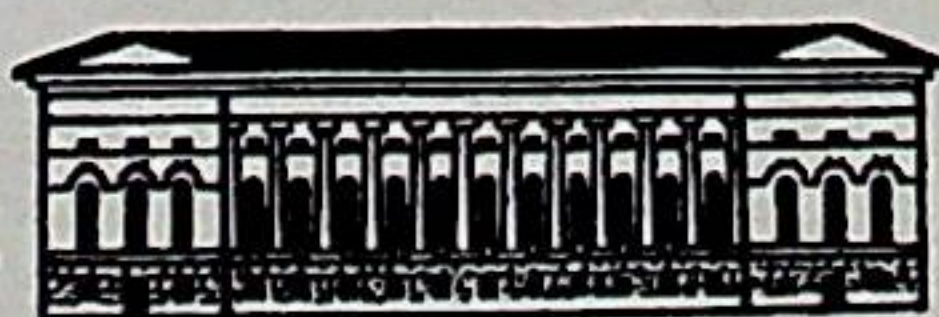


П-58
149

ISSN0206—0477

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ
ЧЕТВЕРТИЧНОЙ
ФАУНЫ СССР



п-58

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 149

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЧЕТВЕРТИЧНОЙ ФАУНЫ СССР

Под редакцией Н. К. Верещагина и И. Е. Кузьминой

ЛЕНИНГРАД

1986

MAMMALS OF THE QUATERNARY FAUNA OF THE USSR

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский,
В. А. Заславский, И. М. Кержнер, В. А. Тряпичин, И. М. Фокин, С. Я. Цалолыхин,
В. В. Хлебович

Рецензенты:

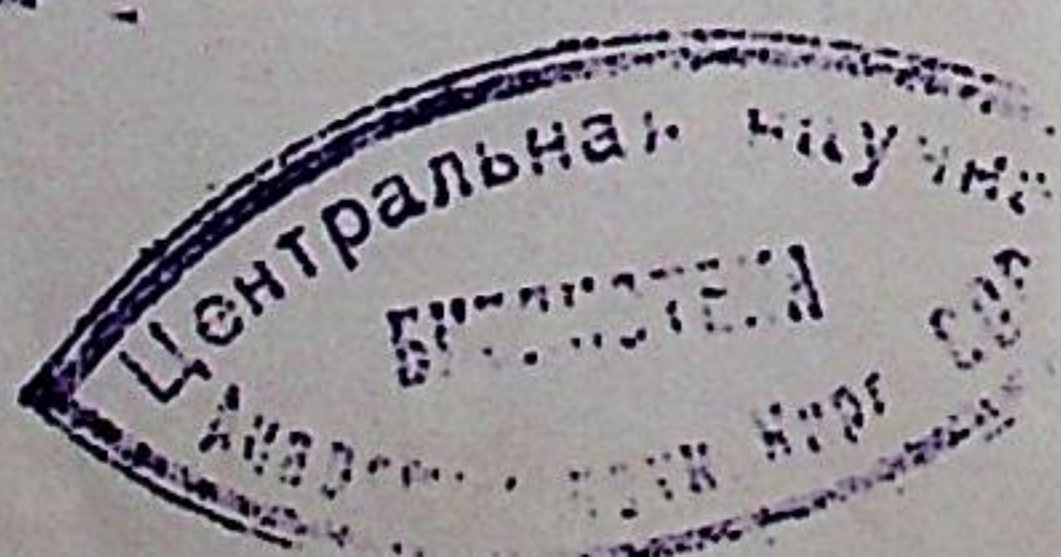
Л. А. Несов, Р. С. Полякова

Сборник содержит статьи, рассматривающие вопросы филогении, систематики и морфологии четвертичных млекопитающих северной Евразии. Основное внимание уделено описанию мамонтов, волков, лошадей, носорогов, некоторых полёвок. Описывается новое скульптурное изображение мамонта из стоянки Костёнки I Воронежской области. Книга представляет интерес для зоологов, палеозоологов, геологов и археологов.

На обложке — изображение волка на стене пещеры Фон де Гом, Франция, поздний палеолит. Рисунок А. Брейля.

М 2005000000-009
055(02)3-86 Без объявления

© Зоологический институт АН СССР, 1986



11 108424

Н. К. Верещагин, А. Н. Тихонов

ИССЛЕДОВАНИЯ БИВНЕЙ МАМОНТОВ

Введение

Всесоюзное объединение «Северкварцсамоцветы» при поддержке Мамонтового Комитета АН СССР получило в 1980 г. от Совета Министров СССР монополию на сбор и реализацию мамонтовых бивней. Сбор бивней производился бригадами объединения в летние сезоны 1982, 1983, 1984, 1985 гг., преимущественно на шельфе моря Лаптевых. Ежегодно в Ленинград завозилось от 40 до 60 экз. бивней. При любезном содействии начальника арктической партии Б. Ф. Голубева мы имели возможность исследовать на складе «Северкварцсамоцветы» за 4 сезона 148 бивней. Эта выборка была дополнена экземплярами старой коллекции ЗИН АН СССР в количестве 13 шт. и нашими сборами разновозрастных бивней с Берелехского «кладбища» мамонтов в Якутии в числе 26 экз. Таким образом, общее количество исследованных бивней составило 187 экз.

Подавляющее большинство бивней происходит из покровной толщи сартанских лессовидных суглинков. Органические остатки из этой толщи датируются по C^{14} в пределах 25—10 тысячелетий до наших дней, т. е. поздним вюрмом — поздним висконсином.

Наблюдения, производившиеся при промерах бивней, вскоре позволили определять их пол, возраст, темп роста, характер работы и тафономическое происхождение. Измерения производились по следующей схеме: масса — вес в кг; длина по большой кривизне и длина альвеольной части в см; диаметр у выхода из альвеолы в мм; радиус кривизны в см; длина и этапы зон стирания; возраст в годах по подсчету поперечных полос; окраска поверхности. В результате были получены совершенно новые материалы и представления (табл. 1, 2).

Рост и строение бивней

Молочные бивни закладывались у эмбриона мамонта в виде продолговатых столбиков длиной 50—60 мм с твердой головкой — эмалевой короной и суженным корнем. Считается, что это либо преобразованная первая пара резцов (т. е. так называемые зацепы), либо средняя пара (рис. 1). У полугодовалого магаданского мамонтенка сзади молочных уже сформировались полые колпачки постоянных бивней (рис. 2). В годовалом возрасте постоянные бивни, вытолкнув молочные, по-видимому, уже прорезывались из десен и далее их рост шел на протяжении всей жизни животного аналогично росту рогов полорогих парнокопытных (рис. 3, вклейка). Нарастание зубной ткани бивней, ее массы, происходило как в длину, так и вширь сериями налегающих друг на друга пологих конусов или колпачков. Небольшое стачивание концов бивней на протяжении жизни отнюдь не компенсировало этот прирост, как, например резцов у грызунов.

Темп прироста зубной массы бивней в течение жизни мамонтов был неодинаков. В первые 10—15 лет бивни росли относительно медленно, увеличиваясь по длине на 2—3 см за год. Затем, в пределах 15—40 лет их

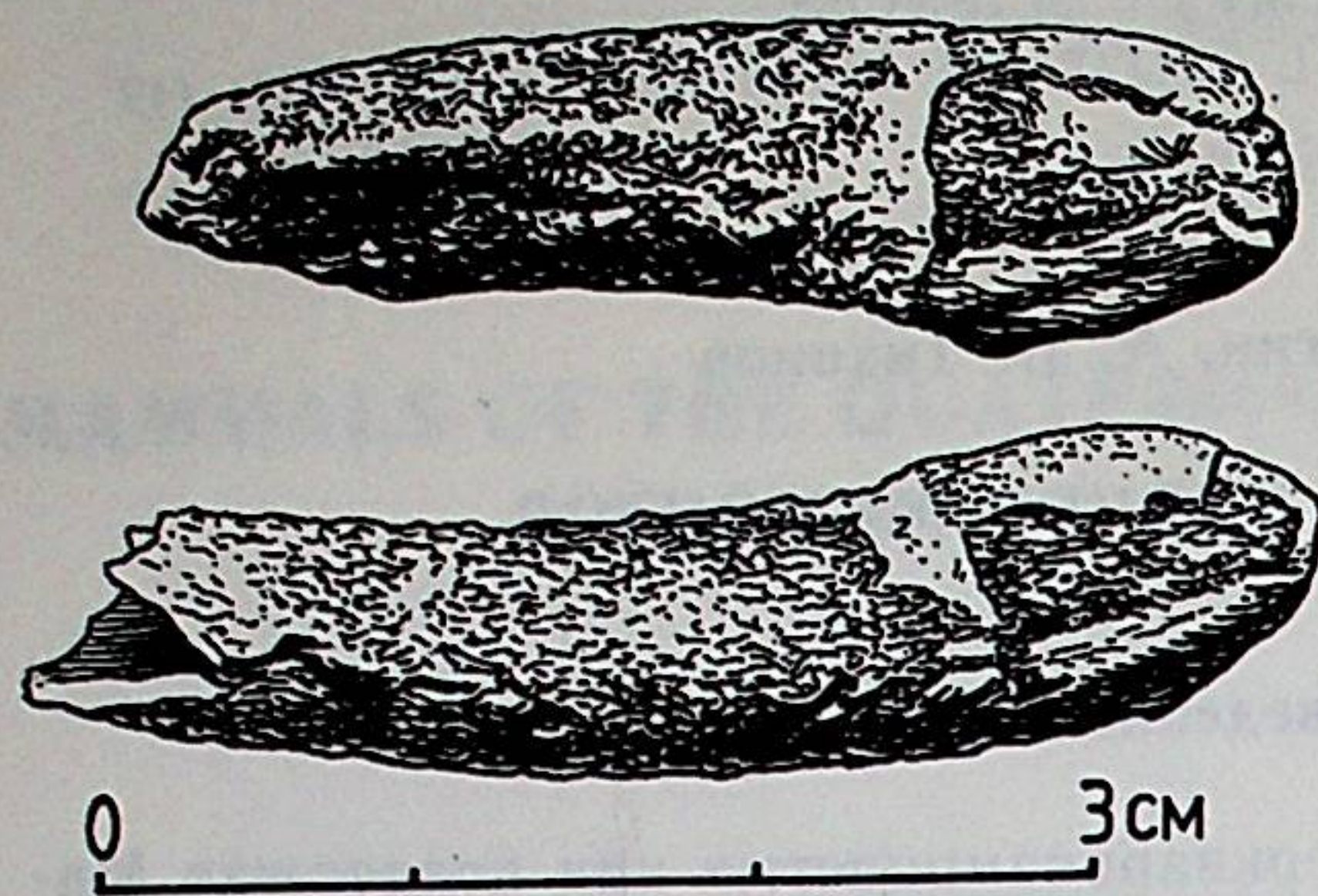


Рис. 1. Молочные бивни мамонтенка. Видна разрушенная эмаль коронок. Стоянка Костенки 1 на Дону.

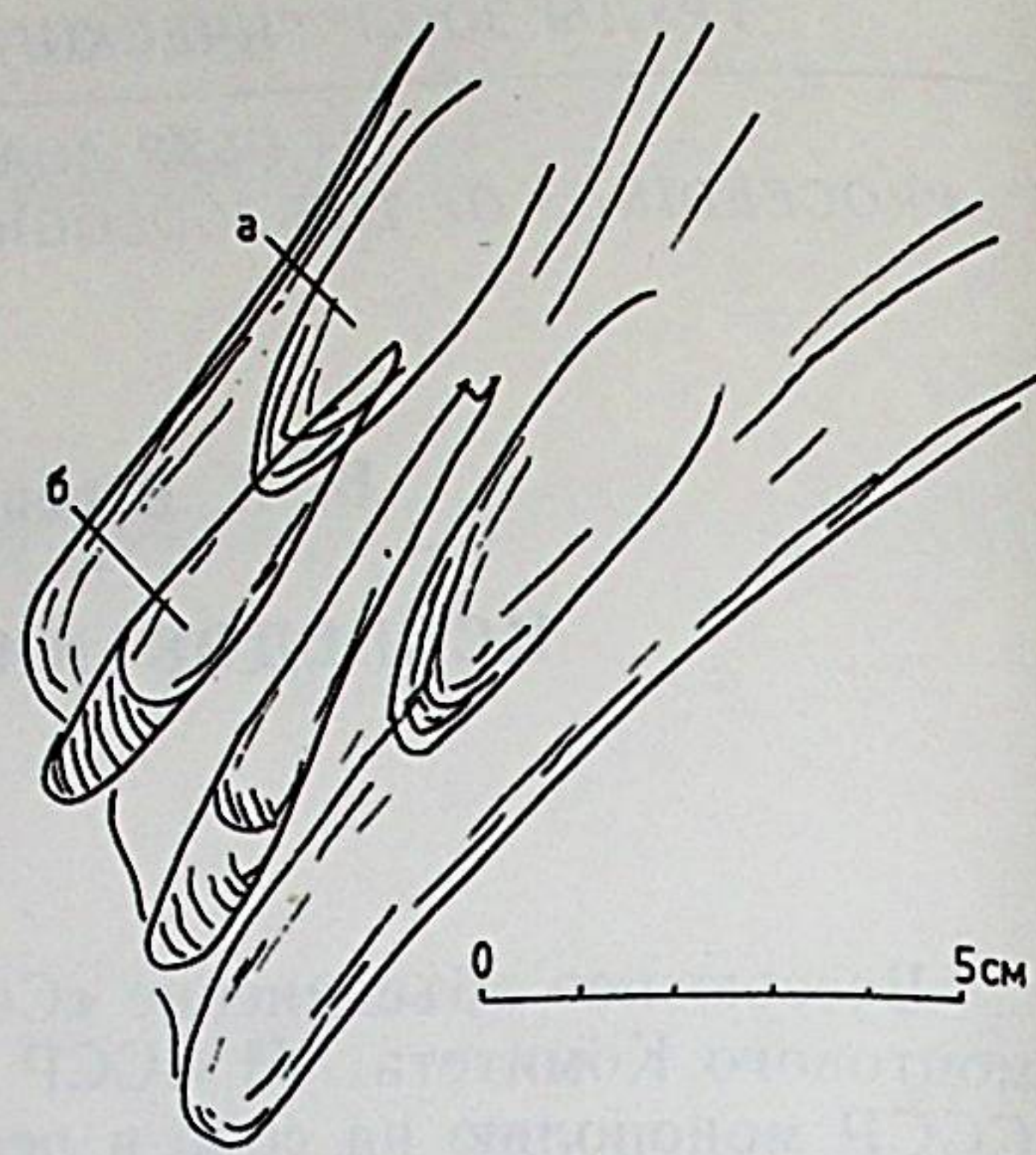


Рис. 2. Бивни магаданского мамонтенка. а — левый постоянный бивень, б — левый молочный бивень. По рентгеноснимку.

