium. 2002. V. 19/1. 120 p.
- Mein P. Resultats du groupe de travail de Vertebres // Report on activity of the RCMNS working groups (1971–1975). Bratislava, 1975. P. 78–81.
- Mein P. Updating of MN zones / European Neogene Mammal Chronology / Eds. E. H. Lindsay et al. New York: Plenum, 1990. P. 73–90.
- Meon H., Ballesio R., Guerin C. et al. Approche climatologique du neogene superieur (Tortonien a Pleistocene moyen ancien) d'apres les faunes et les flores d'Europe occidentale // Mem. Museum Nat. d'Histoire Natur. Ser. B. T. 27. 1979. P. 182–195.
- Merla G. I. Leptobos Ruutim. Italiani // Palaeontogr. Ital. 1949. V. 66. Ser. n. V. 16. 155 p.
- Metz-Muller F. A mandible of *Anancus arvernensis* (Proboscidea, Mammalia, Pliocene) with pentalophodont M2's — significance of the pentalophodont grade in *Anancus* // N. Jb. Geol. Palaont. Mh. 1996. H. 12. S. 709–726.
- Morales J., Aguirre E. Carnivores de Venta del Moro // Trab. Sobre Neogeno-Quatern. 1976. N 5. P. 31–32.
- Muller-Lhotska U. A. Das Pferd in der Schweiz. Zurich, 1984. 352 p.
- Musil R. Die Equiden-Reste aus dem Pleistozan von Süssenborn bei Weimar // Palaontol. Abhand. Abt. A. Palaeozoologie. 1969. Bd. 3. H. 3–4. S. 623–664.
- Nesti F. Sulla nuova specie di elefante fossile del Valdarno // Nuovo Giorn. Dei Letterati. 1825. V. 2. N. 24. P. 195–216.
- Orlov J. A. Über die Reste der fossilen Cameliden aus dem Gouvernement Akmo-linsk (Westsibirien) // Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. URSS. 1929. N 30. S. 549–587.
- Orlov J. A. Über die Reste der fossilen Camelidae aus dem Gouvernement Semipalatinsk (Westsibirien) // Ann. Soc. Pal. Russie. 1930. N 8. S. 99–116.
- Osborn H. F. Proboscidea: A monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodonts and elephants of the world. New York: The American Museum Press, 1936. V. 1. 802 p.
- Osborn H. F. Proboscidea. Amer. Mus. Natur. hist. Press. 1942. V. 2. P. 805–1676.
- Palombo M. R., Ferretti M. P. Elephant fossil record from Italy: knowledge, problems, and perspectives // Quaternary International. 2005. V. 126–128. P. 107–136.
- Pavlowa M. Les elephants fossiles de la Russie // Nouv. Mem. Spec. Imp. Nat. Moscou. 1910. N 17. P. 1–56.
- Pavlowa M. Les elephants fossiles du sud de l'URSS // Збірник пам'яті акад. П. А. Тутковського. Київ: Вид-во ВУАН. 1931. Т. 2. 67 p.

Pickford M, Morales J. R., Soria D. Fossil camels from the Upper Miocene of Europe: implications for biogeography and faunal change // *Geobios*. 1995. V. 28. N 5. P. 641–650.

Pilgrim G. E., Schaub S. Die schraubenhornige Antilope des europäischen Oberpliocäns und ihre systematische Stellung // *Abhand. Schweiz. Palaeontol. Gesellschaft / Kom. von E. Birkhauser & Cie. Basel*, 1939. Bd. 62. 36 s.

Pomel A. Nouvelle espece de chien fossile decouverte dans les alluvions volcaniques de l'Auvergne // *Bull. Soc. geol. France*. 1842. T. 14. 38 p.

Prat F. Les equides villafranchiens en France. Genre *Equus* // *Cahiers du Quaternaire*. 1980. N 2. P. 83–94.

Qiu Z. X. Die Hayeniden aus dem Ruscenicum und Villafranchium Chinas, Munchnez // *Geow. Abh. Reihe A*. 1987a. N 9. P. 1–110.

Qiu Z. X. The chinese hipparionine fossils // *Palaeont. Sinica. Science Press, Beijing*, 1987b. N 175. New ser. C. N 25. 250 p.

Qiu Z. X., Qiu Z. D. Chronological sequence and subdivision of Chinese Neogene mammalian faunas // *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecology*. 1995. N 116. P. 41–70.

Qiu Z., Deng T., Wang B. Early Pleistocene mammalian fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China // *Palaeont. Sinica. Science Press, Beijing*, 2004. V. 191. New ser. C. N 27. 198 p.

Radulesco C., Samson P. Sur un nouveau cerf megacerin du Pleistocene Moyen de la Depression de Brasov (Roumanie) // *Geol. Rom*. 1967. N 6. P. 317–344.

Radulesco C., Samson P. The Plio-Pleistocene mammalian succession of the Oltet Valley, Dasic basin, Romania // *Quartärpaläontol*. 1990. N 8. S. 225–232.

Radulesco C., Samson P. Biochronology and evolution of the Early Pliocene to the Early Pleistocene mammalian faunas of Romania // *Bollet. Soc. Paleontolog. Ital*. 2001. V. 40. N. 2. P. 28–291.

Radulescu C., Burlacu D. On the presence of *Paracamelus alutensis* (Gr. Stefanescu) (Camelidae, Mammalia) at Fratesti (Giurgiu Dept., Romania) // *An. Univ. Bucuresti. Ser. Geol*. 1993. N 42. P. 65–68.

Ramaccioni G. L'*Elephas planifrons* di laiatico (Pisa) // *Paleontogr. Ital*. 1936. N 36. P. 215–233.

Rook L. *Pannonictis nestii* (Carnivora, Mammalia) from the late Villafranchian of Petrafitta (Umbria, Italy) // *Eclogae geol. helv*. 1995. V. 88. N 3. P. 853–864.

Rook L., Torre D. The wolf-event in Western Europe and the beginning of the Late Villafranchian // *N. Jb. Geol. Palaont. Mh*. 1996. H. 8. S. 495–501.

Samson P. Les equides fossiles de Roumanie // *Geologie Romania*. 1975. N. 14. P. 165–352.

Sen S. Magnetostratigraphy of the Villafranchian mammal locality of Saint-Vallier (Drome) // *Geobios*. 2004. N 37. S. 58–61.

Schaub S. Die kleine Hirschart aus dem Oberpliocäen von Seneze (Haute-Loire) // *Eclog. Geol. Helv*. 1941. V. 34. N2. S. 264–271.

Schaub S. Revision de quelques carnassiers villafranchien du niveau des Etouaires // *Eclogae Geol. Helvet*. 1949. N 42. P. 492–506.

Schmid E. Untersuchungen am Gebiss von Leoparden und anderen Feliden // *Ztschr. Säugetierk*. 1940. Bd. 15. S. 1–180.

Schmidt-Kittler N. Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasien // *Palaeontogr. Abt. A*. 1976. Bd. 155. S. 1–131.

Soria D., Aguirre E. El Canido de Laina: revision de los Nyctereutes fossiles // Trabajos sobre Neogene-Quatern. 1976. N 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., Palaeoclimat., Palaeoecology. 1997. V. 133. P. 243–258.

Soto E., Morales J. Grandes mamiferos del yacimiento Villafranchiense de Casablanca I, Almenara (Castellon) // Estudios geol. 1985. V. 41. № 3–4. P. 243–249.

Spasov N. Villafranchian succession of mammalian megafaunas from Bulgaria and the biozonation of south-east Europe // Mem. Trav. E.P.H.E. Inst. Montpellie. 1997. N 21. P. 669–676.

Spasov N. Biochronology and zoogeographic affinities of the Villafranchian faunas of Bulgaria and South Europe // Historia Naturalis Bulgarica. 2000. N. 12. P. 89–128.