рост был наиболее интенсивен — они увеличивались на 5—10 см за год у самок и на 12—15 см у самцов. Это было связано, вероятно, с расцветом половой функции и, вообще, жизненных сил зверя. Замедление роста бивней происходило в последнее десятилетие жизни мамонтов, когда за год нарастание достигало 2—3 см и того менее.

Под конец жизни — к 75—80 годам — рост бивней практически прекращался. Полость пульпы резко сужалась. На тыльном конце образовывалось нечто вроде суженного полузакрытого корня. (рис. 4, вклейка). Такая смена темпов роста по трем возрастным этапам — младенчества, зрелости (расцвета) и старости, вероятно, осложнялась еще годовыми сезонными циклами. Характер и темп роста бивней в длину в см и веса (массы) в кг показан на наших рис. 5 и 6.

Бивень взрослого мамонта состоит из серии как бы нанизанных друг на друга пологих колпачков, конусов. Продуцирование и формирование этих колпачков или чехликов шло на поверхности пологой конуса пульпы. Полость пульпы у бивня мамонта формировалась в виде острого конуса с углом всего 15—18° и занимала у взрослого зверя около половины длины альвеолярной части. С возрастом относительные размеры полости пульпы уменьшались, полый конус бивня становился короче, тупее, с углом в 25—28°. Так, например, у бивня № 32234 с о. Котельного, длиной в 252 см, при возрасте в 50 лет полость пульпы достигала длины 20 см, при диаметре основания в 110 мм. У искусственно мацерированного или разрушающегося в породе бивня эти колпачки-чехлики более или менее четко обособлялись друг от друга по каким-то жизненным циклам (рис. 7, вклейка). Вернее всего, что это обособление соответствовало и было связано с сезонными и кормовыми ритмами, а также с биологическими ритмами самих зверей. Неоднородность роста бивней заметна и по небольшим напльвам — утолщениям в участках темных полос. Замедление роста бивня и уплотнение его ткани, вероятно, происходило в тяжелые зимние сезоны и после периода гона, спаривания (у самцов) и выкорма молодых (у самок).

Окраска бивней

Прижизненная окраска поверхности бивней мамонтов была светло-кремовая. В результате захоронения в осадках разного генезиса бивни прокрашивались с поверхности отложениями солей марганца и железа, фосфатами. Такая прокраска отдельных участков бивней формировала их

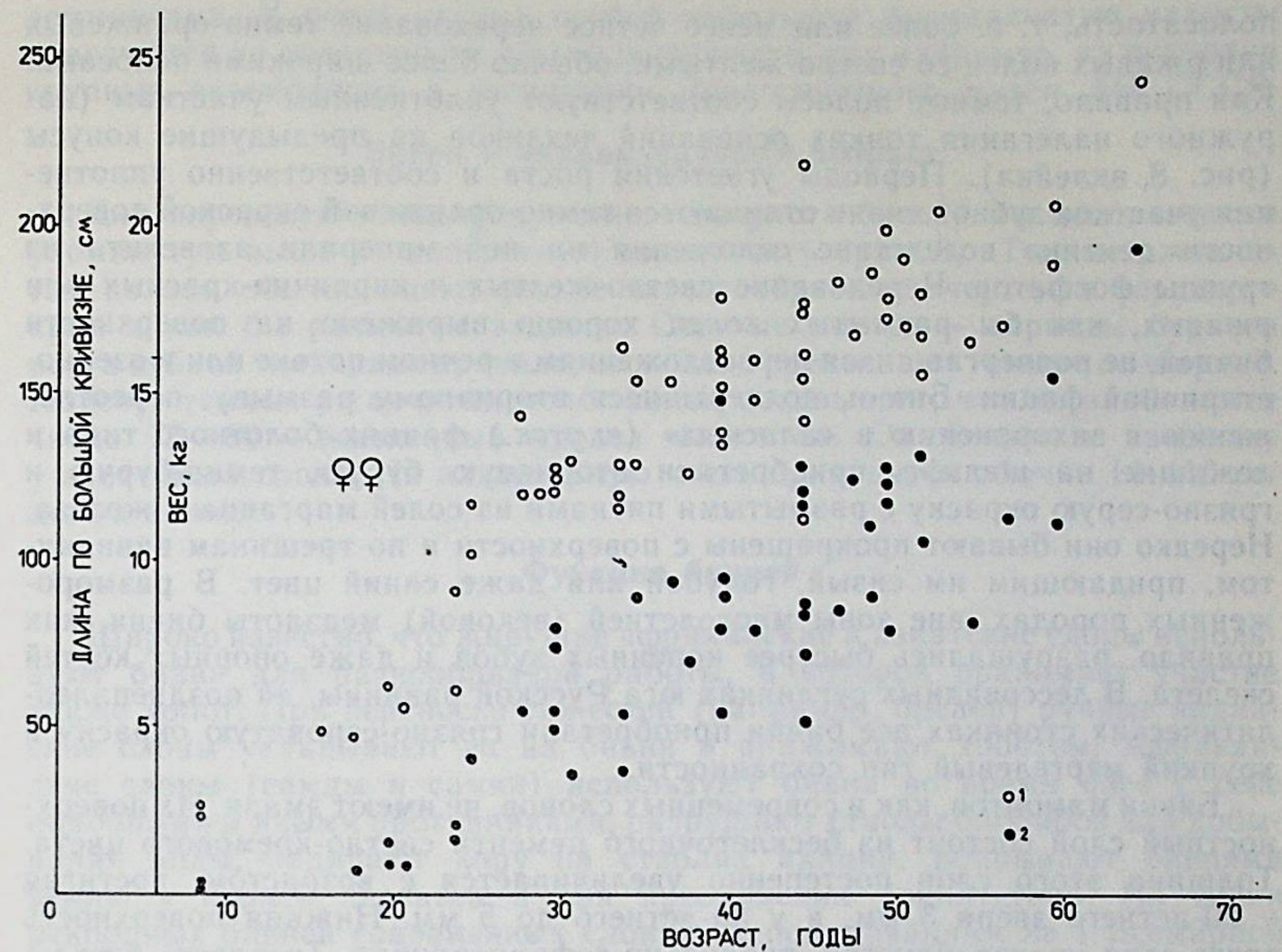


Рис. 5. Нарастание длины и массы бивней у самок. 1 — длина бивня по наибольшей кривизне, 2 — вес бивня.

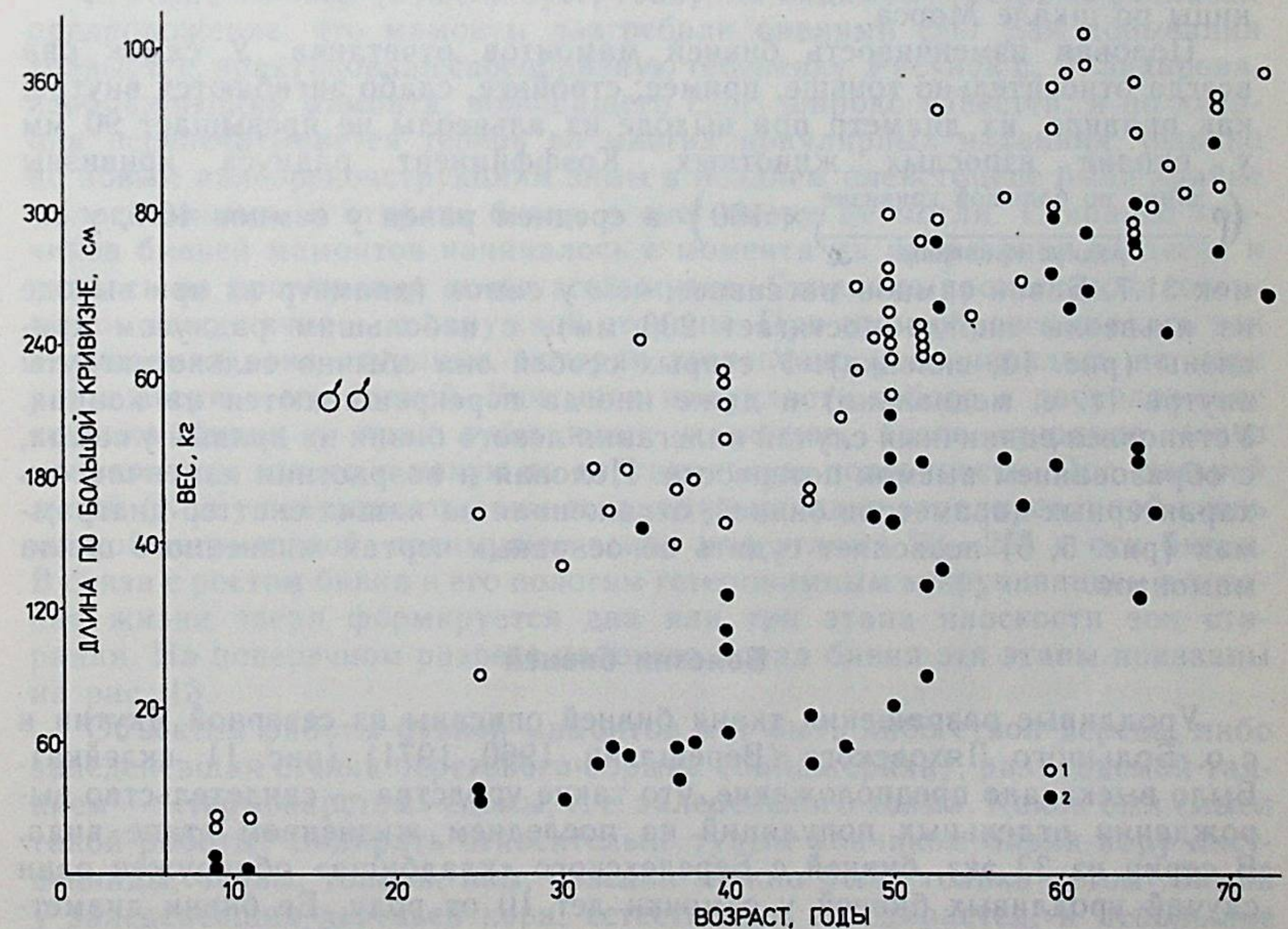


Рис. 6. Нарастание длины и массы бивней у самцов. 1 — длина бивня по наибольшей кривизне, 2 — вес бивня.

полосатость, т. е. более или менее четкое чередование темно-оранжевых или ржавых колец со светло-желтыми, обычно более широкими полосами. Как правило, темные полосы соответствуют уплотненным участкам (наружного налегания тонких оснований чехликов на предыдущие конусы (рис. 8, вклейка). Периоды угнетения роста и соответственно уплотнения участков зубной ткани отличаются темно-оранжевой окраской поверхности дентина вследствие отложения на ней минерала азовскита из группы фосфатов. Чередование светло-желтых и кирпично-красных или ржавых, как бы размытых колец хорошо выражено на поверхности бивней, не подвергавшихся переотложениям в речном потоке или в озерно-старичной фации. Бивни, подвергшиеся вторичному размыву, переотложению и захоронению в «аласных» (якутск.) фациях болотного типа и лежащие на шельфе, приобретали вторичную бурую, темно-бурую и грязно-серую окраску с размытыми пятнами из солей марганца и железа. Нередко они бывают покрашены с поверхности и по трещинам вивианитом, придающим им сизый, голубой или даже синий цвет. В размороженных породах, вне зоны многолетней (вековой) мерзлоты бивни, как правило, разрушались быстрее коренных зубов и даже опорных костей скелета. В лессовидных суглинках юга Русской равнины, на позднепалеолитических стоянках все бивни приобретали грязно-сероватую окраску и хрупкий мергелевый тип сохранности.

Бивни мамонтов, как и современных слонов, не имеют эмали. Их поверхностный слой состоит из бесклеточного цемента светло-кремового цвета. Толщина этого слоя постепенно увеличивается с возрастом, достигая у 20-летнего зверя 3 мм, а у 50-летнего до 5 мм. Нижняя поверхность этого слоя мелкобугристая, продольно гофрированная. Твердость бесклеточного цемента порядка 3—4 единиц по шкале Мооса и естественно, что эмаль с ее твердостью в 6 единиц это вещество не заменяет. Внутренние слои бивня состоят из дентина молочно-белого цвета, имеющего сетчатое строение в разломе (рис. 9, вклейка). Его твердость всего 2 единицы по шкале Мооса.

Половая изменчивость бивней мамонтов отчетлива. У самок они всегда относительно тоньше, прямее, стройнее, слабо загибаются внутрь; как правило, их диаметр при выходе из альвеолы не превышает 90 мм у вполне взрослых животных. Коэффициент радиуса кривизны $\left(\frac{\text{длина по большой кривизне}}{\text{радиус кривизны}} \times 100 \right)$ в среднем равен у самцов 46.7, у самок 31.7. Бивни самцов массивнее, чем у самок (диаметр их при выходе из альвеолы иногда достигает 200 мм), с небольшим радиусом кривизны (рис. 10, вклейка). У старых особей они обычно сильно загнуты внутрь (т. е. медиально) и даже иногда перекрещиваются на концах. Установлен единичный случай налегания левого бивня на правый у самца, с образованием выемок потертости. Половая и возрастная изменчивость характерных параметров бивней, отраженная на наших скаттер-диаграммах (рис. 5, 6) позволяет судить об основных чертах жизненного цикла мамонтов.

Болезни бивней

Уродливые разрастания ткани бивней описаны из северной Якутии и с о. Большого Ляховского (Верещагин, 1960, 1971) (рис. 11, вклейка). Было высказано предположение, что такие уродства — свидетельство вымирания отдельных популяций на последнем жизненном этапе вида. В серии из 33 экз. бивней с Берелехского «кладбища» обнаружен один случай уродливых бивней у самочки лет 10 от роду. Ее бивни диаметром 30 мм у выхода из альвеолы выдавались всего на 80 мм из челюстей. Концы этих бивней были при жизни неровно обломаны и затерты. Поверхностные слои посмертно обгрызены узкочерепными полевками или

леммингами. У очень старых особей небольшие бородавчатые наросты образуются на поверхности альвеольной части, как например, на рекордно крупных экземплярах в экспозиции Зоологического музея АН СССР.

Бивни и индивидуальный возраст

Для определения индивидуального возраста бивней мы использовали упомянутую выше их поперечную полосатость (рис. 8). Темные ржавчатые полосы обычно имеют резкие зигзагообразные очертания переднего края и как бы размытые заднего. Светлые полосы — периоды бурного роста зубной ткани, как правило, несколько превышают темные по ширине. Подсчет темных ржавчатых полос-колец показывает, что их наибольшее число 75—80 — жизненный предел мамонтов. Он близок к таковому у азиатского слона. На альвеольную часть приходится обычно 14—16 годовых колец.