Stefanescu Gr. Camila fosila din Rominia. Muz. Geol. Pal., Bucuresti, 1895. P. 89–123.

Stefanescu Gr. Camila fosila din Romania. Este stramoasa camilelor Dromadera si Camila salbatica din Africa // Anuarulu museului de geologia si de Paleontologia. Bucuresti, 1910. V. 4. P. 46–70.

Suc J.-P. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe // Nature. 1984. V. 307. P. 429–432.

Tedford R. H., Qui Z. Pliocene Nyctereutes (Carnivora: Canidae) from Yushe, Shanxi, with comments on Chinese fossil racoon-dogs // Vertebrata PalAsiatica. 1991. N 29. P. 176–189.

Teilhard de Chardin P., Piveteau J. Les Mammiferes fossiles de Nihowan (Chine) // Ann. Paleontol. 1930. T. 19. P. 10–128.

Teilhard de Chardin, Trassaert M. The Pliocene Camelidae, Giraffidae, and Cervidae of southeastern Shansi // Paleontol. Sinica. 1937. Ser. n. C. N 1. P. 1–68.

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. N 1. P. 121–127.

Tesakov A. S. Evolution of bank voles (*Clethrionomys*, Arvicolinae) in the late Pliocene and early Pleistocene of Eastern Europe // Acta zool. cracov. 1996. V. 39. N 1. P. 541–547.

Tesakov A. S. New data on Plio-Pleistocene jerboas of the genus *Ploscirotopoda* from Eastern Europe (Mammalia, Dipodidae) // Zoosystematica Rossica. 2001. N 9. P. 237–244.

Tesakov A. S., Dodonov A. E., Titov V. V., Trubikhin V. M. Plio-Pleistocene geological record and small mammal faunas, eastern shore of the Azov Sea, Southern European Russia // Quaternary International. 2007. N 160. P. 57–69.

Titov V. V. Most ancient elephants from the south of Russia // La Terra degli Elefanti, Proceedings of the First International Congress: Rome. 2001. P. 152–156.

Titov V. V. *Paracamelus* from the Late Pliocene of the Black Sea region // Advanc. In Vertebr. Paleont. «Hen to Panta». Bucharest, 2003. P. 17–24.

Tobien H. Biostratigraphy of the mammalian faunas at the Pliocene – Pleistocene boundary in the middle and Western Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecology. 1970. V. 8. № 2–3. P. 77–93.

Torre D., Ficarelli G., Masini F. et al. Mammal dispersal events in the early Pleistocene of Western Europe // Courier Forsch.-Inst. Senckenberg. 1992. N 153. P. 51–58.

Torre D., Abbazzi L., Bertini A. et al. Structural changes in Italian Late Pliocene – Pleistocene large mammal assemblages // Bollet. Soc. Paleontolog. Ital. 2001. V. 40. N. 2. P. 303–306.

Van Essen H., Mol D. Plio-Pleistocene proboscideans from the southern bight of the North Sea and the Eastern Scheldt, the Netherlands / In Shoshani & Tassy (eds.): The Proboscidea, evolution and paleoecology of Elephants and their relatives. London, Oxford University Press, 1996. P. 214–224.

Van Valkenburgh B., Grady F., Kurten B. The Plio-Pleistocene cheetah-like cat *Miracinonyx inexpectatus* of North America // Journ. Vertebr. Paleontol. 1990. V. 10. N 4. P. 434–454.

Vekua A. K. Die wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische bedeutung // Jahrb. Romisch. Germanischen Zetralmuseums Mainz. 1995. 180 s.

Viret M. J. Les loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de mammiferes villafranchiens // Nouv. arch. mus. d'Hist. natur. Lion. 1954. Fasc. 4. P. 1–201.

Vislobokova I. A. Elks in the Pliocene of the USSR // Quartärpaläont. 1986. N 6. S. 239–242.

Vislobokova I. A. On the evolution of megacerines // Vertebr. Palasiatica. 1990. V. 28. N 2. P. 151–158.

Vislobokova I. A. The Pliocene Podpusk-Lebyazhë mammalian faunas and assemblage, Western Siberia // Palaeontogr. Ital. 1996. V. 83. P. 1–23.

Vislobokova I. A., Sotnikova M. V., Dodonov A. E. Late Miocene – Pliocene mammalian faunas of Russia and neighbouring countries // Bollet. Soc. Paleontol. Ital. 2001. V. 40. N. 2. P. 307–313.

Vislobokova I. A., Sotnikova M. V., Erbaeva M. A. The villafranchian mammalian faunas of the asiatic part of former USSR // II Quatern. Ital. Jn. Quatern. Sci. 1995. V. 8. N 2. P. 367–376.

Voorhies M. R., Corner R. G. *Megatylopus(?) cochrani* (Mammalia: Camelidae): a re-evaluation // J. Vert. Paleontol. 1986. V. 6. N 1. P. 65–75.

Voros I. *Archidiskodon gromovi* Alexejeva et Garutt, 1965 from the Upper Pliocene gravel of Aszod (Hungary) // Fragm. min. et paleontol. 1985. V. 12. P. 43–49.

Vos J. de, Mol D., Reumer J. W. F. Early Pleistocene Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Oosterschelde (the Netherlands), with a revision of the cervid genus *Eucladoceros* Falconer, 1868 // DEINSEA. 1995. N 2. P. 95–121.

Werdelin L., Solounias N. The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution // Fossils and Strata. 1991. N 30. 104 p.

Zdansky O. *Paracamelus gigas* Schlosser // Paleontol. Sinica. 1926. V. 2 (C). N 4. P. 1–44.

SUMMARY

The Khapry Faunal Unit is the famous east European analogue of Middle Villafranchian faunas. Localities of the fauna are associated with alluvial layers that are excavated in sand pits and exposures along the northeast coast of the Sea of Azov and the right bank of the lower stream of the Don River near Rostov-on-Don and Taganrog cities (south of Russia). Main sites include Khapry, Liventsovka (the stratotype and the parastratotype of the Khapry faunistic complex), Mokriy Chaltyr', Morskaya, Volovaya Balka and others.

Most of the large mammal bones from Khapry and Liventsovka sand pits were found in lower layers of alluvium. Based on analysis of species composition and sample preservation, the Khapry megafauna association is indivisible chronologically. After recent revision, the Khapry complex includes 84 vertebrate taxa, including 30 small and 34 large mammal taxa.

The full list of large mammals includes: *Nyctereutes megamastoides*, *Canis* cf. *senezensis*, *Ursus* cf. *etruscus*, *Lutra* sp., *Pannonictis nestii*, Mustelidae gen., *Pliocrocota perrieri*, *Pachycrocota brevirostris*, *Homotherium crenatidens*, *Lynx issiodorensis*, *Acinonyx pardinensis*, *Anancus arvernensis alexeevae*, *Archidiskodon meridionalis gromovi*, *Hipparion moriturum*, *Equus* (*Allohippus*) *livenzovensis*, *Equus* sp., *Stephanorhinus* ex gr. *megarhinus-kirchbergensis*, *Elasmotherium* cf. *caucasicum*, *Sus strozzii*, *Paracamelus alutensis*, *Paracamelus* cf. *gigas*, *Cervus* (*Rusa*) *philisi*, *Eucladoceros* cf. *dicranios*, *Arvernoceros* sp., Cervidae gen. indet., *Libralces gallicus*, *Palaeotragus* (*Yuorlovia*) *priasovicus*, *Leptobos* sp., *Gazellospira gromovae*, Tragelaphini gen. indet., Tragelaphinae gen. indet., *Gazella* cf. *subgutturosa*, Gazellinae gen. indet. (Bajgusheva, 1971; Titov, 2000; Nikolsky, Titov, 2002; Sotnikova et al., 2002).

The majority of samples pertains to *Anancus*, *Archidiskodon*, *Equus*, *Paracamelus*, *Arvernoceros* and *Eucladoceros*; these animals were inhabitants of steppe and forest-steppe landscapes. All of these animals required regular watering-places.

Systematic paleontology of some representatives of the association

PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Gomphotheriidae Hay, 1922

Anancus Aymard, 1859

Anancus arvernensis (Croizet et Jobert, 1828)

Anancus arvernensis alexeevae Bajgusheva, 1971

H o l o t y p e : ROMK, № L-103, a right upper jaw with M²-M³ in the collection of Rostov local museum (Russia).

T y p e l o c a l i t y : Liventsovka, northeast Sea of Azov Region, Russia.

A g e o f t h e t y p e l o c a l i t y : Upper Pliocene, Middle Villafranchian, MN 17.

M a t e r i a l : A number of upper and lower jaws with teeth, isolated teeth, and postcranial bones were discovered in some Khapry fauna localities.

Description and comparison: The number of transverse ridges is 4 on M^2 and 4 or 5 on M^3 , excluding anterior and posterior talons. The upper dentition has 2-5 additional tubercles (conules) in anterior valleys. Inner and outer cones are alternating, not opposite. Cement is present between cones. The anterior talon on M^3 is well developed and consists of a compact row of tubercles. There is a tendency for the formation of a sixth loph on M^3 . Tubercles on the posterior talon are quite large, and have a separate root. The cingulum is well developed on the inner and outer parts of the crown. Lower jaws are relatively small with a short, downturned rostrum. The height of the horizontal ramus behind M_3 is 118,0-133,0 mm. Lower tusks were not found. M_2 has 4 lophids and M_3 has 6. Additional intermediate conules are not numerous. Crown lengths are: dp_3 — 46,0 mm, dp_4 — 79,0 mm, M_1 — 100,0 mm, M_2 — 135,0 mm, M_3 — 199,0-210,0 mm.

The dentition of *Anancus* from Liventsovka is similar to that of representatives of the genus from Lower Pliocene deposits of Europe (Perrier, Toscana, Treviso, Spoleto etc.). However, in comparison with the typical subspecies *A. arvernensis arvernensis*, lower jaws of *Anancus* from the Khapry association are less massive, the rostrum is shorter, and the teeth are smaller. From *A. arvernensis arvernensis* and *A. arvernensis brevirostris* the Khapry association mastodon differs by the addition of tubercles and well developed cement on the crowns, and the absence of lower milk tusks (Bajgusheva, 1971).

Anancus from Liventsovka is larger than *A. arvernensis chilhiacensis* Boeuf (Boeuf, 1992) from Chilhac (early Pleistocene, France) and *A. arvernensis falconeri* Osborn (late Pliocene, United Kingdom), and has fewer conules. *A. arvernensis alexeevae* differs from *A. arvernensis sinensis* Hopwood (Ruscinian, China) in having smaller and broader teeth with more secondary elements.

Results and discussion: It is possible to attribute to *A. a. alexeevae* some findings from late Pliocene – early Pleistocene sites from the territory of Northern Caucasus: Psekups, Malgobek (Mozdok), Liapino (Mariupol), Sablia, Tsimbal (Tamanian peninsula; Dubrovo, 1963; Bajgusheva, 1971).

At the end of the Pliocene anancoid mastodonts disappeared from nearly all the territory in Asia where previously they had been widely distributed. However, remains of the genus *Anancus* are frequently found in middle-upper Pliocene and lower Pleistocene deposits of Europe. They are found at: Yukari-Sogutonu (Turkey; Becker-Platen et al., 1975), Etouaires, Vialette, Rocca Neyra, Villaroya, Pardines, Olivola, Saint-Vallier, Valdarno, Chilhac (France, Boeuf 1992), Sesklon, Polylakkos (Greece; Koufos, Kostopoulos; 1997), Eastern Scheld Estuary (Netherlands; Van Essen, Mol, 1996), and Great Britain (Osborn, 1936; Alexeeva, 1986). All of these forms differ from the type subspecies, *A. arvernensis arvernensis*, from the early Pliocene.

Dwarfing of late forms of *Anancus*, the usual presence of the sixth loph on M^3 , and the occurrence of additional tubercles and cement in tooth valleys was probably a response to climatic aridification that began in the terminal Pliocene and resulted in the change of vegetative communities. Further drying and temperature decrease led to extinction of mastodons within Europe.

Elephantidae Gray, 1821

Archidiskodon Pohlig, 1889

Archidiskodon meridionalis (Nesti, 1825)

Archidiskodon meridionalis gromovi Garutt et Alexeeva, 1964

H o l o t y p e : ROMK, № L-113, the cranium of an adult male in the collection of the Rostov local museum (Russia).

T y p e l o c a l i t y : Liventsovka, northeast Sea of Azov Region, Russia.

A g e o f t h e t y p e l o c a l i t y : Upper Pliocene, Middle Villafranchian, MN 17.

M a t e r i a l : The material includes about 380 teeth and postcranial bones from various Khapry fauna localities. There are 148 samples of upper and lower molars.

D e s c r i p t i o n a n d c o m p a r i s o n : The cranium is relatively low and elongated in the sagittal direction (the ratio of the length to the height — 0,86). The forehead is concave and exhibits notable narrowing (the ratio of the forehead's weight to the skull's weight in the occipital area — 0,29). The occiput is wide and its angle with the tooth occlusal surface is nearly 90°. The top of the cranium is weakly convex. The intermaxillary bones are slightly elongated anteriorly. The mandibular rostra are long and wide and antero-ventrally directed (Alexeeva, Garutt, 1965; Garutt, Baigusheva, 1981). These features distinguish the skull *A. m. gromovi* from other representatives of *Archidiskodon*. During excavation the cranium, ROMK № L-113, was damaged across the top. According to V. E. Garutt who restored this specimen, the cranium was slightly distorted; this distortion of the cranium's height was no more than 50-60 mm.

Molars are low and wide (the crown width is 80-85 % of its height). The height of the unworn tooth plate at the centre of crown is only 97 mm. *Archidiskodon* teeth from Khapry association localities have a relatively small number of enamel plates and a small lamellar frequency in comparison with other elephants of the “meridionalis” group.

Elephants from Khapry deposits have a greater number of enamel plates in the teeth, and on average a higher lamellar frequency than does more archaic *A. m. rumanus*. *A. m. rumanus* has a greater length for a single plate (28,4 mm) than does *A. m. gromovi* (15,8-25,6 mm).

Molars of *A. m. gromovi* are similar in lamellar frequency and enamel thickness to the teeth of “southern elephants of primitive type” from Norwich Crag (England), Laiatico, San Regolo, San Miniato, Inchiza Belobo (Italy; Azzaroli, 1977), Aszod (Hungary; Voros 1985), Ferladany (Moldova; Pavlowa, 1910), Podpusk (Kazakhstan; Vislobokova, 1996) and Kuruksay (Tajikistan). These “southern elephants” were referred by Maglio (1973) to *A. meridionalis* “Laiatico stage”. But the fragmentariness of elephant remains from these Early–Middle Villafranchian sites of western, central and southern Europe does not allow comparisons to be made with the numerous collection of *A. m. gromovi*. Some of eastern European “primitive” elephants may be ascribed to *A. m. rumanus* (Lister, Essen, 2003).

The teeth from Khapry and Liventsovka have on average a smaller number of plates on $M^3/3$ and a smaller lamellar frequency than do teeth of typical *A. meridionalis meridionalis* from Upper Valdarno (Italy), Seneze, Chagny (France), Georgievsky quarry (Russia) and other Late Villafranchian localities of Europe (Garutt, Safronov, 1965; Azzaroli, 1977; Maglio, 1973; Dubrovo, 1989; Lister, 1993, 1996). The comparison is compromised somewhat by the fact that tooth data for *A. m. meridionalis* often includes combined data from several sites (Maglio, 1973; Dubrovo, 1989). In general, tooth size in *Archidiskodon*

from the Khapry Faunal Unit is smaller, and the unworn enamel plate height is lower, than in *A. m. meridionalis*.