Функция бивней

Широко известно, что живущие африканские и азиатские слоны используют бивни для разнообразной работы, в которой принимает участие также хобот. При переноске тяжестей (например, бревен) ручные индийские слоны укладывают их на бивни и прижимают хоботом. Африканские слоны (самцы и самки) используют бивни во время боев с себе подобными и иными противниками, разрушают стволы баобабов для добычи воды, задирают кору на стволах акаций, подрывают бивнями землю у корней деревьев и при преодолении препятствий. На серии рекордных бивней современных слонов экспонированных на I Всемирной охотничьей выставке в 1971 г. в Будапеште было отчетливо видно, что их концы стачивались равномерно на конус со всех сторон. Видно это и на фото бивней африканских слонов в Кении (рис. 12, вклейка). У мамонтов было иначе.

Е. Пфиценмайер (Pfizenmaier, 1926), по-видимому, впервые высказал предположение, что мамонты разгребали бивнями снег для добывания травы, т. е. практиковали своеобразную тебеневку. Рисунок Е. Я. Захарова, изображающий мамонта, ворошащего снег, широко известен, и по инерции перепечатывается теперь во многих популярных изданиях. Однако по новым палеорекострукциям зимы в позднем плейстоцене были крайне малоснежными, и стирать бивни о снег звери не могли. Стирание кончиков бивней мамонтов начиналось с момента их прорезания из десен и длилось на протяжении почти всей жизни. Стирание происходило совершенно однозначно — с наружной стороны. При этом образовывалась так называемая зона стирания, которая постепенно увеличивалась по мере роста зверя и его бивней. Учитывая выпуклость хобота и расположение кончика бивня у края губы юных мамонтов, такое стирание могло происходить только о какую-то вертикальную поверхность. Под сильной лупой (X 20) поверхность зоны стирания выглядит заполированной очень мелкой штриховкой, преимущественно под углами 20—25° к оси бивня. В связи с ростом бивня и его пологим гетеронимным закручиванием в течение жизни зверя формируется два или три этапа плоскости зон стирания. На поперечном разрезе рабочего конца бивня эти этапы показаны на рис. 13.

Объектом работы бивней мамонтов мог быть либо ствол дерева, либо заледеневшая стенка берегового обрыва (байджераха), разьедаемой таянием — «термокарстом» едомы, т. е. заледенелого холма. Каков был смысл такой работы? Задирать относительно тупым кончиком бивня кору лиственницы, осины, тополя, ивы, чозении можно было только летом. Зимой у заледеневших деревьев кора, естественно, не сдирается, и небольшие соскобы ее удаются с большим трудом только лосям с их острыми резцами. Стирать бивни об вертикальные заледеневшие стенки мамонты были приурочены в бесснежные зимы. Жажда при морозах в 50—60 °С была ве-

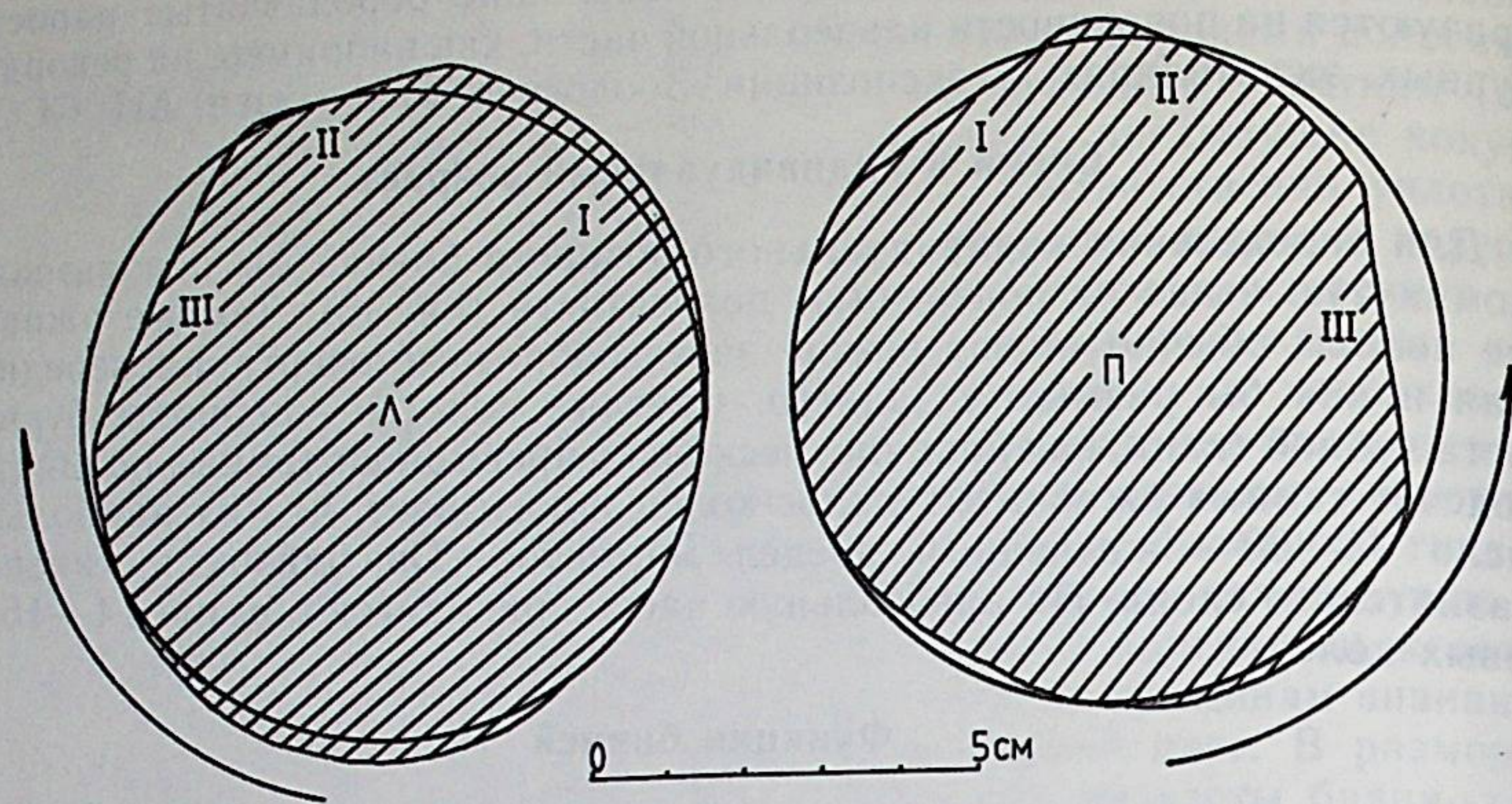


Рис. 13. Этапы стирания концов левого и правого бивней на поперечных срезах. Стрелкой показано возрастное закручивание. I, II, III — этапы стирания.

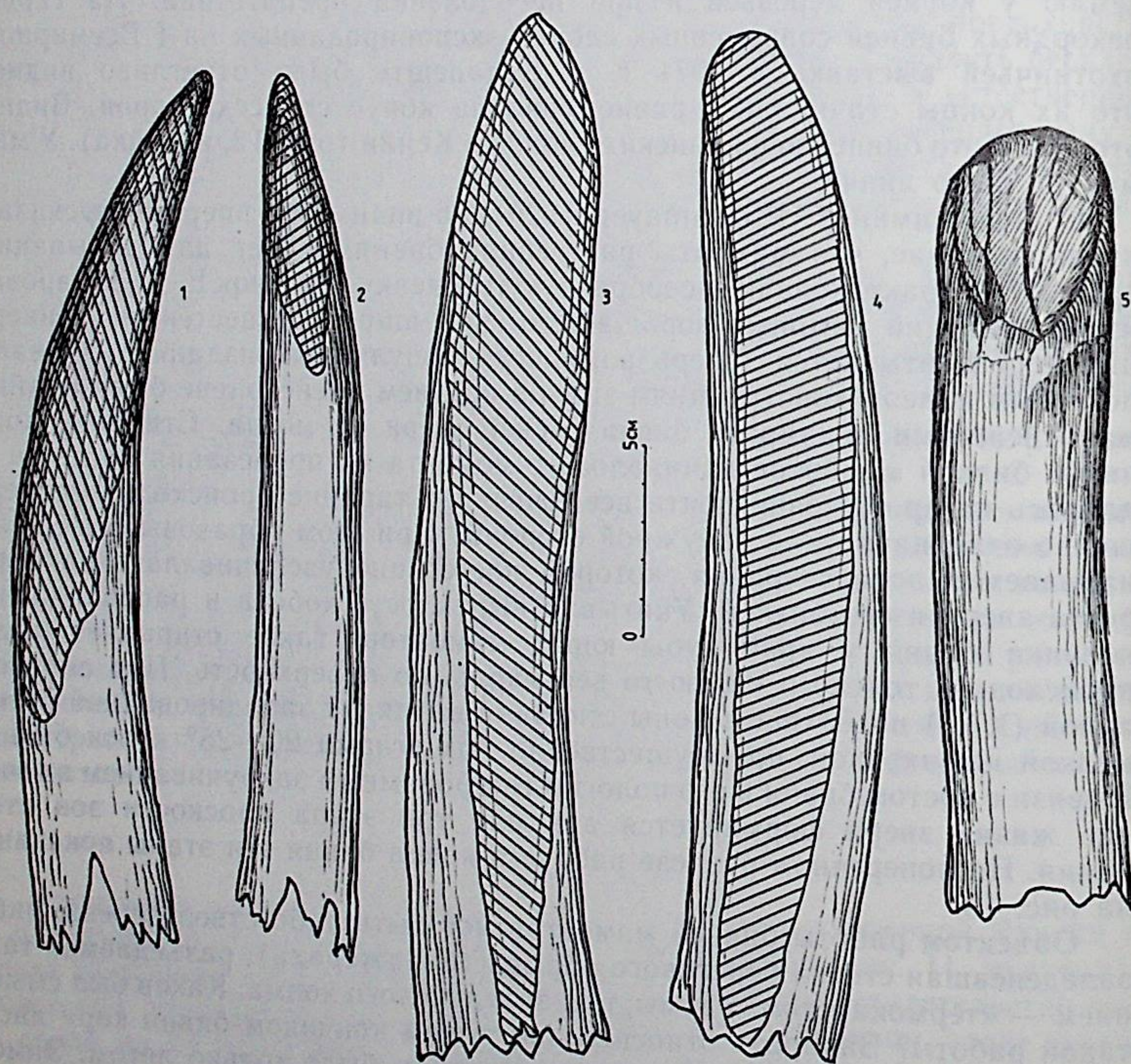


Рис. 15. Характер стирания бивней и появление зон стирания. 1, 2 — первый и второй этапы стирания левого бивня 28-летней мамонтихи, 3, 4 — то же у сильно изогнутого бивня 35-летнего мамонта, 5 — сломанный и вторично затертый конец левого бивня 30-летней мамонтихи.

лика, а утолить ее можно было лишь льдом, проламывая мелкие полувысохшие лужи, обрывая сосульки со стенок обрывов или выламывая лед из грунтовых трещин и пытаясь скоблить ледовые стенки (рис. 14, вклейка). Старые самцы и особи с малым радиусом кривизны бивней, по-видимому, были не способны эффективно работать ими и оказывались в тяжелом положении. Самкам с их слабо загнутыми бивнями было легче. По мере роста бивней и их гетеронимного закручивания (т. е. левого направо и правого налево) образовавшаяся в юности зона стирания, увеличиваясь, перемещалась в два—три этапа на участок окружности, находившийся ранее на внутренней стороне (рис. 15). Наибольшее стирание бивня на глубину 20—25 мм при длине всей зоны до 30—35 см и более приходилось на последний — третий этап, соответствующий пожилому возрасту — 40—60 лет. На некоторых образцах зона стирания достигает 50 % общей длины бивня.

Сломанные бивни

В исследованной серии (187 экз.) оказалось 33 экз. сломанных, из них сломанных при жизни с вторично затертыми, заполированными концами — 8 экз. (рис. 16, вклейка). Относительное количество таких сломанных и затертых бивней довольно велико — 4,3 %. Это настораживает. Ломали бивни как самцы, так и самки — 50 : 50 %. Африканские и азиатские слоны ломают бивни в результате драк, тяжелой работы. Инженер-мерзлотовед доктор географических наук С. В. Томирдиаро высказал, на наш взгляд, разумное соображение, что мамонты ломали бивни при попытках выламывания льда из морозобойных трещин в подземных ледяных жилах. В северной Якутии С. В. Томирдиаро неоднократно обнаруживал характерные обломки концов бивней непосредственно в жильном льду мерзлотных полигонов, что и натолкнуло его на мысль о такой необычной функции. Характер переломов (отщеп с верхней — малой кривизны бивня и резкий срез с нижней — большой кривизны) свидетельствует, по его мнению, о жестком защемлении конца бивня в трещине и переломе при его копательном движении. Коротким сломанным бивнем длиной в 30—40 см мамонт мог достать до земли, только встав на запястья или даже на локти. На вертикальных стенках и стволах деревьев такими обломками работать было легче (рис. 17, вклейка).

Заключение

Изучение 187 бивней мамонтов, собранных в арктической зоне Сибири, позволяет сделать следующие выводы.

1. Впервые установлены основные жизненные константы вида.
 - а) предельная продолжительность жизни — 75—80 лет;
 - б) темп роста бивней — резко увеличенный в пределах 15—40 лет и замедленный к 60;
 - в) соотношение полов в популяциях было близким 1 : 1;
 - г) наступление половой зрелости в 18—20 лет.
2. Стачивание концов бивней мамонтов с наружной стороны могло происходить только о какие-то вертикальные плоскости — кору деревьев, ледовые стенки обрывов.
3. Случаи поломок бивней происходили, по-видимому, при попытках добыть лед для утоления жажды из грунтовых трещин.
4. Половой диморфизм был хорошо выражен: бивни самцов были значительно массивней и круче загнуты, нежели слабо изогнутые и относительно тонкие бивни самок.
5. Окраска поверхности бивней позволяет делать выводы о тафономии, природе — происхождении захоронений, а наличие окрашенных поперечных полос — устанавливать возраст зверя.