Comparison of *A. m. gromovi* $M^3/3$ with those of Early Pleistocene *A. m. tamanensis* from Sinaya Balka (Tamanian peninsula, Russia) and other sites showed that in such parameters as length of the crown and lamellar frequency, these forms partly overlap. But elephants from Liventsovka have a lower number of plates, and on average, a smaller lamellar frequency (Bajgusheva, Titov, 2001).

Postcranial bones of *A. m. gromovi* have similar dimensions and proportions to those of “southern elephants” but are somewhat smaller. The reconstructed height at the withers in a skeleton is nearly 3,2-3,5 m. “Gromov’s” elephant has measurements similar to those of small forms of woolly mammoth, but differs from them by more slender limb bones and elongated humeri. The last fact may suggest that their diet included a considerable amount of food from the upper vegetation layer.

Results and discussion: Because of significant differences in tooth parameters, skull, and postcranial characteristics between “southern elephants” and other representatives of the “mammoth line” (altogether 28 differences by Garutt, 1998) we think it reasonable to separate these groups at the genus level. All taxa of “meridionalis” elephants are related to the genus *Archidiskodon*. The first appearance of the genus *Mammuthus* (including “steppe”, “chosaricus” and “woolly” mammoth) is marked by the Trogontherii elephant.

Taking into consideration the large variability seen in cranial, dental, and postcranial characteristics, we view the following subspecies of *Archidiskodon meridionalis* from eastern Europe and the northern Caucasus as valid: *A. m. rumanus* (early-middle Villafranchian), *A. m. gromovi* (middle Villafranchian), *A. m. meridionalis* (middle? – late Villafranchian), *A. m. taribanensis* (late Villafranchian; Transcaucasus), and *A. m. tamanensis* (Late Villafranchian – Early Galerian; the Sea of Azov Region).

In view of several differences from typical *A. meridionalis*, we consider that the Khapry association elephant is a distinct subspecies. The presence of a primitive “southern elephant” in Europe was noted by several investigators (Ramaccioni, 1936; Azzaroli, 1977; Maglio, 1973; Lister, 1993, 1996). However, its taxonomic status has been controversial. Looking at dental characteristics of early and late meridionaloid elephants we can see their gradual conversion from early to Late Villafranchian types. So, it is inexpedient to pick out the “rumanus” type elephant as the separate specific taxon.

Observed variability in skull structure of different *Archidiskodon* testifies to their various specializations and to their significant diversity. Taking into account the landscape-climatic differences between various regions within the geographic area of “southern elephants” in Eurasia, the presence of several geographical subspecies on this territory during the Plio-Pleistocene is possible. This is confirmed by the taxonomic variety shown by related proboscideans woolly mammoths. Several taxa of *Mammuthus* are known in the Pleistocene, differing in the morphology of the teeth and the skull.

All diagnostic measurements (crown length; number of plates (with and without the talon); lamellar frequency) overlap between the different forms of “southern elephants”. Comparisons between different subspecies of *Archidiskodon meridionalis* that use only minimal and maximal values are insufficient. Mean values, determined for different samples, are also necessary for the analysis. Another problem is that some researchers included in the dental formula plates that form the talons, while others did not.

Measurements taken on highly worn teeth also present problems when comparisons are made. Removal through wear of the anterior talon and some of the succeeding plates changes the length and width of the crown. For example, the M^3 of *A. m. meridionalis* from Upper Valdarno, attributed by V. J. Maglio (1973) to the “Montevarchi stage” (specimens IGF-46, IGF-Na5, IGF-1054 type), has the same number of enamel plates as *A. m. gromovi* according to the table (11+talon, 12+talon, 12+talon correspondingly). However, based on measurements, these teeth are highly worn. Thus the anterior talon likely were destroyed and was not included in the dental formula. It thus appears that the minimum number of plates on the upper teeth of the “Gromov’s” elephant and the “southern” elephant differs on average by 2.

According to Alexeeva and Garutt (1965), one of the diagnostic species characters of “*A. gromovi*” is the unvarying presence of the last permanent upper premolar, which is considered a primitive feature. That tooth is actually present, but reduced, on the skull from Khapry (specimen GIN, № 300/122, collection of Geological institute RAS, Moscow) and consists of a variable numbers of tubercles. The presence of simultaneously functioning “ P^4 ” and M^1 caused V. I. Gromov (1977) and Garutt (Garutt et al., 1977) to suppose a possibility of vertical replacement of first generation of teeth. Such feature is typical for more primitive proboscideans and unknown at *A. m. meridionalis*. There is information that such a peculiarity is present on the skull from Olteni in the museum of Kraiova (Rumania; V. E. Garutt, pers. com). Other researchers consider that feature as an individual atavism (Dubrovo, 1989), rudiment (Titov, 2001), or abnormal development of dp^2 (Maschenko, 2002).

PERISSODACTYLA Owen, 1848

Equidae Gray, 1821

Equus Linnaeus, 1758

Equus (Allohippus) livenzovens Bajgusheva, 1978

H o l o t y p e: ROMK, № L-4, the cranium of an adult female in the collection of Rostov local museum (Russia).

T y p e l o c a l i t y: Livenzovka, northeast Sea of Azov Region, Russia.

A g e o f t h e t y p e l o c a l i t y: Upper Pliocene, Middle Villafranchian, MN 17.

M a t e r i a l: The material includes about 250 specimens — skulls, upper and lower jaws, teeth and postcrania from some Khapry fauna localities.

D e s c r i p t i o n a n d c o m p a r i s o n: The skull is large and relatively narrow. The estimated basal length is about 570-580 mm (sample ROMK, № L-4), and 600 mm (sample ZIN, № 31078, collection of Zoological institute RAS, S.-Petersburg). The facial part of the skull is elongated and deflected downward about 25° relative to the cerebral part (sample ZIN, № 31078). The ratio of incisor arcade width to the breadth of the forehead behind the posterior edge of the eye-socket is 0,32 (ROMK, № L-4) and 0,314 (ZIN, № 31078). The caudal border of the narial notch is above P^2 . The orbits are elongated and their upper edges are just below the frontal bone surface. The external auditory meatus is high and straight. The sagittal crest is low and bifurcated at the level of the os occipitale.

The upper incisive row is curved. The chewing surface of little worn incisors is oval and in heavily worn incisors is prismatic. The female C^1 is tiny compared to the male

C¹. An alveolus for a rudimentary P¹ is present. The upper cheek teeth are characterized by significant enamel plication that is especially pronounced on the inner side of the anterior fossette. On highly worn teeth the complexity of the enamel plication is simplified. The protocone is relatively short and boot-shaped. The index of protocone length to width is 34,7 and 52,8 for P³ and P⁴, respectively, and is 31,0 and 46,4 for M¹ and M², respectively. The length of the chewing surface is 32,0-49,0 mm for P², 30,0-36,4 mm for P³⁻⁴, 25,0-32,6 mm for M¹⁻², and 27,0-35,0 mm for M³. The hypocone is wide and on the posterior end is rounded or has "a beak". The hypoconal groove is comparatively deep and narrow. The lingual border of the hypocone is level with the protocone base. The pli caballin is notably long and usually single on teeth in mid-wear. The parastyle is wide, round, and tends to bifurcate on large premolars. The mesostyle is relatively narrow. The ratio of premolar row length to molar row length is 1,03 (specimen ZIN, № 31078).

The lower jaw is narrow and elongated. The angle between the horizontal and vertical ramus is 110° on specimen ROMK, № L-1911, and 121° on specimen AKM, № 1535. The lower border of the mandible is straight and the symphysis is long. The range in length of P₂ is 34,0-41,5 mm, P₃₋₄ — 28,0-36,0 mm, M₁₋₂ — 26,5-36,0 mm and M₃ — 35,0-38,5 mm. The double knot is of "stenonis" type. Metaconids and metastylids are usually rounded. The postflexid is greatly plicated on the premolars and little-worn molars. The index of postflexid length is 37,9-52,8 for P₃₋₄ and 27,2-58,7 for M₁₋₂. On premolars the ectoflexid is rather shallow and during wear it closely approaches the isthmus of the double knot but does not penetrate it. On the molars the ectoflexid enters the isthmus on little-worn teeth, and on highly-worn ones it joins the lingualflexid. Lingualflexids are "V-shaped" and become deeper during wear. The pli caballinid is single and may vary in shape. The protostylid is not expressed.

The horse from the Khapry alluvium is smaller and has less plicated tooth enamel, a smaller protocone, and slender metapodials in comparison with *E. süssenbornensis* Wüst (Süssenborn, Germany) and *E. verae* Sher (Kolyma lowland). *E. livenzovensis* has larger bones and teeth than the Eurasian species *Equus (Allohippus) stenonis* Cocchi, *E. sanmeniensis* Teilhard de Chardin et Piveteau (Nihewan, China), *E. altidens* Reichenau (Germany), *E. sivalensis* Falconer (Siwalik), and *E. nomadicus* Falconer et Cautley (India).

E. livenzovensis shares several features with typical stenonid horses. These include an elongated muzzle, a narrow forehead, and the shape of the protocone and double knot (Azzaroli, 1990). In addition to larger size, distinguishing characteristics of the horses from Liventsovka and Khapry include narial notch above P² but not above P³, as in *Equus stenonis*, and preorbital fossa strongly developed. The incisor breadth of *E. livenzovensis* is smaller (70 mm) than *E. stenonis vireti* Prat from Saint-Vallier have (78-82 mm). The ratio of incisor arcade breadth to forehead breadth in *Equus* from Liventsovka is 0,321 and 0,35 in the horse from Saint-Vallier.

In comparison with typical *Equus stenonis*, the horse from Liventsovka has longer and more slender metapodials and proximal phalanges. Metapodial proportions for this horse (the average of the index of diaphysis massiveness for Mc III is 14,4 and for Mt III is 13,3) are similar to recent savanna *Equus burchelli boehmi* (Mc III — 14,97, Mt III — 13,2) and to the mountain zebra, *E. zebra hartmannae* (Mc III — 14,76, Mt III — 12,97). We think that the main habitats frequented by *E. livenzovensis* were steppe areas of forest-steppe landscapes, hill and valley slopes, and flood-lands.

Results and discussion: The dental characteristics of the large horse from the Khapry association are similar to those of *Equus* of the combined group

E. major – *E. bressanuss* – *E. robustus*. But measurements and limb bone proportions differ in these forms. Metapodials of *E. livezovensensis* are less massive than those of *E. major* – *E. bressanus* from Seneze (France), East-Runtun (Italy), Wurzburg-Shalksberg (Germany), Kislang (Hungary) and Moiseevka (Kazakhstan) (Azzaroli, 1990; Forsten, 1998). Horses similar to *E. livezovensensis* have been found at Tataurovo, Psekups (Russia) and probably from Novie Tanatry, Dolinskoe, Oasele (Moldova), Kryzhanovka (Ukraine), Tegelen (Nederland), Sidestrand (Great Britain), Bacton (Italy), Podpusk-Lebiazhensky (Kazakhstan) (Vislobokova, 1996; Forsten, 1998). Specimens from Middle Villafranchian localities (Montopoli (Italy), Huelago, Rincon-1 (Spain)), which were attributed to *E. livezovensensis* differ from the Khapry horse in having shorter and slenderer metapodials according to A. Forsten (1998).

Forsten (1998) thought that there were two large horses in the Khapry complex, *E. livezovensensis* and *E. major* Boule. V. Eisenmann (2004) called in question of cranium ROMK № L-4 the precision as a holotype of *E. livezovensensis*. She suggests that it is better to make the holotype of such taxon one of the largest limb bones. Eisenmann doubts the homogeneity of *stenonis* horses in Khapry fauna and marks out 5 different forms. But there are no their detailed characteristics, and only one taxon *A. mygdoniensis* is singled out in this paper. Her opinion is based on the supposition about the heterogeneity of Khapry complex and on the inference of Forsten about the presence of *E. aff. altidens* besides two large *stenonis* forms. We think that there are no obvious dental and skeletal differences to support such multiformity of horses in localities of Khapry layers.

Equus sp.

Description and comparison: Average-sized horse. Upper molars are characterized by the absence of strong enamel plication, by a narrow, antero-posteriorly flattened and undoubled mesostyle, a wide parastyle, a short, rounded protocone (the index of protocone length is 23,8 on P⁴ and 25,0-27,3 on M¹), a round hypocone, a shallow hypoconal groove, and absence of the pli caballin.

In the lower teeth the metaconid and metastylid are roughly equal in size. The plication on the postflexid is less complex than in the teeth of the large horse from the Khapry deposits. The ectoflexid is deep. On little-worn premolars it only reaches to the double knot isthmus. On molars however, significant penetration by the ectoflexid into the isthmus is typical, such that the ectoflexid commonly touches the linguaflexid.

Limb bones are smaller and more slender than in *E. livezovensensis*. The dimensions of the metapodials exceed those of all monodactyl horses of the late Pliocene and early Pleistocene except those of giant forms of the *E. major* – *E. bressanus* – *E. robustus* group. Longer metapodials and larger teeth with a very short protocone distinguish the “smaller horse” of the Khapry complex from European *E. stenonis* and *E. altidens*.

Metapodial massiveness of this horse (the index of diaphysis massiveness Mc III is 13,9 on average and Mt III — 11,6) is similar to that of the desert zebra, *E. grevyi* (Mc III — 13,8, Mt III — 11,75). Very likely then, this horse dwelled in open landscapes.

Rhinocerotidae Gray, 1821

Elasmotherium Fischer von Waldheim, 1808*Elasmotherium chaprovicum* Shvyreva, 2004

Description and comparison: The skull is elongated. The width of the large cupola-shaped eminence on the frontal bones is more than 257 mm. Occipital condyles are large and oval.

The horizontal ramus of the lower jaw is massive. Upper teeth are distinguished by the presence of a closed postfossette basin and irregular enamel plication. The protocone on the heavily worn P^4 is oval. An antecrochet is present. On M^1 the protocone is double-bladed. Crochet and antecrochet are contiguous. The M^2 has open roots. The protocone is three-bladed. Crista and antecrochet are strongly developed. There is a cristella on the ectoloph. The crochet is small. Upper teeth have the following measurements (length/breadth): P^4 — 53,5/46,0 mm; M^1 — 72,0/53,0 mm; M^2 — 83,0/54,0 mm. M_2 and M_3 have a tendency for closure of the roots. Alveolar length of M_2 is 67,0 mm, breadth — 40,6 mm. Length of M_3 is 82,0 and width — 42,0 mm.

The width of the malar arch, and the sizes of the occipital foramen and condyles on specimen ROMK, № L-257 are slightly greater than the finds from Tokmak, Svetly Yar, Zelenokumsk (Shvyreva, 1995), Serepty (Burchak-Abramovich, 1953), Luchka and Rohmanovka (Khromov, 1999), and various other sites. The absence of complete skulls of these animals from the *E. caucasicum* Borissiak site at Sinaya Balka (Tamanian peninsula), and unstudied sexual dimorphism in *Elasmotherium* complicates the comparison.

The upper teeth of *Elasmotherium* from the Khapry complex are larger than those of *E. sibiricum* Fisher and overlap in size those of *E. caucasicum* and *E. peii* Chow. The M^2 from Khapry is narrower (width/length ratio = 78,6), than the M^2 from Caucasian (width/length ratio = 85,52) and Siberian *Elasmotherium* (width/length ratio = 89,27) and is similar in proportion to *E. peii* (width/length ratio = 79,64) from China (Shvyreva, 1995).