Размеры бивней самцов

Таблица 2

№	Число лет	Вес, кг	Длина		Диаметр у альвеолы, мм	Радиус кривизны, см	Цвет
			по большой кривизне, см	альвеольной части, см			
П р а в ы е							
126	—	10,7	154	57	90	—	серый
61	—	4,6	100	34	70	—	сизо-бурый
293	—	7,5	111 *	49	75	—	бурый
36	—	9,6	154	43	80	—	светло-бурый
3	40	15,0	191 *	56	85	—	бурый
7	—	9,4	170	50	80	—	синий от вивианита
100	45	11,9	176 *	53	90	—	—
285	—	12,4	155 *	48	85	—	коричневый
104	42	8,0	150	47	75	—	серо-коричневый
114	40	9,1	160	45	90	—	серо-бурый
115	55	8,3	168	51	75	—	серо-коричневый
129	45	5,3	146	35	60	—	темно-бурый
37	—	9,1	181 *	52	75	—	черно-бурый
213	34	5,5	165	48	80	—	желто-коричневый
280	65	19,7	247 *	62	85	—	буро-коричневый
133	60	15,7	210 *	53	90	—	буро-коричневый
10	—	12,4	204	53	80	—	синий от вивианита
251	52	10,7	183 *	49	75	—	светло-коричневый
215	57	11,5	173 *	51	85	—	синий от вивианита
549	49	11,2	165 *	52	78	—	грязно-бурый
546	45	12,8	186 **	55	82	—	коричнево-бурый
669	40	7,8	151	41	75	—	грязно-серый
555	43	10,0	165 *	52	81	—	—
545	45	9,0	166	61	72	—	бурый
559	—	9,3	171	54	73	—	—
544	—	14,4	201	50	93	—	сине-черный
K-17	35	7,7	130	40	75	47	синий от вивианита
K-28	42	8,2	162	53	71	46	грязно-коричневый
K-15	45	8,8	116 **	48	81	33	—
K-13	40	10,5	164	54	83	43	бурый
—	52	—	193	57	92	50	синий от вивианита
95	28	8,0	120	—	90	48	черный
126	—	11,5	155	57	88	56	серовато-белесый
45	30	5,5	125	41	77	50	бурый
32	35	9,0	155	43	80	62	коричнево-бурый
10	50	13,0	203	60	82	75	бурый
62	—	10,0	160	45	78	61	черно-бурый
129	—	5,5	145	48	65	51	серо-бурый
11	35	13,0	155	51	82	62	светло-коричневый
133	—	15,5	214	52	84	86	буро-желтый
132	30	7,5	137	41	75	62	коричнево-бурый
37	—	9,5	179	49	80	64	коричнево-бурый
115	45	8,5	165	46	77	57	буро-коричневый
125	—	8,0	144	37	80	56	коричневый
15	—	9,0	175	61	80	64	серо-коричневый
10	34	5,5	131	40	78	34	светло-желтый
14	25	5,0	117	38	65	43	серый
11	40	5,7	137	43	75	37	коричневый

Таблица 2 (продолжение)

№	Число лет	Вес, кг	Длина		Диаметр у альвеолы, мм	Радиус кривизны, см	Цвет
			по большой кривизне, см	альвеольной части, см			
12	30	7,0	124	38	75	50	серый
13	—	11,0	153	60	90	50	светло-серый
—	16	—	48	33	35/30	—	—
31	9	0,13	24,5	13	28/23	—	—
20	24	2,1	92	43	47	—	желтоватый
MУ1	31	—	130	53	76	49	темно-желтый
Л е в ы е							
M111	52	—	208	52	88	64	коричневый
25	25	4,1	102	42	69	—	серо-белый
29	8—9	0,14	26,5	13	26/20	—	—
24	24	0,99	62	24	42	—	—
26	21	0,82	56	24	40	—	—
18	18	0,6	46	27	40	—	—
21	20	1,63	63,5	27	52	—	стерт при жизни
4	38	—	69 **	40	55	47	—
27	38	3,9	128	43	60	49	оранжевый
7	50	8,0	157	50	85	38	серый
5	—	5,7	137	46	72	48	серый
4	40	8,0	156	52	75	47	серо-коричневый
87	45	12,0	164	49	80	66	коричневый
538	35	7,8	115	32	75	—	сточен до культышки
702	—	8,4	113 **	54	80	—	—
558	47	10,4	140 *	47	70	—	—
354	—	9,4	159	53	83	—	светло-желтый
568	34	5,9	118 *	40	67	—	—
591	—	7,0	152	47	71	—	микрокаровая поверхность
8	45	15,9	222	59	82	69	серо-синий
15	34	8,8	122	50	66	42	желто-бурый
K-19	45	5,9	115 *	41	66	34	желтый
K-27	52	8,0	170	45	71	35	—
125	—	7,5	124	—	79	38	бурый
127	45	13,0	177	60	87	56	буровато-серый
113	49	9,0	189	48	77	61	серо-бурый
15	—	12,5	184	59	80	64	бурый
128	50	12,5	176	52	84	64	серо-желтый
97	45	8,5	111	54	80	48	коричневый
111	—	3,5	98 *	—	—	—	—
112	—	10,5	164	49	82	50	черно-бурый
131	37	9,5	155	44	80	61	черно-бурый
130	—	10,5	166	49	76	63	коричнево-серый
289	—	5,3	112	41	70	—	светло-коричневый
112	45	7,3	148 *	51	75	—	коричневый
170	40	9,6	152 *	55	75	—	серо-коричневый
3	48	12,5	170	54	80	—	светло-коричневый
59	52	13,3	157 *	50	85	—	серый
150	50	11,9	181	49	90	—	серо-бурый
212	28	5,5	146	49	73	—	желто-коричневый
113	47	8,6	186	57	75	—	черно-бурый
131	—	9,0	154 *	50	85	—	черно-бурый
281	60	11,3	191 *	57	83	—	черно-бурый

Итого: 97 бивней, левых 43, правых 54.

Примечание. Повторы номеров относятся к разным годам поступлений; * — рабочий конец разрушен, обломан в захоронении; ** — экземпляр сломан при жизни и вновь затерт при работе.

- Аугуста И., Буриан З. Книга о мамонтах. Прага, Артия, 1962, 54 с.
 Верещагин Н. К. Берелехское «кладбище» мамонтов. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977, т. 72, с. 5—50.
 Верещагин Н. К. Заболевание зубов у якутских мамонтов. — Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода, 1960, т. 24, с. 62—64.
 Верещагин Н. К. Почему вымерли мамонты. Л., Наука, 1979, 193 с.
 Томирдиаро С. В. О криогенно-эоловой новой геологической формации на Северо-Востоке СССР. — В кн.: Геология и полезные ископаемые Северо-Востока Азии. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1984, с. 43—55.
 Digby W. The Mammoth and Mammoth-Hunting in North-East Siberia. H. F. & G. Witherby, 1926, 224 p.
 Grasse P.-P. Traité de zoologie. Paris, 1955, T. XVII, p. 715—875.
 Pfizenmayer E. W. Mammulleichen und Urwaldmenschen in Nordost Sibirien. Leipzig, 1926, 341 S. + 118 Abbild und 3 Karten.
 Sikes S. K. The Natural History of the African Elephant. Weidenfeld and Nicolson, London, 1971, 397 p.

A STUDY ON MAMMOTH TUSKS

N. K. Vereshchagin, A. N. Tichonov

SUMMARY

A study on the collection of 187 tusks from the Arctic zone allowed us to establish for the first time the type and rate of growth of tusks during lifetime (fig. 5, 6) and a number of life characteristics of mammoths: sex ratio is 1 : 1, age of maturation 20 years, maximum life duration is 75—80 years. Colouring of the surface of the tusks by phosphates azovskit or vivianit in the sediments is a criterion of tafonomic and chronological dating of the burial. The type of wearing of tips of the tusks and breakages that occurred during lifetime (4.3 %) point to the important function of these teeth, i. e. peeling bark off trees in summer and breaking ice out of clefts for slaking thirst in winter. Diseases and abnormal growths of tusk tissue are mentioned.

В. Е. Гарутт

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СЛОНОВ ELEPHANTIDAE И ПУТИ ИХ ФИЛОГЕНИИ

Слоны, населяющие в настоящее время Африку и тропическую Азию, в плиocene-плейстоцене были широко распространены на Земле, обитая в разнообразных климатических и ландшафтных условиях, от тропических лесов и саванн на юге до арктических степей и тундры на севере. Приспосабливаясь к обитанию в различных физико-географических условиях, слоны дали большое разнообразие форм (подсемейств, родов, видов), поэтому слонов с полным основанием можно отнести к классическим объектам в палеонтологии, с помощью которых с успехом могут решаться общие вопросы путей и закономерностей эволюции млекопитающих, палеогеографии, а также стратиграфии континентальных отложений.

Семейство слонов Elephantidae Gray, 1821 входит в состав подотряда слоновобразных Elephantoldea Osborn, 1921, отряда хоботных Proboscidea Illiger, 1811.

Кроме собственно слонов, подотряд слоновобразных включает еще два семейства: бугорчатозубых мастодонтов Gomphotheriidae Cabrera, 1929 и гребнезубых мастодонтов Mastodontidae Girard, 1825 (= Mammutidae Cabrera, 1929).

Когда и где появились на Земле слоны и кто их предки? Вопросы эти издавна привлекали внимание палеонтологов. Единого мнения на этот счет долгое время не существовало. Так, Г. Фальконер и П. Котли (Falconer et Cautley, 1847) в качестве вероятных предков слонов называли стегодонтов.

Стегодонты (подсемейство Stegodontinae Osborn, 1918) были впервые установлены по остаткам, обнаруженным в районе Сиваликских холмов (Индия, Пакистан). Наиболее древние находки этих хоботных происходят из отложений среднего сивалика (соответствует понту Европы). Далее их остатки встречаются в отложениях позднего сивалика, как в его нижнем — татротском горизонте (соответствует раннему и среднему виллафранку Европы), так и в верхнем — пинджорском (соответствует позднему виллафранку). Остатки этих хоботных обнаружены также в раннем плиocene-среднем плейстоцене Бирмы, Китая, Явы, Филиппинских островов, Японии, Иране, а также Восточной Африки.

Стегодонты по строению зубов сходны с гребнезубыми мастодонтами, но обладали более узкими, чаще расположенными гребнями, несколько напоминающими пластины слоновьего зуба.

Последователями теории Г. Фальконера и П. Котли являлись Лейт-Адамс (Adams A. Leith, 1877, 1878), Ф. Вейтгофер (Weithofer, 1890), Р. Лулл (Lull, 1908), В. Зергель (Soergel, 1913), Г. Шлезингер (Schlesinger, 1912), О. Абель (Abel, 1912, 1929), В. В. Богачев (1923—1924), М. Вебер (Weber, 1928), К. Арамбур (Arambourg, 1942), С. Шауб (Schaub, 1948), К. Янг (Young, 1951), М. Сарвар (Sarwar, 1977) и другие. Наиболее четко данная точка зрения сформулирована Г. Симпсоном (Simpson, 1945, p. 246) — «Представляется вероятным, что элeфантинy произошли от стегодонтин, стегодонтины от маммутид, маммутиды от примитивных гомфотерид».

В. О. Дитрих (Dietrich, 1951), Д. А. Хоойер (Hooijer, 1955), В. Мальо (Maglio, 1970, 1973) и другие утверждали, что стегодонты по строению своих зубов, не могли являться родоначальниками слонов; стегодонты — тупиковая, односторонне специализированная ветвь хоботных, ведущая начало от гребнезубых мастодонтов — Mastodontidae (= Mammutidae), отделившаяся от них, по всей вероятности, где-то в самом начале плиоцена.*

По мнению этих исследователей, а также Э. Агирре (Aguirre, 1968—1969, 1969), Л. К. Габуния (1969), М. Твиди (Tweedie, 1970), Х. Д. Кальке (Kahlke, 1972), Е. Тениуса (Thenius, 1972, 1979), Л. И. Алексеевой (1982) и других, слоны произошли непосредственно от бугорчато-зубых мастодонтов — гомфотериев Gomphotheriidae. В качестве вероятных предков слонов Э. Агирре (1968—1969, 1969) и Л. К. Габуния (1969) указывали представителей подсемейства Stegolophodontinae, Osborn 1936. Остатки этих хоботных известны из отложений позднего миоцена — плейстоцена Африки, Юго-Восточной Азии и среднего плиоцена Европы.

Систематическое положение стеголофодонов спорно. Г. Симпсон (1945) считает их потомками гребнезубых мастодонтов, в то время как Э. Агирре и Л. К. Габуния склонны сближать их с бугорчато-зубыми мастодонтами. Так или иначе, стеголофодоны по строению зубов несколько напоминают слонов, в связи с чем и рассматривались этими исследователями в качестве их возможных предков.

В. Мальо (Maglio, 1970, 1973) рассматривает как предка слонов гомфотерия, сходного по строению зубов со Stegolophodon и Tetrabelodon, отнесенного к роду Stegotetrabelodon Petrocchi, 1941, входящего в подсемейство Stegotetrabelodontinae Aguirre, 1969. Остатки этих хоботных происходят из отложений позднего миоцена — раннего плиоцена Северной, Центральной и Восточной Африки. Стеготетрабелодоны, по предположению В. Мальо, хотя и не могли являться непосредственными предками слонов, но были очень близки к основанию ствола Elephantidae.

По данным исследований последних лет прародиной Elephantidae следует считать экваториальную часть Восточной Африки. Именно здесь были обнаружены ископаемые остатки наиболее древних и примитивных представителей этих животных.

В конце миоцена, когда появились первые слоны, климат востока экваториальной Африки был устойчиво жарким во все времена года. Территория была вулканически неспокойна. По-видимому, здесь имели место катастрофические ливни, наводнения.

Ландшафт этой части Африки отличался в то время большим разнообразием. Территория была хорошо обводнена, о чем свидетельствуют следы сильно развитой речной сети, а в депрессиях — присутствие озерных отложений. Имеется достаточно данных полагать, что в этих местах существовали участки приречных тропических лесов, саванны в различной степени залесенные, заболоченные берега озер, горные леса, высокогорные луга. Сложность и изменчивость рельефа обуславливали частую смену зональности и чередование разных типов ландшафта, имеющее мозаичный характер.

Животный и растительный мир экваториальной части Восточной Африки был очень богат и разнообразен. Не исключена возможность влияния радиации, выделяемой при вулканических извержениях, которая, с одной стороны, могла привести к гибели живых существ, а с другой — к повышению мутабельности (Иванова, 1972).

* Соглашаясь с упомянутыми исследователями, автор выводит Stegodontinae из состава семейства Elephantidae и включает в семейство Mastodontidae.

Первослоны Primelephantinae Garutt subfam. nova

Д и а г н о з. Череп сравнительно низкий, вытянутый в продольном направлении. Бивни имеются не только в верхней, но и в нижней челюстях.

С о с т а в. Подсемейство включает один род *Primelephas* из позднего миоцена — раннего плиоцена Африки, раннего (?) — среднего плейстоцена Азии. Не исключается возможность, что после проведения дополнительных исследований будут выделены еще новые роды (рис. 1).

На востоке экваториальной Африки, на западном побережье оз. Рудольфа, в местонахождении Лотегам I (Туркано, левый берег р. Керо, Кения) были обнаружены остатки самого древнего и наиболее примитивного из известных в настоящее время слонов, получившего название первослона *Primelephas gomphotheroides* Maglio, 1970. По утверждению В. Мальо (Maglio, 1970, 1973), описавшего эту находку, новая форма заполняет морфологический разрыв между Stegotetrabelodon и настоящими слонами.

Характерной особенностью *Primelephas*, отличающей их от других слонов, является присутствие бивней не только в верхней челюсти, но и в нижней. Основываясь на этом признаке, автор считает возможным выделить первослонов в качестве нового самостоятельного подсемейства Primelephantinae.

Коренные зубы *Primelephas gomphotheroides* с небольшим числом пластин, равным 8—9 у последней смены — МЗ. Пластины с толстой, грубой эмалью до 6—3 мм. Строение зубной системы первослонов позволяет предполагать, что животные эти питались мягкой, сочной растительностью. Нижние бивни служили, по всей вероятности, для добывания пищи со дна водоемов.