The closed postfossette basin, irregular enamel plication and the three-bladed protocone on M^2 are similarities shared between the upper molars of *Elasmotherium* from the Khapry association and those of *E. caucasicum*. *E. sibiricum* and *E. peii* differ from *Elasmotherium* from Liventsovka in having an open postfossette throughout life, well-ordered enamel plication, and a two-bladed protocone (Shvyreva, 1995). The width to length ratios of the lower teeth from Liventsovka (W/L is 60,5 for M_2 and 51,2 for M_3) differ from those of *E. caucasicum* (W/L — 54,55 and 48,1 correspondingly), *E. sibiricum* (W/L is 49,76 and 48,87 correspondingly) and *E. peii* (66,0 and 46,8 correspondingly).

The limb bones of *Elasmotherium* from Liventsovka are shorter than those of Caucasian *Elasmotherium* and are close in length to those of Siberian *Elasmotherium*. Distal limb elements are comparable in size to those of *E. sibiricum*, but are more massive. The same tendency is observed in carpal and tarsal bones from Novie Tanatry and Zubov Sad (Alexeeva, 1977; Shvyreva, 1995).

Results and discussion: *E. chaprovicum* is present in late Pliocene faunas of some sites from the northern Caucasus, Moldova and Asia and displays differences with Siberian and Caucasian *Elasmotherium*. However their remains are rare. It is likely that *E. chaprovicum* was widespread in pre-Pleistocene faunas.

ARTIODACTYLA

Camelidae Gray, 1821

Paracamelus Schlosser, 1903*Paracamelus alutensis* (Stefanescu, 1895)

H o l o t y p e: Lower jaw with teeth, Museum of geology and paleontology of Bucharest (Rumania), collection number is not mentioned.

T y p e l o c a l i t y: Rumania, Slatina.

A g e o f t h e t y p e l o c a l i t y: ? Lower Pleistocene, Late Villafranchian.

M a t e r i a l: The material includes about 230 specimens — skulls, upper and lower jaws, teeth and postcranial bones from some Khapry fauna localities.

D e s c r i p t i o n a n d c o m p a r i s o n: The skull of an adult male (specimen ROMK, № L-936) is relatively small. The facial part of the cranium is elongated and makes up 77,4 % of the basal length of the skull. The nasal passageway is narrow and insignificantly expanded in the middle of its length. Its posterior edge is above the anterior third of the P³-P¹ diastema. Premaxillary bones are large and unfused. The nasal and premaxillary bones are somewhat inflated. The preorbital (ethmoidal) foramen is anteriorly placed, and most likely is single. The facial crest is not expressed. Nasals are short and relatively flat. The ratio of muzzle height to basal skull length is 0,217. Eye-sockets are closed and they are directed anterolaterally. The anterior edge of the orbit is located above the back third of M² (specimen ROMK, № L-261) or between M² and M³ (specimen ROMK, № L-936). The lachrymal vacuity is narrow and long. The malar arch is insignificantly curved ventrally. The palatine notch extends to the posterior border of M². The maxillary fossa is large (10×5 mm), and is located above the back half of P⁴. The occipital crest is high, thin, and considerably overhangs the occipital bones. The sagittal crest is continuous, low and intersects the occipital crest.

Teeth are mesohypsodont. The tooth rows are nearly parallel to the sagittal plane of the skull, forming only a weak arch. The upper teeth include I³, C¹, P¹ and P³-M³. The small caniniform I³ is located laterally on the premaxillary bone. The I³-C¹ diastema is 12,5 mm (specimen ROMK, № L-936). The canines are large (15,4×11,3 mm), with an oval cross-section. There are sharp longitudinal ridges on the anterior and posterior edges of the canine. P¹ is small and caniniform and is separated from the other premolars and the canine by long diastemas. P² is absent. On P³ the anterior valley is open. The P⁴ is molarized. Premolars and molars have ribs and strongly developed styles (especially the parastyle and mesostyle) on their labial surfaces. The length of P³ is 23,1 mm, width — 12,7 mm. P⁴: length of a chewing surface — 21,2 mm, width — 17,6 mm. M¹: length — 32,5 mm, width — 24,3 mm. M²: length — 34,0 mm, width — 23,0 mm. M³: length — 32,8 mm, width — 20,0 mm.

The body of the mandible is low and inflated. The angular process is small, situated at the level of the base of the tooth crowns, and slightly medially inflected. The angle between the horizontal and ascending rami varies from 93° to 114°. The diastemal crest is sharp. P₁ is caniniform and P₂ is absent. The P₁-P₃ diastema is about 60 mm long. P₄ has an open anterior valley. The lingual surfaces of the teeth are rather smooth except for having weakly developed entostylids. Well-worn M₂ and M₃ have anteroexternal plicas on 29 out of 36 jaws, but plica development varies greatly.

Metapodials are slender. Metatarsals are slightly longer on average than metacarpals. Proximal phalanges are slender, too, and have large W-shaped suspensory ligament scars

on their back surfaces that extend for two fifths of the diaphyseal lengths. The restored length of the vertebral column is about 200 cm.

P. alutensis from the Khapry alluvium is smaller than other Plio-Pleistocene camels of the genus *Paracamelus* (*P. gigas*, *P. trofimovi*, *P. praebactrianus*, *P. khersonensis alexejevi* and *P. longipes*).

Results and Discussion: *P. alutensis* from the Sea of Azov Region has a number of similarities in the skull, teeth and postcrania in common with the larger form from the early Pliocene of the Ukraine *P. khersonensis alexejevi*. It is thought that *P. khersonensis alexejevi* is ancestral to *P. alutensis* (Havesson, 1954; Alexeeva, 1977).

P. alutensis differs from species of *Camelus* in having an elongated facial part of the cranium, a more developed P^3 , the presence of P_3 , and a long and low mandible, among other features. This small late Pliocene camel has slender limb bones and greater bifurcation of the metapodial distal articular condyles.

The little camel of the Khapry Faunal Unit has slender and elongated limbs and neck, a lengthened facial part of a skull, a small nasal passageway and relatively low-crowned teeth compared to other large herbivores of the association. Apparently, this form was a mixed feeder. Pliocene representatives of *Paracamelus* likely were inhabitants of mesophytic steppe and forest-steppe landscapes, which were widespread in the northern Black Sea Coast and Sea of Azov Region since the end of Miocene.

Cervidae Goldfuss, 1820

Eucladoceros Falconer, 1868

Eucladoceros sp.

Description and comparison: Skulls are represented mainly by braincase pieces, and fragments of the frontal and parietal bones with antler pedicles. Characteristics of *Eucladoceros* skulls include the following: the frontal surface behind the orbits is only slightly concave, sagittal interfrontal suture is smoothed, and in young specimens it is more convex, the part of the skull behind the antler is wide and short, the mastoid is narrow, the occiput is high, the supraoccipital is trapezoidal and convex, and the occipital crest is low (Bajgusheva, 1994).

Pedicles are massive and rounded in cross section, and their length is quite variable. Older individuals have shorter and more massive pedicles. The angle of pedicle divergence is 70° in young animals and 85° in adults. The distance between pedicles bases is equal to or less than pedicle width.

Antlers are large. The burr is large and rounded. The cross section of an antler base varies from oval to subtriangular. In adult animals with large, massive antlers the first anterior tine is situated near the burr. But this tine may be some distance from the base in young individuals. As a rule this outer tine is long, flattened, and unbranched, but may be palmate in old deer. One or two additional unbranched tines with round cross sections may be present on the antlers of mature individuals. In young animals such tines may be represented by the tubercle. Above the outer tine the beam deviates posteriorly and laterally (the angle is $83\text{--}135^\circ$). All tines branch from the anterior surface of a beam and bifurcate. The cross section of the beam varies from round to subtriangular and the distal part is flat.

The antler dichotomous branching sequence of *Eucladoceros* from the Khapry association resembles that of *E. dicranios* from Upper Valdarno (early Pleistocene, Italy) and *E. orientalis* Radulesco and Samson from Psekups (terminal Pliocene, Russia). Antlers from the Khapry deposits have a similar degree of flattening as in *E. dicranios*.

The better preserved antler in the collection (ROMK, № L-531) differs from that of typical *E. dicranios* by lesser length, fewer tines and greater flattening. Moreover, on massive antlers from Liventsovka the first outer tine is situated near the burr while on the specimen from Upper Valdarno it diverges higher on the shaft. The angle of pedicle divergence is larger in the samples from the Khapry alluvium. The basioccipital is less massive and flattened (Bajgusheva, 1994).

Giraffidae Gray, 1821

Palaeotragus Gaudry, 1861

Palaeotragus (*Yurlovia*) *priasovicus* Godina et Bajgusheva, 1985

H o l o t y p e: ROMK, № L-904, distal part of the humerus in the collection of Rostov local museum (Russia).

T y p e l o c a l i t y: Liventsovka, North-east Sea of Azov Region, Russia.

A g e o f t h e t y p e l o c a l i t y: Upper Pliocene, Middle Villafranchian, MN 17.

M a t e r i a l: A fragment of the braincase, horn, lower jaw fragment, and limb bones.

D e s c r i p t i o n a n d c o m p a r i s o n: Parietal bones of the skull are wide, and have a weak dorsal concavity. Well expressed parietal crests overhang the temporal area of the parietal bone. The frontal-parietal part of the cranium is rather flat and wide. The surface of the occipital bone is expanded upwards, and has a concavity and well expressed median crest. The occipital crest is wide and overhangs the occipital part of the skull. The basioccipital is large, with anteriorly situated tubercles; it is anteriorly extended relative to the articular condyles. The horn is almost straight, and in the upper third the inside curve is visible; in cross section the horn is subtriangular. The length of the horn is about 200 mm and the basal diameter about 60,0 mm. Lower teeth are brachydont, with wrinkled enamel. The mandible shows swelling below M_1 - M_2 , and the molar row is oriented obliquely to the longitudinal axis of the jaw.

The humerus is massive. The axis of the head and neck is a little inclined relative to the axis of the shaft. The ratio of the greatest diameter of the medial part of the proximal extremity relative to the diameter of the lateral part is 1,311. The transverse crest extends high above the lateral portion of the coronal fossa. The humerus has a feebly marked dorsal triangular depression on the head. The olecranon fossa is deep and low.

The metacarpal bone has a considerably broadened distal end. Metacarpal III is a little shorter than metacarpal IV. The median crests on the articular surfaces are well expressed. The metatarsal bone is slender with an expanded proximal end. A small Mt II (length 36 mm) and a groove for articulation with Mt V are present on either side of the proximal end of the metacarpus.

The horn of the giraffe from the Khapry alluvium differs from that of *Palaeotragus* (*Yurlovia*) *asiaticus* Godina from western Mongolia (Godina, 1979) in having a subtriangular cross section and in its inside curvature. From *P. (Y.) microdon* (Koken) it differs in slightly greater length and curvature. *P. (Y.) priasovicus* has relatively slender

and larger limb bones in comparison with other representatives of the subgenus (Godina, Bajgusheva, 1985).

Results and discussion: In size and some morphological features the giraffe from the Sea of Azov Region is similar to large *Palaeotragus* of the subgenera *Yuorlovia* and *Achtiaria*. The majority of characters indicate a closer relationship to species of *Yuorlovia*. In absolute size and similar contour the horn from Liventsovka resembles that of *Macedonotherium martini* Sickenberg from the Volax sites (Macedonia). However the horn of the Khapry association giraffe is less rounded in cross section.

In comparison to horns of *Sogdianotherium kuruksaense* from Kuruksay (late Pliocene, Tajikistan) the horn of *P. (Y.) priasovicus* is shorter, straighter, has an additional surface ornament and has a subtriangular cross section.

Palaeotragus was widespread in the forest-steppe zone of Eurasia from the end of Miocene to the Middle Pliocene (Godina, 1979). During the increasing aridification of the terminal Pliocene and beginning Pleistocene, this ecological form survived mainly in the Mediterranean subarea — Macedonia, Greece (*Macedonotherium martini*; Koufos, Kostopoulos, 1997) and neighboring territories — Turkey (*Palaeotragus* sp.; Sickenberg, Tobien, 1977), Romania (*Mitilanootherium inexpectatum* Samson et Radulesco; Alexeeva, Motuzko, 1985; Radulesco, Samson, 1990), Tajikistan (*Sogdianotherium kuruksaense* and *Sivatherium* sp. (Godina, 1980; Sharapov, 1986).

Late Pliocene giraffes probably were more highly adapted to dwelling in forests than the modern *Giraffa*. Based on features of their skeleton, many of them, including *P. priasovicus*, had ecological adaptations similar to those of recent *Okapi* (Godina, 1979; Sharapov, 1986).

Correlation and paleoecology of the Khapry Faunal unit

Khapry strata are reversely magnetized and, based on the composition and stage of evolution of the Khapry fauna, they are correlated with the pre-Olduvai part of the Matuyama epoch of the magneto-chronological scale. The following taxa from the Khapry Faunal Unit allow an age determination to be made.

1. Forms that had a wide stratigraphic range for most of the Villafranchian: *Pannonictis*, *Pliocrocuta perrieri*, *Homotherium crenatidens*, *Lynx issiodorensis*, *Acinonyx pardiensis*, *Sus strozzii*, *Paracamelus gigas*, *Leptobos*.

2. Taxa that first appeared in the Middle Villafranchian, thereby providing a maximum age for the Khapry association: *Equus (Allohippus)*, *Elasmotherium*, *Cervus (Rusa) philisi*, *Libralces gallicus*.

3. Taxon that are unknown after the Middle Villafranchian (*Nyctereutes megamastoides*), thereby providing a minimum age for the Khapry Faunal Unit.

4. Forms with an evolutionary stage consistent with a Middle Villafranchian age: *Anancus arvernensis alexeevae*, *Archidiskodon meridionalis gromovi*, *Equus livenzovensis*, *Homotherium crenatidens*.

Small mammals' remains were extracted from all levels of Liventsovka sand pit thickness. Rodents from the base of Khapry layers are presented by *Pitymimomys* sp., *Borsodia praeungarica praeungarica*, *Mimomys hintoni livenzovicus*, *M. polonicus*, *Dolomys milleri*, *Pliomys ucrainicus*, *Allactaga* sp. Such complex allows to assume the beginning of

the alluvial thickness forming at the end of middle Pliocene. All known large mammal fossils from the Liventsovka sand pit were found in the lower part of alluvial thickness in bed gravel-sand facies. The megafauna is accompanied by a rich small mammal association, including *Mimomys praepliocaenicus*, *Borsodia praeungaricus cotlovinensis*, *Mimomys* ex gr. *reidi* and other species (Bajgusheva et al., 2001; Tesakov, 1993, 1995, 2004). Taken together, these faunal elements correlate the Khapry association to the middle Villafranchian. In the top part of Khapry strata (without any known large mammal remains) there is an association of rodents *Borsodia* ex gr. *arankoides-fejervaryi*, *Mimomys* aff. *reidi*, *M.* aff. *pliocaenicus*, *Clethrionomys kretzoi*, *Ellobius* sp., characteristic for the end of zone MN 17 and the beginning of MN 18 (=MN 18 by C. Guérin scheme). The small mammal fauna from the top part of Khapry thicknesses is compared to fauna from site Psekups (Northern Caucasus), including *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, and relates to the beginning of Late Villafranchian (Tesakov, 1995, 2004).