Остатки первослона происходят из отложений, относящихся ко второй половине миоцена и датируются приблизительно 5,5—5 млн. лет.

Находка *P. gomphotheroides* может служить доказательством, что прародиной слонов является именно Африка; остатки самых древних слонов за ее пределами геологически более молодые и датируются примерно 3 млн. лет.*

Аридизация климата, наступившая в Африке в плиоцене, привела к значительному сокращению площадей тропических лесов и распространению саваннового и степного ландшафтов. Слоны приспособляются к изменившимся условиям среды, к питанию грубым веточнолистным кормом и травянистой растительностью. В поисках пастбищ слоны совершают переходы, в результате чего эти животные широко распространяются по всему африканскому континенту, приспособляясь к обитанию в различных климатических и ландшафтных условиях. Уже в раннем плиоцене здесь встречались слоны с признаками начавшегося процесса дифференциации, а в середине плиоцена уже существовали исходные формы четырех филогенетических ветвей, которым придается значение подсемейств: Loxodontinae, Palaeoloxodontinae, Elephantinae и Mammutinae. Кроме того, продолжали эволюционировать и представители родоначальной группы слонов — Primelephantinae.

Так, в отложениях Коминга на оз. Чад, которые являются менее древними, чем Лотегам I, и датируются поздним плиоценом, *Primelephas* обнаружен вместе с остатками более прогрессивных форм слонов (Correns, 1972). Этот поздний первослон был выделен в качестве самостоятельного вида *P. korotorensis* (Correns), 1965.

* Предположение о том, что Африка является прародиной слонов высказывалось и в предшествующее время (Haake, 1893; Osborn, 1942; Krischnan, 1949; Cooke, 1960; Гарутт, 1965).

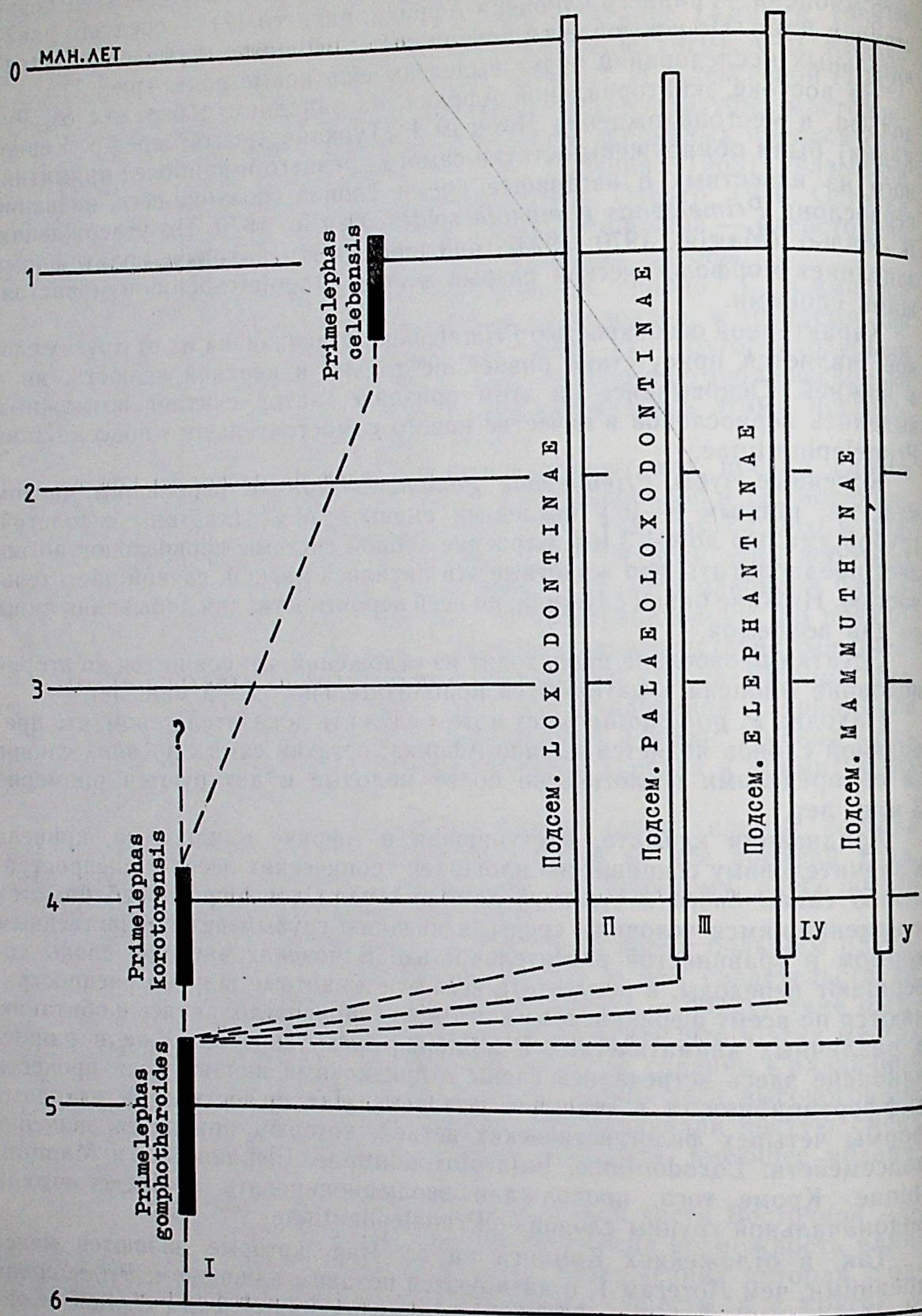


Рис. 1. Филогенетическое древо слонов подсемейства Primelephantinae.

По-видимому, к середине плиоцена следует относить и начало миграции слонов из Африки в Евразию через Суэцкий перешеек, а также, возможно, через «мост», существовавший на месте Гибралтарского пролива.

Обособившиеся филогенетические ветви слонов продолжали свое самостоятельное развитие. Расселившись на огромной территории Африки, Евразии, а затем Северной и Центральной Америки, они адаптировались к существованию в различных климатических и ландшафтных условиях.

Что касается Primelephantinae на территории Евразии, то к нему, с некоторой долей вероятности, может быть отнесен слон, остатки которого были описаны Д. А. Хоойером (Hooijer, 1949) из отложений позднего плиоцена — раннего плейстоцена Сулавеси (Целебеса). Форма получила название *Primelephas celebensis* (Hooijer), 1949. На принадлежность этого слона к подсемейству примелефантин указывает присутствие бивней в нижней челюсти.

Локсодонты *Loxodontinae* Osborn, 1918

Слоны этого подсемейства характеризуются относительно низким, вытянутым в сагиттальном направлении черепом с межчелюстными костями, сильно расходящимися в стороны по направлению к дистальному краю; бивни слабо изогнутые. Кисть (manus) с сериальным расположением костей запястья (во всяком случае, у геологически поздних форм) *.

Подсемейство ведет свое начало от *Protoloxodonta adaurora* (Maglio), 1970 из раннего плиоцена — раннего плейстоцена Восточной и Южной Африки (Maglio, 1973), (рис. 2). Абсолютный возраст слоев, заключающих остатки этого вида 4.5—2 млн. лет. Слон этот найден на территории Кении, в районе оз. Рудольфа (Лотегам, Экора, Канапой и др.), а также на юге Эфиопии и в Уганде. Число пластин МЗ у *P. adaurora* равняется 8—11, толщина эмали 5—3 мм.

Paraloxodonta atlantica (Pomel), 1879 — потомок *P. adaurora* из отложений среднего — позднего плейстоцена Африки (2.3—0.2 млн. лет). Остатки этого вида найдены как в экваториальной ее части, так на юге и севере континента. Число пластин у МЗ = 10—15.

При решении вопроса о происхождении и эволюции слонов, наряду с исследованием их ископаемых остатков, большой интерес представляет изучение ныне живущих слонов Африки, относящихся к роду *Loxodonta* и представленных 2 видами: лесным *Loxodonta cyclotis* (Matschie), 1900 и саванновым *Loxodonta africana* (Blumenbach), 1797. Оба вида появились в конце среднего — начале позднего плейстоцена. Вероятным предком этих слонов был также *P. adaurora*.

В Африке, в противоположность Евразии и Америке, где наступление ледников интенсивно влияло на эволюцию фауны, исключительно благоприятные климатические условия на протяжении большей части плио-плейстоцена способствовали длительному сохранению там архаичных форм. Сравнительная же изолированность Африки от Евразии препятствовала проникновению туда большого количества новых, более эволюционно продвинутых форм (Agambourg, 1952; Кригер, 1962). Именно в силу этих причин слоны, оставшиеся в Африке, эволюционировали значительно более медленными темпами, чем их сородичи на других континентах, и остались до наших дней на стадии исключительной примитивности, сохранив в строении многие черты своих далеких предков. По своим морфологическим признакам (очень низкий череп, последние коренные зубы МЗ с небольшим числом — до 10—11 — пластин) ныне

* В сериальном запястье каждой кости дистального ряда соответствует кость проксимального, и промежутки между ними совпадают. При асериальном расположении данный порядок нарушен.

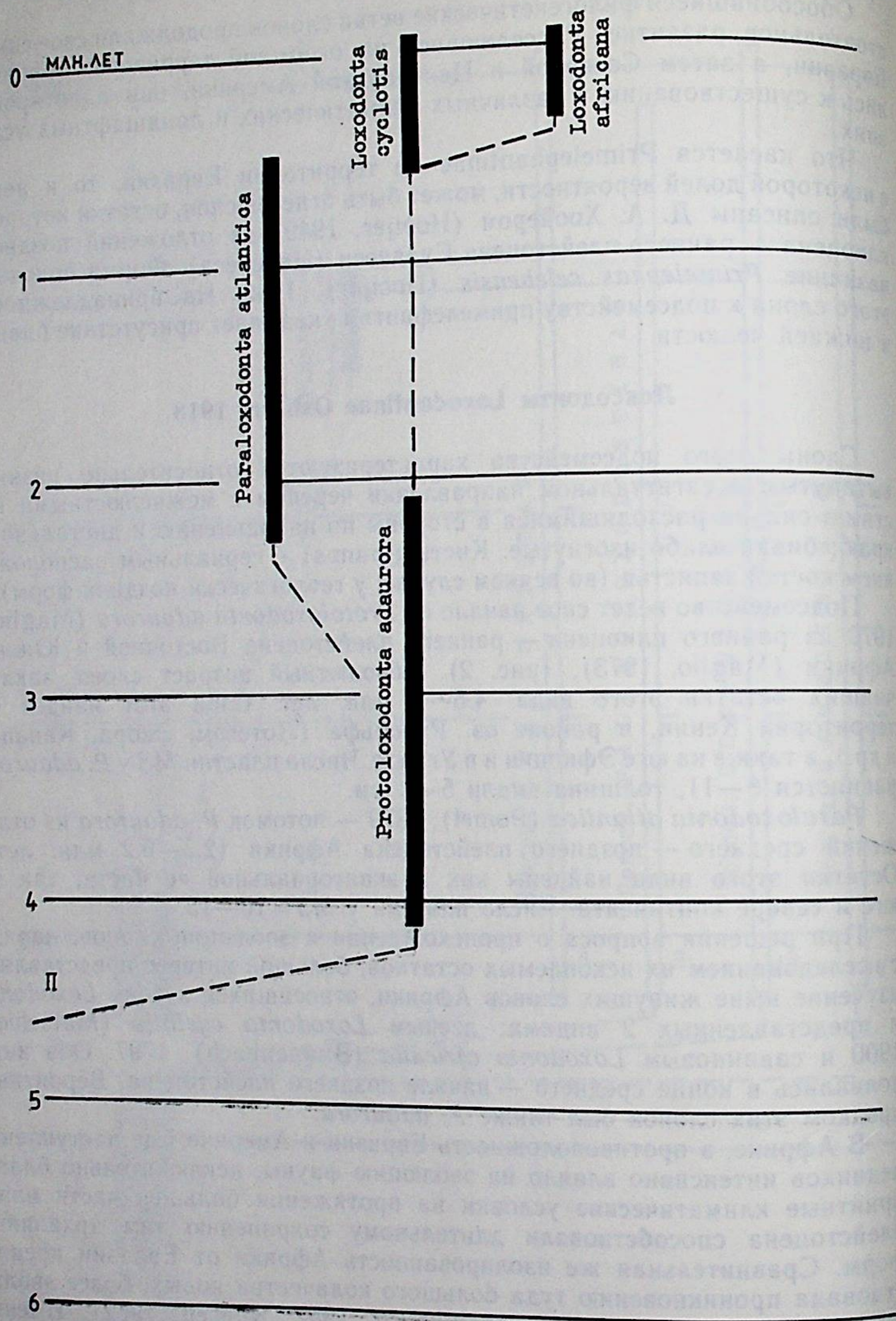


Рис. 2. Филогенетическое древо слонов подсемейства Loxodontinae.

живущий лесной африканский слон *Loxxodonta cyclotis* является более примитивным, чем все известные в настоящее время вымершие слоны Евразии и Америки. Этот пример также подтверждает факт возникновения слонов именно на африканском континенте. Таким образом, мы видим, что Африка для этих слонов явилась своего рода рефугиумом, убежищем, в котором архаичные формы животных могли сохраниться до наших дней (Kahlke, 1972).

Палеолоксодонты Palaeoloxxodontinae Garutt subfam. nova

Д и а г н о з. Череп характеризуется наличием на лобной поверхности, на границе с теменной областью, поперечного гребня *togus frontalis*. Межчелюстные кости, сильно расходящиеся в стороны по направлению к дистальному краю. Бивни слабо изогнутые. Кисть с асериальным расположением костей запястья.

С о с т а в. Подсемейство включает рода: *Omoloxodon* из среднего плиоцена — раннего плейстоцена Африки и *Palaeoloxxodon* из позднего плиоцена — позднего плейстоцена Евразии (рис. 3).

Наиболее древним представителем палеолоксодонтин является слон Рэка *Omoloxodon recki* (Dietrich), 1916. Вопрос о происхождении этого вида еще недостаточно выяснен. На северо-западе Кении, в районе Экора, в обнажениях, абсолютный возраст которых составляет не менее 4 млн. лет, найдены остатки архаичной формы слона. В черепе и зубах его четко намечаются признаки, которые позднее становятся характерными для *O. recki*. Это позволяет предполагать, что мы имеем дело с вероятным предком слона Рэка (Maglio, 1970).

Примитивная форма слона Рэка описана из формации Шунгура, в районе р. Омо, где встречается в отложениях, абсолютный возраст которых датируется 3.75 млн. лет. Поздняя, так называемая типичная форма этого вида, происходит из более высоких горизонтов того же местонахождения и датируется 3.3—1.5 млн. лет.

М. Бэден (Beden, 1979) устанавливает 5 подвигов этого слона: *O. recki brumpti*; *O. recki shungurensis*; *O. recki atavus*, *O. recki ileretensis* и *O. recki recki*.

Слон Рэка был сравнительно широко распространен в Африке, о чем свидетельствуют его многочисленные находки как на востоке континента, так и на севере в районе Сахары, а также оз. Чад. Наиболее поздние находки слона Рэка датируются началом плейстоцена.

Древнейшим палеолоксодонтным слоном на территории Евразии, по видимому, является *Palaeoloxxodon ausonius* (Majog), 1886 из отложений позднего плиоцена (виллафранкская стадия) Италии и других стран Южной и Центральной Европы.

Намадийский слон *Palaeoloxxodon namadicus* (Falconer et Cautley), 1846 из позднего плиоцена — позднего плейстоцена Пакистана, Индии, Индонезии, Китая, Западной и Восточной Сибири. Число пластин у МЗ намадийского слона равняется 15—20, толщина эмали 4—3 мм.

Palaeoloxxodon naumanni (Makiyama), 1924. Вероятный потомок намадийского слона. Конец плиоцена — средний плейстоцен Японии. Число пластин МЗ = 15—21, толщина эмали 2.5—2 мм.

Палеолоксодонтные слоны проникли на территорию островов Рюкю, Кюсю и юго-восточного Хонсю с азиатского континента по сухопутному мосту, существовавшему в то время на месте современного Корейского пролива (Dubrovo, 1981).

Лесной слон *Paleoloxxodon antiquus* (Falconer et Cautley), 1847. Ранний — средний плейстоцен Западной, Центральной, а также Восточной Европы (кроме северных районов), юг Урала и Западной Сибири. Число пластин у МЗ = 16—17, толщина эмали 4—3 мм (Дуброво, 1960). Описаны следующие подвиды: *P. antiquus germanicus* (Stefanescu), 1924 и *P. antiquus italicus* (Osborn), 1931.

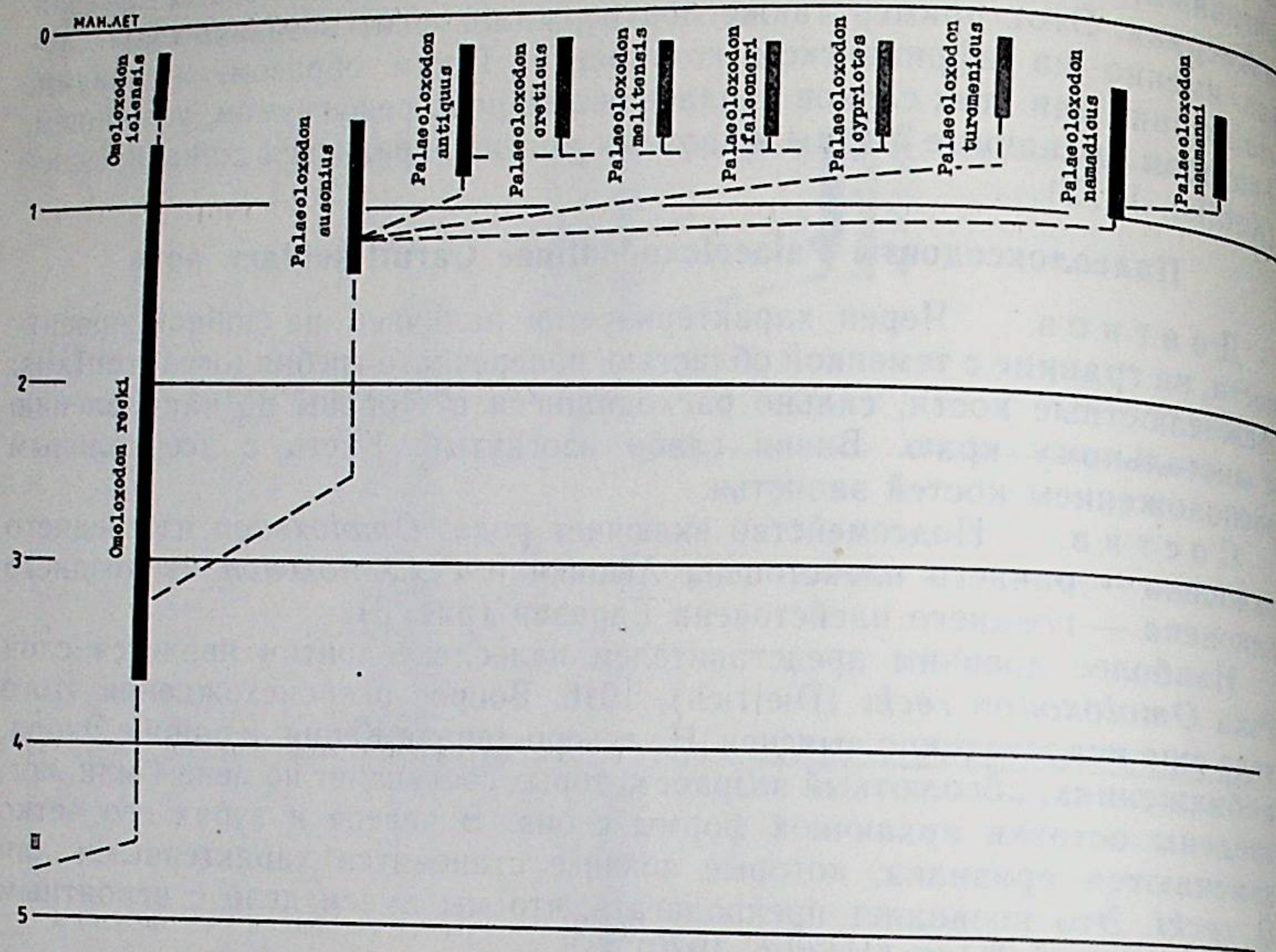


Рис. 3. Филогенетическое древо слонов подсемейства Palaeoloxodontinae.

Позднеплейстоценовые карликовые слоны из Сицилии и других остров Средиземного моря: *P. melitensis* (Falconer), 1962; *P. falconeri* (Busk), 1867; *P. mnaidrensis* (Adams), 1870; *P. cypriotis* (Bate), 1903; *P. creticus* (Bate), 1907, происходят от полуостровных популяций *P. antiquus* и, следовательно, принадлежат к тому же роду.

Волжский слон *Palaeoloxodon meridionalis* (V. Gromova), 1932. Конец раннего—начало среднего плейстоцена. Известен с нижнего Поволжья и Московской области. Число пластин *M3* = 14—15, толщина эмали 2,5 мм.

Туркменский слон *Palaeoloxodon turkmenicus* (Dubrovo), 1955. Конец раннего—начало среднего плейстоцена. Украины, Средней Азии (юго-западная Туркмения). Число пластин у *M3* = 19, толщина эмали 3,5—3 мм.

Палеолоксодонтные слоны Евразии были, по-видимому, сравнительно теплолюбивыми животными, обитавшими в условиях лесного ландшафта и питавшимися как ветками и листьями деревьев, так и травянистой растительностью. Слоны эти являлись характерными представителями лесных фаун Европы, в связи с чем их и называют лесными.

На территории Восточной Европы и Северо-Восточной Азии остатки палеолоксодонтных слонов немногочисленны, что, по-видимому, связано с континентальностью климата в этих местах и слабым развитием древесной растительности. Их остатки в Европе не встречаются севернее 55° с. ш. (находка *P. antiquus* в черте Москвы) (Громов, 1940), а в Восточной Сибири в бассейне Алдана (Вангенгейм, 1961). Можно предполагать, что палеолоксодонтные слоны в эти районы заходили лишь летом во время сезонных миграций, двигаясь вдоль рек и питаясь в пойменных лесах. Однако в своем продвижении к северу эти теплолюбивые слоны все же не заходили столь далеко, как мамонты или их предки (см. ниже). Только этим, по-видимому, и можно объяснить, почему палеолоксодонтные слоны в своем продвижении на восток не проникли на американский континент. Северная граница ареала этих слонов не достигала широт Берингской суши (Гарутт, 1965).

Во время наступления рисского похолодания и возникновения на территории большей части Европы и Сибири открытых ландшафтов, палеолоксодонтные слоны сохраняются лишь на самом юге Европы и в Юго-Восточной Азии, где в это время оставались теплые влажные леса.

Палеолоксодонтные слоны были многочисленны на территории Испании и Италии в условиях непрерывно существовавшей там лесной зоны. В эпохи потепления эти слоны, очевидно, вместе с лесами возвращались в Среднюю Европу, во время похолодания они отходили обратно (Громова, 1965).

Во время ресс-вюрмского межледниковья, вместе с продвижением к северу лесной зоны двигался и палеолоксодонтный слон. Однако в Восточную Европу и Сибирь эти слоны возвратиться уже не смогли, так как юг территории Советского Союза продолжал оставаться степным, а продвигнуться дальше к северу, в лесную зону, эти теплолюбивые слоны, по-видимому, не могли. Таким образом, наиболее поздние находки палеолоксодонтных слонов на территории Советского Союза датируются миндель-риссом.

Собственно слоны Elephantinae Gill, 1872

Слоны этого подсемейства характеризуются черепом, несущим на вершине глубокую седловидную впадину.

Элефантины ведут свое начало, по всей вероятности, от африканского *Eoelephas ekorensis* (Maglio), 1970. Остатки этого слона происходят из средне-плиоценовых отложений востока экваториальной Африки (побережье оз. Рудольфа), а также с юга континента. Находки датируются примерно 4 млн. лет (рис. 4).

Известен череп этого слона и отдельные зубы. *M3* образованы 11—12 пластинами, толщина эмали 4—3 мм.

Дневнейшим и наиболее примитивным представителем элефантин Евразии является плосколобый слон *Protelephas planifrons* (Falconer et Cautley), 1846. Его остатки происходят из отложений татрот (поздний плиоцен) — пинджор (ранний плейстоцен) Пакистана и Северной Индии. Находки датируются 3—2 млн. лет.

Скелет плосколобого слона не известен. Найдены отдельные черепа, зубы. Череп по строению напоминает таковой *E. ekorensis*, но зубная система более продвинутая (Maglio, 1973). Число пластин у *M3* = 10—14, толщина эмали 4,0—3,0 мм. Известны находки фрагментов черепов молодых особей, в ротовой полости которых функционировали постоянные переднекоренные зубы *P3* и *P4*.

В 1895 г. на Северном Кавказе, в обрыве р. Псекупса, возле станции Саратовской был найден череп слона. Он поступил в коллекцию краеведческого музея Краснодара. В результате изучения этой находки автором в 1957 г. был установлен новый род и вид слона, получивший название фанаторийского *Phanagoroloxodon mammontoides* Garutt, 1957. По строению черепа (низкого, сильно вытянутого в продольном направлении) слон этот близок к *E. ekorensis* и *P. planifrons*, но отличается от них более специализированными зубами, иной формой лба и сильно изогнутыми по спирали бивнями. Предпоследние коренные зубы (*M2*) фанаторийского слона образованы 10 пластинами (строение *M3* не известно). Толщина эмали 2,1—2,0 мм. Вероятный возраст этого вида — конец плиоцена — начало плейстоцена.

Потомком плосколобого слона возможно является также *Hypselephas hysudricus* (Falconer and Cautley), 1845. Остатки этого вида происходят из отложений позднего плиоцена—раннего плейстоцена Пакистана, Индии и Бирмы. Асолютный возраст его составляет 2,3—1,4 млн. лет.

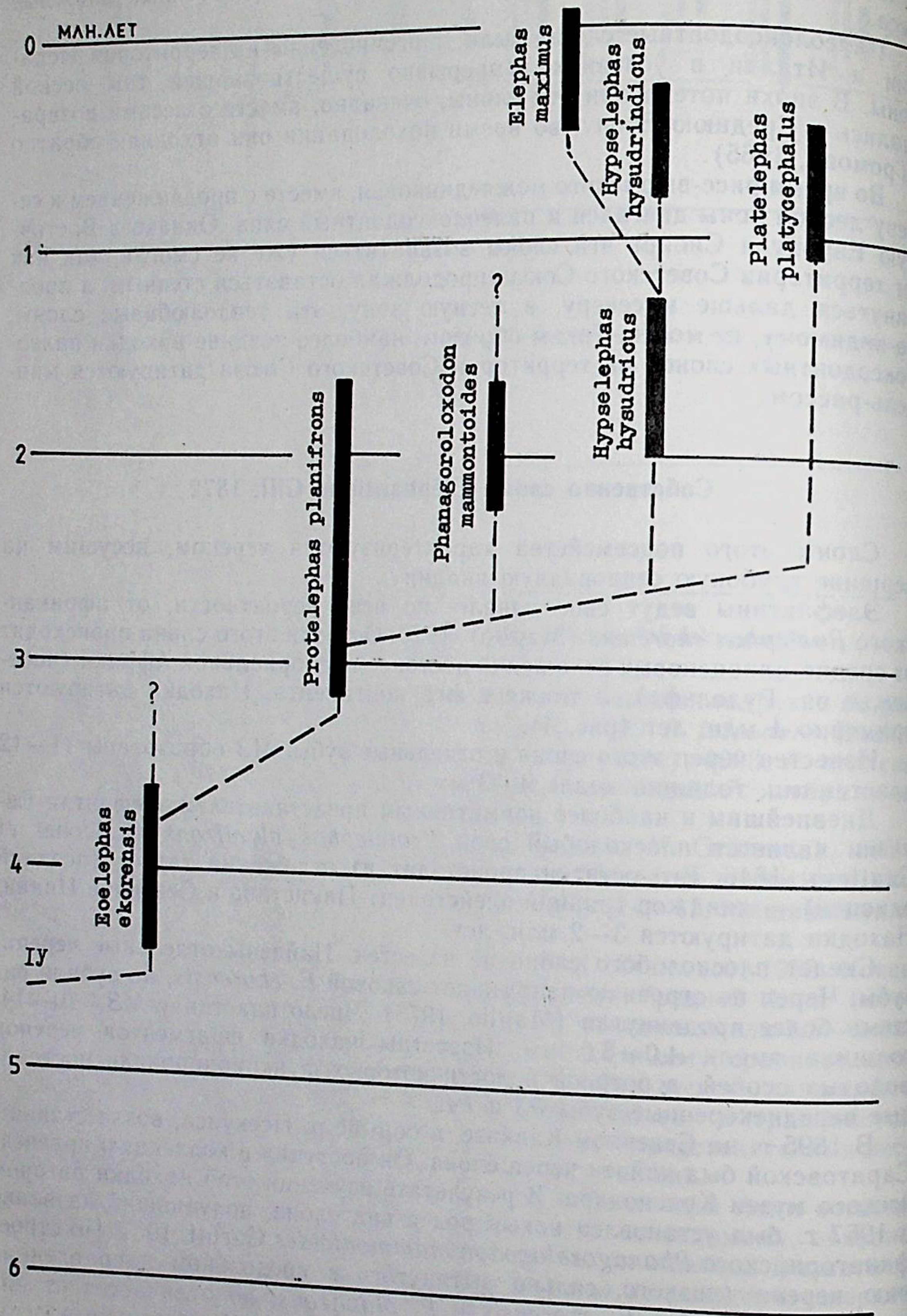


Рис. 4. Филогенетическое древо слонов подсемейства Elephantinae.