The time of accumulation of Khapry alluvium was rather long. Overall, the large mammal complex from Khapry layers resembles Middle Villafranchian faunas from Eastern Europe, such as Saint-Vallier, and is correlated with mammal zone MN 17. Possibly, the time of formation of the Khapry large mammal taphocoenosis includes most of MN 17, excluding the earliest Middle Villafranchian. We think that its age range is in the interval 2,6–2,2 Ma, taking into consideration that the lower boundary of the MN 17 is corresponding with the boundary of C2An/C2r chron of magnetostratigraphic scale.

The Khapry association has some particularities in comparison with western European analogs. We can say that *Canis* cf. *senezensis*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Cervus (Rusa) philisi* cf. *philisi*, *Eucladoceros* cf. *dicranios* and *Libralces gallicus* appeared earlier in eastern Europe because of the closer relationship of the Khapry association with Asian faunas and in consequence of the better developed steppe landscapes in this area. In western Europe, these forms appeared later — in the terminal Pliocene and in the beginning of the Pleistocene.

The appearance of large hyena *Pachycrocuta brevirostris* was fixed in Africa at the level about 3,0 Ma. There are findings of such forms from late Pliocene localities of India (*P. brevirostris*), China (*P. b. licenti*), and Kazakhstan. In Asia *Canis* aff. *etruscus* appeared in Early Villafranchian. Similar dogs are known from late Pliocene of China, Tajikistan and Kazakhstan (Sotnikova et al., 2002).

On the other hand, there are few forms in Khapry association, which someone may suggest to be older than late Pliocene. For example, genus *Arvernoceros* was earlier known only from Early Villafranchian sites (Etouaires, Villaroya, Vialette, Kvabebi; MN 16a zone). But now representatives of this genus are known from several upper Pliocene and early Pleistocene localities of Moldova (Chishmikiy, Salci), Georgia (Dmanisi), and Greece (Apollonia 1). Thus, genus *Arvernoceros* has wide stratigraphical spreading within limits of Villafranchian of Europe.

In late Pliocene east European faunas there are some zoogeographical groups:

1. Taxa with widespread Eurasian distributions: *Nyctereutes*, *Pannonictis*, *Pliocrocuta*, *Homotherium*, *Acinonyx*, *Lynx*, *Anancus*, *Equus* (*Allohippus*), *Gazella*, *Cervus (Rusa)*, and *Eucladoceros*.

2. Forms that were mainly restricted to the western Eurasian and to the Mediterranean area in the middle Villafranchian: *Archidiskodon*, *Hipparion moritulum*, *Equus* (A.) cf. *stenonis*, *Sus strozzi*, *Arvernoceros* and *Libralces*.

3. Animals with distributions mainly in the Asian part of the Eurasian: *Elasmotherium*, *Paracamelus gigas*.

4. The small camel *Paracamelus alutensis*, evidently endemic in the late Pliocene to the Black Sea territory.

The late Pliocene faunas of the Black Sea and the Sea of Azov Regions are united with those of western Kazakhstan and western Siberia on the basis of the abundance of *Archidiskodon*, the presence of large *Paracamelus*, *Elasmotherium*, and two horse species. For Khapry type faunas, *Paracamelus alutensis* and *Palaeotragus* (*Yuorlovina*) are typical. These forms are not known from the Asian late Pliocene. It's possible that some animals of open habitats had an unbroken distribution in an area that covered the Black Sea Region and Kazakhstan until the late Pliocene. Faunas of this age from the Black Sea Region and the Northern Caucasus were transitional between typical Mediterranean associations on one side and middle Asian and Kazakhstan associations on the other. That territory included the western limits of the distributions of *Struthio*, *Elasmotherium* and *Paracamelus*, genera that were widespread in Asia. *Villanyia* was also abundant, as was a variety of jerboas and gophers (Topachevsky et al., 1987). Taking into account features of faunistic communities of the Pliocene of southeastern Europe, this area may be distinguished as the Black Sea Region province within the European-Siberian paleozoogeographical subarea.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. История изучения хапровского фаунистического комплекса	5
1.1. История изучения позднеплиоценовых фаун Северо-Восточного Приазовья	5
1.2. Сопоставление взглядов на возраст фауны млекопитающих из хапровских слоев Приазовья	7
Глава 2. Геологическая характеристика плиоценовых отложений Северо-Восточного Приазовья и сопредельных территорий	11
Глава 3. Тафономия хапровского ориктоценоза	21
Глава 4. Систематическая часть	30
ОТРЯД CARNIVORA	30
Семейство Canidae	30
Семейство Mustelidae	34
Семейство Nyctenidae	37
Семейство Felidae	40
ОТРЯД PROBOSCIDEA	44
Семейство Gomphotheriidae	44
Семейство Elephantidae	49
ОТРЯД PERISSODACTYLA	60
Семейство Equidae	60
Семейство Rhinocerotidae	74
ОТРЯД ARTIODACTYLA	89
Семейство Suidae	89
Семейство Camelidae	94
Семейство Cervidae	116
Семейство Giraffidae	147
Семейство Bovidae	150
Глава 5. Экологическая характеристика хапровской фауны	165
Глава 6. Возраст хапровского фаунистического комплекса	174
6.1. Обоснование возраста хапровского фаунистического комплекса	174
6.2. Положение хапровского фаунистического комплекса в общей последовательности фаун Евразии	179
Глава 7. Зоогеографическая характеристика хапровской фауны	188
Выводы	196
Список литературы	198
Summary	219
Фототаблицы	233

CONTENTS

Introduction	3
Chapter 1. The history of Khapry Faunistic Complex research	5
1.1. The history of researching of Late Pliocene faunas from the Northeastern Sea of Azov Region	5
1.2. The comparison of points of view at the age of mammal association from Khapry deposits of Sea of Azov Region	7
Chapter 2. Geological characteristic of Pliocene deposits of the Northeastern Sea of Azov Region and neighboring territories	11
Chapter 3. The taphonomy of Khapry Faunistic Complex localities	21
Chapter 4. Systematic paleontology	30
ORDER CARNIVORA	30
Family Canidae	30
Family Mustelidae	34
Family Hyaenidae	37
Family Felidae	40
ORDER PROBOSCIDEA	44
Family Gomphotheriidae	44
Family Elephantidae	49
ORDER PERISSODACTYLA	60
Family Equidae	60
Family Rhinocerotidae	74
ORDER ARTIODACTYLA	89
Family Suidae	89
Family Camelidae	94
Family Cervidae	116
Family Giraffidae	147
Family Bovidae	150
Chapter 5. Ecological characteristics of Khapry Faunistic Complex	165
Chapter 6. Geological age of Khapry Faunistic Complex	174
6.1. The substantiation of geological age of Khapry Faunistic Complex	174
6.2. The position of Khapry Faunistic Complex in the general Eurasian faunistic succession	179
Chapter 7. Zoogeographical characteristic of Khapry Faunistic Complex	188
Conclusions	196
References	198
Summary	219
Fototables	233

Научное издание

Титов Вадим Владимирович

**Крупные млекопитающие позднего плиоцена
Северо-Восточного Приазовья**

Редактор А. В. Стахеева

Оформление обложки Е. В. Жирухина

Реконструкции животных на обложке Z. Burian, M. Flinsch, К. К. Флёров

Подписано в печать 22.12.08

Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.

Гарнитура Minion Pro. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 21,45. Тираж 500 экз.

Издательство Южного научного центра Российской академии наук

344006, г. Ростов-на-Дону, пр. Чехова, 41

Тел.: 8 (863) 250-98-21

E-mail: ssc-ras@mmbi.krinc.ru

Internet: www: ssc-ras.ru

Отпечатано в ЗАО «Книга»

344019, г. Ростов-на-Дону, ул. Советская, 57

Тел.: 8 (863) 251-43-45

Качество печати соответствует предоставленным диапозитивам