Слон этот известен по находкам черепов, зубов и разрозненных костей конечностей. Череп характеризуется раздвоенной вершиной, вогнутым лбом и почти параллельными межчелюстными костями. Последние коренные зубы (МЗ) характеризуются следующими показателями: число пластин 12—17, толщина эмали 3,0—2,0 мм.

Hysselephas hysudrindicus (Dubois), 1908 — вероятный потомок *H. hysudricus*, из среднего и позднего плейстоцена Явы. Известен по находкам черепа и коренных зубов. Количество пластин МЗ = 18—21, толщина эмали — 3,0—2,5.

Platelephas platycephalus Osborn, 1929 — ведет свое начало, по всей вероятности, от *H. hysudricus*. Описан по черепу, происходящему из раннего (?) плейстоцена Северной Индии. Череп сильно отличается от таковых других представителей подсемейства сильно выпуклой линией профиля. Последний коренной зуб МЗ имеет 17 пластин.

Представители подсемейства Elephantinae сохранились на Земле до настоящего времени. На юге Азии (в Индии, Бирме, Индокитае), а также на островах Шри Ланка и на Суматре обитает азиатский слон *Elephas indicus* Linnaeus, 1735—1754. Вероятным предком этого слона является *H. hysudricus*, однако не исключается возможность, что он произошел от *P. mammothoides*.

Слоны подсемейства Elephantinae — обитатели тропических и субтропических лесов. Пища — ветки и листья деревьев и кустарников, а также травянистая растительность.

Мамонты Mammuthinae Simpson, 1945.

Слоны эти характеризуются черепом с закругленной вершиной, без седловидного вдавления. Межчелюстные кости х-образной формы, т. е. сужены с боков в своей средней части. Бивни имеют четко выраженную спиральную изогнутость; при выходе из альвеол они направлены в стороны, вверх и вовнутрь гетеронимно. Нижняя челюсть у ранних представителей подсемейства с сильно развитым подбородочным отростком, у поздних он короткий.

Древнейшим из известных в настоящее время представителей Mammuthinae является *Archidiskodon subplanifrons* Osborn, 1928 из раннего и среднего плиоцена Восточной и Южной Африки (рис. 5). Наибольшее число находок этого вида происходит с юга континента. Именно здесь, по всей вероятности, была наиболее благоприятная обстановка для существования Mammuthinae*. Это связано с существованием там своеобразных климатических и ландшафтных условий. Южная Африка еще в неогене представляла собой возвышенную, в общем тектонически спокойную область, ограниченную с севера пустыней Калахари и широкими долинами рек Замбези и Лимпопо. Здесь, в отличие от востока экваториальной Африки, господствовал полупустынный ландшафт и саванна (Иванова, 1972).

Эволюция Mammuthinae шла по пути приспособления к обитанию в условиях саваннового и лесостепного ландшафтов. В питании этих слонов имела, очевидно, место сезонность: весной и в начале лета они поедали травянистую растительность, летом, когда трава выгорала, слоны переходили к питанию веточно-лиственным кормом.

В отложениях конца среднего и позднего плиоцена Северной Африки

* Многочисленные находки зубов примитивных Mammuthinae, сделанные на юге Африки и описанные под различными видовыми названиями, по всей вероятности, могут быть отнесены к *A. subplanifrons* (Maglio, 1970).

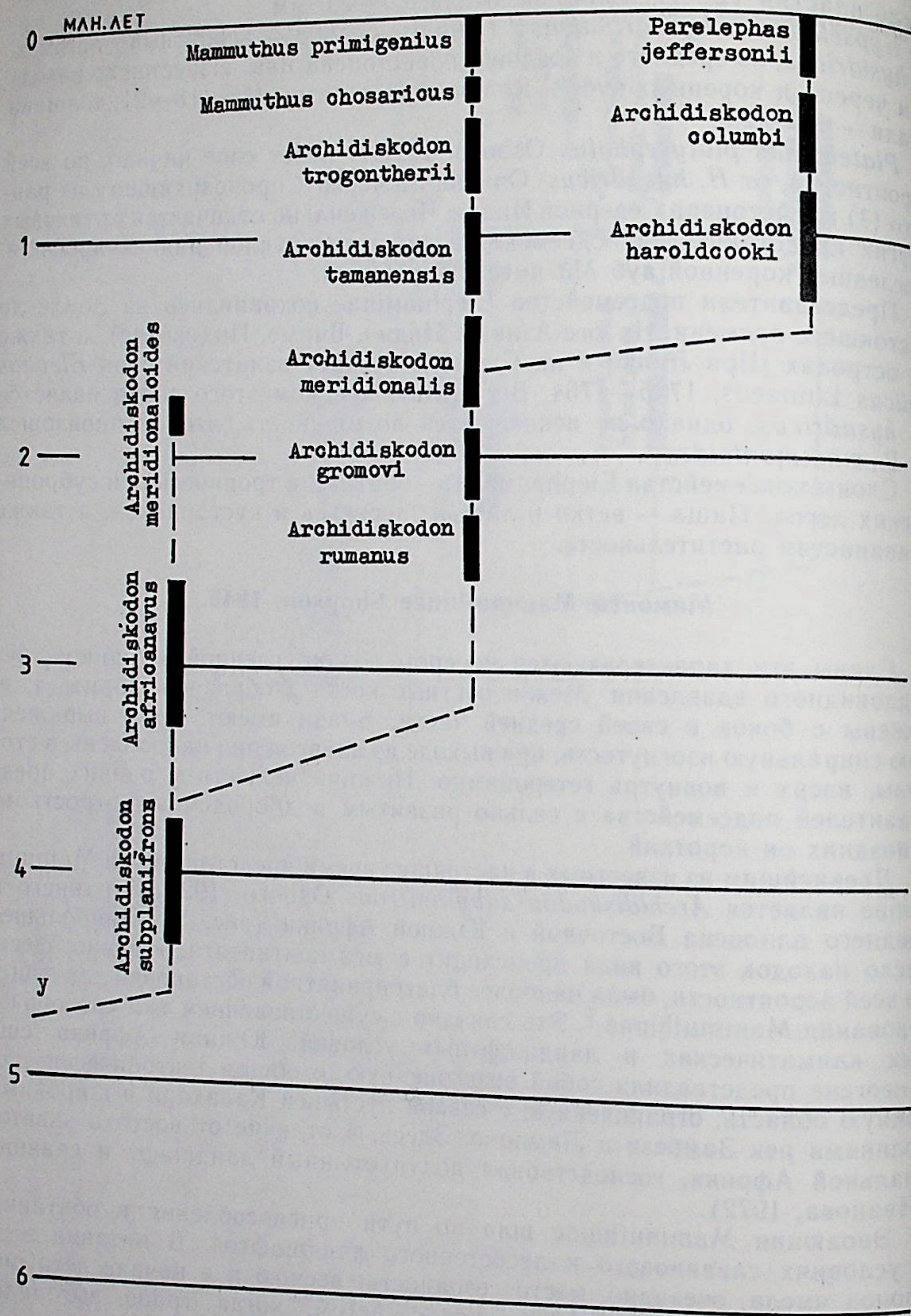


Рис. 5. Филогенетическое древо слонов подсемейства Mammuthinae.

встречаются остатки более эволюционно продвинутого слона мамонтовой линии — *Archidiskodon africanus* Agambourg, 1952, по вероятности, являющегося потомком *A. subplanifrons*.

На севере Африки в отложениях раннего плейстоцена встречаются остатки еще более продвинутого представителя Mammuthinae. По строению зубов форма эта обнаруживает большое сходство с евразийским южным слоном *Archidiskodon meridionalis* (Nesti), 1825 и некоторыми исследователями отождествляется с ним. По мнению автора, данной статьи новый слон — форма чисто африканская, не имеющая прямой связи с евразийским южным слоном. Сходство же в строении зубов — результат параллельного развития этих форм. Все это дает основание для последующего выделения африканской формы в качестве самостоятельного вида.

Миграция Mammuthinae из Африки в Евразию происходила, по-видимому, на стадии *A. subplanifrons*. Самым древним и архаичным представителем Mammuthinae в Евразии является так называемый румынский слон *Archidiskodon rumanus* (Stefanescu), 1924 из среднего плиоцена Южной, Центральной и Восточной Европы (Samson, Radulesco, 1973; Алексеева, 1982). По всей вероятности, именно к этой форме относятся зубы слонов из Косякинского песчаного карьера близ г. Ставрополя на Северном Кавказе (Габуня, 1961), из хутора Камышеваха (30 км севернее Армавира) Краснодарского края (Габуня и Векуа, 1967), из с. Котловина Одесской области (Константинова, 1965). Череп и посткраниальный скелет румынского слона не известны.

В отложениях конца среднего—начала позднего плиоцена Южной, Центральной и Восточной Европы, а также на юге Урала и Западной Сибири, встречаются остатки другого, несколько более прогрессивного представителя Mammuthinae — слона Громова *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexeeva, 1965 (Гарутт и Алексеева, 1965; Azzaroli, 1970, 1977; Garutt, Alexeeva, Baigusheva, 1977; Гарутт, 1981; Garutt und Bajguševa, 1981; Гарутт и Вангенгейм, 1982; Форонова, 1982; Гарутт и Урбанас, 1986).

Высота скелета слона Громова (вычислена по пропорциям на основании размеров костей конечностей) 350—380 см. Нижняя челюсть несет длинный подбородочный отросток. Последние коренные зубы — МЗ образованы 11—15 пластинами. Толщина эмали 5,0—2,5 мм. Известны находки черепов молодых особей, в челюстях которых функционировали постоянные передне-коренные зубы РЗ и Р4. У более поздних Mammuthinae зубы эти редуцированы. Передние конечности характеризуются сериальным расположением костей запястья.

В древнем плейстоцене Евразии слона Громова сменяет его потомок — южный слон *Archidiskodon meridionalis* (Nesti), 1825 (Дуброво, 1964; Гарутт и Сафронов, 1965; Maglio, 1973; Kurten and Anderson, 1980; Гарутт, 1981). Вид этот занимает ареал своего предшественника, но проходит дальше на восток, распространяясь по территории Восточной Сибири. Позднее через Берингийский «мост» слон этот проникает на американский континент, где дает начало американской ветви Mammuthinae.

Высота скелета южного слона колеблется от 335 см (Voggo al Quercio, Италия), 370 см (Forneta, Италия) до 400 см (Георгиевск, Северный Кавказ). Нижняя челюсть с длинным подбородочным отростком. МЗ характеризуются следующими показателями: число пластин 12—16, толщина эмали 3,9—2,1 мм. Кисть с сериальным запястьем.

Потомком южного слона является таманский слон *Archidiskodon tamanensis* Dubrovo, 1964 из раннего плейстоцена Евразии (Дуброво, 1964), который занимал ареал своего предшественника, в Евразии, но на американский континент, по-видимому, не проникал.

Высота скелета взрослого таманского слона (Ногайск, северное побережье Азовского моря) 410 см, нижняя челюсть с длинным подбородочным отростком. МЗ образованы 13—18 пластинами, толщина эмали 3,9—2,0 мм. Кисть с сериальным запястьем (Гарутт, 1954).

Последним и наиболее прогрессивным представителем архидискодонтов Евразии является степной (трогонтериевый) слон *A. trogontherii* (Pohlig), 1885 — потомок таманского слона и непосредственный предок слонов рода *Mammuthus*. Остатки степного слона происходят из отложенный раннего плейстоцена Евразии, кроме самых северных районов, а в Азии и южных.

Высота скелета взрослого степного слона-самца (Кагальницкий песчаный карьер, возле г. Азова Ростовской обл.) 450 см, взрослой самки (Эдерслебен, ГДР) 345 см. Нижняя челюсть с длинным подбородочным отростком, однако встречаются единичные экземпляры этого вида с коротким отростком, как у слонов рода *Mammuthus*. Число пластин у МЗ = 17—23, толщина эмали 3,5—1,0 мм. Фигуры слияния пластин на жевательной поверхности зубов выражены по типу — • —, как это имеет место у слонов рода *Archidiskodon*; у *Mammuthus* расположение фигур слияния носит беспорядочный характер (Громов, 1940; Гарутт и Форонова, 1976 и др.). Кисть степного слона с асериальным расположением костей запястья — признаком, характерным для слонов рода *Mammuthus*. Таким образом, степной слон по своему строению занимает промежуточное положение между слонами рода *Archidiskodon* и *Mammuthus*, и среди исследователей не существует единого мнения по поводу родовой принадлежности данного вида. По утверждению автора (Гарутт, 1971), на основании таких признаков строения, как фигуры слияния на жевательной поверхности зубов, а также присутствие подбородочного отростка, степного слона следует относить к роду *Archidiskodon*.

Проникший в первую половину плейстоцена (примерно 1.5 млн. лет назад) через Берингийский «мост» в Америку южный слон *Archidiskodon meridionalis* эволюционировал и дал начало ряду последовательных, характерных для этого континента форм, таких как колумбийский мамонт и мамонт Джефферсона.

Колумбийский мамонт *Archidiskodon columbi* (Falconer), 1857 населял Северную и Центральную Америку в среднем и позднем плейстоцене. Рост этого слона достигал 360—400 см. Подбородочный отросток нижней челюсти развит сильно. Количество пластин МЗ = 16—18, толщина эмали 3.2—2.5 мм (Kurten and Anderson, 1980). Передние конечности с асериальным запястьем. Таким образом, колумбийский мамонт по степени эволюционного развития соответствовал стадии степного (трогонтериевого) слона Евразии.

Значительные климатические изменения, наступившие в Евразии и Америке в середине плейстоцена, выразившиеся в похолодании и усилении аридности, привели к широкому распространению открытого ландшафта типа арктической степи, тундры и лесотундры. Площади лесов сохраняются лишь в более южных широтах.

Под влиянием изменившейся природной обстановки *Mammuthinae* были вынуждены приспосабливаться к питанию жесткой травянистой и кустарниковой растительностью. Время это характеризуется трансформацией рода *Archidiskodon* в роды *Mammuthus* (Евразия) и *Parelephas* (Америка), качественно отличных от своих теплолюбивых предков.

Питание этих слонов «подножным» кормом привело к изменению общих пропорций тела: мамонты, как евразийские, так и американские, более низконогие по сравнению со своими предками — архидискодонты — выражается в увеличении высоты коронки, числа образующих ее пластин и уменьшении толщины самих пластин и эмали.

Наиболее ранним представителем слонов рода *Mammuthus* является хазарский мамонт *Mammuthus chosaricus* Dubrovo, 1966. Остатки этого мамонта известны из среднего плейстоцена (миндель — ресс — начало ресса или их аналоги) Западной, Центральной и Восточной Европы, а также с территории юга Урала, Сибири и Дальнего Востока.

Потомком хазарского мамонта является евразийский мамонт *Mammuthus primigenius* (Blumenbach), 1799. Слон этот населял огромную территорию от Британских островов на западе, до Чукотки на востоке. Самые северные находки происходят из Скандинавии (Норвегия, Швеция), островов Северного Ледовитого океана (о. Октябрьской революции, Ляховские о-ва и др.), южные — из Испании, Италии, Румынии, Болгарии, Крыма, Кавказа, Казахстана, Монголии, Китая и Японии (о. Хоккайдо).

Описано много форм мамонта видового и подвидового ранга, систематическое положение которых не ясно. Кроме того, в стратиграфии нередко указываются две таксономически необозначаемые формы: ранняя и поздняя (Громов, 1948; Вангенгейм, 1961; Шеглова, 1963; Garutt, 1964). Геологический возраст раннего мамонта определяется как вторая половина среднего плейстоцена на том основании, что остатки этой формы связаны, как правило, с отложениями максимального оледенения. Геологический возраст позднего мамонта определяется как поздний плейстоцен и голоцен. Систематика рода *Mammuthus* разработана еще недостаточно и нуждается в ревизии.

Высота скелета евразийского мамонта самца составляет 330 см (дельта р. Лены), 325 см (с. Алексеевка Одесской обл.), 300 см (Пфанерхаль, ГДР), 265 см (р. Мамонтовая, Таймырский п-ов). Высота скелета самки составляет 235 см (р. Оёш, Новосибирская обл.). Нижняя челюсть, как и у всех остальных видов мамонтов, с коротким подбородочным отростком. Число пластин у МЗ = 20—31, толщина эмали 2,0—0,9 мм. Передние конечности с асериальным запястьем.

Остатки *M. primigenius* найдены во многих позднепалеотических стоянках Евразии. Это свидетельствует о том, что животное было объектом охоты доисторического человека.

Что касается американского континента, то под влиянием наступивших там в середине плейстоцена значительных климатических изменений, аналогичных тем, которые происходили в Евразии, слоны рода *Archidiskodon* эволюционировали, дав начало американским мамонтам — роду *Parelephas* Osborn, 1924 с видом *P. jeffersonii* (Osborn), 1922 — мамонт Джефферсона.

Высота скелета этого мамонта колеблется в пределах 320—340 см. Нижняя челюсть с коротким подбородочным отростком. Число пластин у МЗ колеблется в пределах 20—24, толщина эмали 2.3—2,0 (Kurten and Anderson, 1980).

Мамонт Джефферсона был широко распространен в Северной, а также Центральной Америке. Остатки этого слона обнаружены во многих стоянках палеолита Северной и Западной Канады, западных и центральных районов Соединенных Штатов и в Мексике.

Во время последующего образования Берингийского «моста» (ранчолабрейское время), когда между Евразией и Америкой вновь происходил фаунистический обмен, имело место проникновение *M. primigenius* на американский континент и, возможно, *P. jeffersonii* в Сибирь.

В конце плейстоцена — начале голоцена оба вида мамонта: евразийский — *M. primigenius* и американский — *P. jeffersonii* вымирают. Вопрос о причинах вымирания этих слонов сложен и неоднозначен, и среди исследователей по этому поводу не существует единого мнения (Илларионов, 1940; Garutt, 1964; Верещагин, 1979; Верещагин и Барышников, 1985).

Некоторые исследователи видели причину вымирания мамонта в охотничьей деятельности палеолитического человека. Несмотря на ту роль, которую, очевидно, могли сыграть древние охотники в деле истребления мамонта, их нельзя считать единственными виновниками уничтожения этого животного. Дело в том, что во времена палеолита плотность населения в Евразии и на севере Америки была столь незначительна, что мамонты всегда могли уйти от людей и найти спокойные пастбища.

Другие палеонтологи связывали причину вымирания мамонта с климатическими изменениями: потеплением и повышением влажности, наступившими в послеледниковое время. Эти изменения вызвали увеличение мощности снегового покрова, что затрудняло питание мамонтов в зимнее время. Все это привело к сокращению численности, а затем и полному вымиранию мамонтов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Л. И. Пути прохореза хоботных конца неогена. — В кн.: Проблемы антропогена Молдавии. Кишинев, Штинница, 1982, с. 6—13.
- Богачев В. В. Новые материалы к истории третичных слонов в Юго-Восточной России. — Изв. Азербайдж. ун-та 1923—1924, вып. 3, с. 99—121.
- Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири. — Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1961, т. 48, 182 с.
- Верещагин Н. К. Почему вымерли мамонты. Л., Наука, 1979, 196 с.
- Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Вымирание млекопитающих в четвертичном периоде Северной Евразии. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1985, т. 131, с. 3—38.
- Габуния Л. К. Об остатках млекопитающих из среднего плиоцена Северного Кавказа (Косьякино). — Палеонт. журн., 1961, № 1, с. 163—165.
- Габуния Л. К. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси, Мецниереба, 1969, 233 с.
- Габуния Л. К., Векуа А. К. О новой находке остатков южного слона на Северном Кавказе. — В кн.: Фауна кайнозоя Грузии и ее геонисторическое значение. Тбилиси, Мецниереба, 1967, с. 101—103.
- Гарутт В. Е. Южный слон *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) из плиоцена северного побережья Азовского моря. — Тр. Комис. по изуч. четверт. периода, 1954, т. X, вып. 2, 176 с.
- Гарутт В. Е. Ископаемые слоны Сибири. — Тр., НИИГА 1965, т. 143, с. 106—130.
- Гарутт В. Е. К истории выявления промежуточных звеньев в филогенетической линии слонов *Archidiskodon*—*Mammuthus*. — В кн.: Хронология ледникового века. Л., изд. Георг. о-ва СССР, 1971, с. 78—88.
- Гарутт В. Е. Современный слон Африки и вопрос о происхождении подсемейства Elephantidae. — Тез. докл. отчетной науч. сессии Зоол. ин-та АН СССР, 1972, с. 8—9.
- Гарутт В. Е. Зубная система слонов в онтогенезе и филогенезе. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977, т. 73, с. 3—36.
- Гарутт В. Е. Отряд Proboscidea Illiger, 1811 — хоботные. — В кн.: Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен — современность. Л., Наука, 1981, с. 304—318.
- Гарутт В. Е., Алексеева Л. И. Новые данные об эволюции слонов рода *Archidiskodon*. — Бюл. Ком. по изуч. четверт. периода, 1965, № 30, с. 161—166.
- Гарутт В. Е., Сафронов И. Н. Находка скелета южного слона *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) близ г. Георгиевска (Северный Кавказ). — Бюл. Ком. по изуч. четверт. периода, 1965, № 30, с. 79—88.
- Гарутт В. Е., Форонова И. В. Исследование зубов вымерших слонов, методические рекомендации. Новосибирск, Наука, 1976, 36 с.
- Гарутт В. Е., Вангенгейм Э. А. Отряд Proboscidea — хоботные — В кн.: Четвертичная система. Полутом I. Стратиграфия СССР. М., Недра, 1982, с. 311—317.
- Гарутт В. Е., Урбанас Е. В. О находке слона Громова *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexeeva в Предуралье. — В кн.: Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых и плейстоценовых отложений северной и южной частей Предуралья. Уфа, Изд. Башк. фил. АН СССР, 1986, с. 12—23.
- Громов В. И. Остатки *Elephas antiquus* Falc. из четвертичных отложений г. Москвы. — Тр. Ин-та геолог. наук АН СССР, 1940, вып. 33, геолог. сер. (№ 10), с. 11—16.
- Громов В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит). — Тр. Ин-та геолог. наук, 1948, вып. 64, Геолог. сер. № 17. 520 с.
- Громова Вера. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы (опыт сопоставления). Л., Наука, 1965, 142 с.
- Дуброво И. А. Древние слоны СССР. — Тр. Палеонт. ин-та АН СССР 1960, т. XXXV. 78 с.
- Дуброво И. А. Слоны рода *Archidiskodon* на территории СССР. — Палеонт. журн., 1964, № 3, с. 82—94.
- Иванова И. К. Ископаемые гоминиды и нижняя граница четвертичного периода (антропоген). Междунар. коллоквиум по проблеме Граница между неогеном и четвертичной системой. — Сб. докл., М., 1972, т. II, с. 117—133.
- Илларионов В. Т. Мамонт. К истории его изучения в СССР. Горький, 1940, 94 с.
- Константинова Н. А. *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexeeva из нижнелевантинских четверт. периода, 1965, № 30, с. 171—175.
- Кригер Н. И. Четвертичные отложения Африки и Передней Азии. М., изд. АН СССР, 1962, 142 с.
- Форонова И. В. Архидискодонтные слоны Кузнецкой котловины. — Тр. ин-та геолог. и геофиз. СО АН СССР, 1982, вып. 521, с. 72—82.
- Щеглова В. В. О фауне антропогеновых млекопитающих Белоруссии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия БССР, 1963, вып. 4, с. 216—248.
- Abel O. Grundzuge der Paleobiologie der Wirbeltiere. — Stuttgart, E. Schweizerlartshce Verlagshandlung, 1912. 708 p.
- Abel O. Palaobiologie und stammesgeschichte. — Jena, Fischer, 1929. 423 p.
- Adams A. Leith. Monograph on the British Fossil Elephants. — Paleontol. Soc. London. 1877, 1878, p. 265.
- Aguirre E. Revision sistematica de los Elephantidae por su morfologia dentaria. — Estudios Geologicos, 1968, t. 24, p. 109—167 (1 parte); 1969, t. 25, p. 123—177 (2 parte), p. 317—367 (3 parte).
- Aguirre E. Evolutionary history of the Elephant. — Science, 1969, vol. 164, p. 1366—1376.
- Arambourg C. Elephas Reski Dietrich. — Bull. de la Soc. Geol. Fr., 1942, ser. 5, T. XII, Paris, p. 73—87.
- Arambourg C. Note preliminaire sur quelques Elephants fossiles de Berberie. — Bull. mus. Nat. d'Hist. Natur., 1952, ser. 2, t. XXIV, N 4, Paris, p. 407—418.
- Arambourg C. The African pleistocene mammals. — Proc. First Pan-Afric. Congr. prehistor. Oxford, 1952a, p. 3—28.
- Azzaroli A. Villafranchian correlations based of barge mammals. — Giornal di Geologia (2) 1970, t. 35, fasc 1, p. 21.
- Azzaroli A. Evolutionary Patterns of Villafranchian elephants in Central Italy. — Atti Della Acad. Naz. dei Lincei. Memorie. Ser. 8, 1977, t. 14, p. 149—168.
- Beden M. Les Eléphants (Loxodonta et Elephas) d'Afrique Orientale: systematique, phylogenie, interet biochronologique. Vol. II. 1979, Thèse presentee a la Faculté des Sciences de l'Universite de Poitiers, No 294, P. 225—567.
- Bonnefelle R., Chavaillon J., Coppens I. Resultat de la nouvelle mission de l'Omo (3-e compagne 1969). — C. R. Aci. Paris, 1970, 270 p.
- Cooke H. B. S. Further revision of the Fossil Elephantidae of Southern Africa. — Palaeontol. Africana, 1960, vol. 7, 46—58.
- Coppens I. Un nouveau Proboscideen du Pliocene du Tchad. Stegodon schneideri nov. gen. nov. sp. et be phylum des Stegotetrabelodontinae. — Comptes Rendus de l'Acad. Sci, Paris, 1972, p. 29—62.
- Coppens Y., Maglio V., Maddern C., Beden M. Evolution of african mammals. 17. Proboscidea. — Cambridge, Massachusetts, London, Harvard Univ. Press., 1978, p. 336—367.
- Dietrich W. O. Daten zu den fossilen Elefanten Africas und Ursprung der Gattung Loxodonta. — Neues Jhrb. Geol. Pal. Abgande. 1951, Bd 93, heft 3, Berlin, S. 325—378.
- Dubrovo I. A. Die fossilen Elefanten Japans. — Quartärpaläontologie. 1981, Bd. 4, Berlin, S. 49—84.
- Falconer H., Cautley T. Fauna Antiqua Sivalensis being the Fossil Zoology of the Sewalik Hills in the North of India. — Part I, Proboscidea, London, 1847, 64 p.
- Garutt V. E. Das Mammut. — A. Ziemzen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, 1964, 140 s.
- Garutt V. E., Alexeeva L. I., Baigusheva V. S. On the oldest archidiskodonen Elephant from the Anthropogene of the USSR. — Journ. of the Palaeont. Soc. of India, 1977, vol. 20, p. 4—9.
- Garutt V. E., Bajguševa V. S. *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexeeva der alteste Elefant der Mammutlinie in Eurasien. — Quartärpaläontologie, 1981, B 4, Berlin, S. 7—18.
- Haake W. Die Schopfung der Tierwelt. Leipzig und Wien, 1893, 558 s.
- Hooijer D. A. *Archidiskodon celebensis* nov. spec. — Zool. Med. Museum Leiden, 1949, vol. 30, p. 205—226.
- Hooijer D. A. Fossil proboscidea from the Malay archipelago and the Punjab. — Zoolog. Verhandelungen, 1955, Bd 28, Leiden, 146 s.
- Kahlke H. D. Ausgrabungen in aller Welt. — Leipzig—Jena — Berlin. Urania—Verlag. 1972, 224 s.
- Krischnan M. S. Geology of India and Birma. — Madras. The Madras. Low Journal office, 1949, 332 p.
- Kurten B. and Anderson E. Pleistocene Mammals North America. New York Columbia University Press, 1980, 442 p.
- Lull R. S. The Evolution of the Elephant. — Amer. Journ. Sci., (4), 1908, vol. XXV, p. 169—212.
- Maglio V. J. Early Elephantidae of Africa and a tentative correlation of African Plio—Pleistocene deposits. — Nature, London, 1970, No 225, p. 328—332.
- Maglio V. J. Four new species of Elephantidae from the Plio—Pleistocene of northwestern Kenya. — Breviora, 1970a, No 314, 43 p.
- Maglio V. J. Origin and evolution of the Elephantidae. — Trans. Amer. Phil. Soc., New. ser., 1973, vol. 63, part. 3, 149 p.
- Osborn H. F. Proboscidea. Vol. 2, Stegodontoides, Elephantoides. New York, 1942, p. 805—1675.
- Samson P., Radulesco C. Les faunes de Mammiferes et la limite Pliocene — Pleistocene en Roumanie. — Trav. Inst. Speol. E. Racovita, București, 1973, T. 103, p. 191—228.
- Sarwar M. Taxonomy and distribution of the Siwalik Proboscidea. — Bull. of the Depart. of Zool. Univ. of the Punjab (New Ser.) 1977, Art. 10, 172 p.
- Schaub S. Das Gebiss der Elephanten. — Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel., 1948, Bd 59, p. 89—112.

- Schlesinger G. Studien über die Stammesgeschichte der Proboscider. — Jahrb. Geol. Reichanst. 1912, Bd LXII, N 1, Wien, S. 87—182.
- Simpson G. G. The principles of classification and classification of Mammals. — Bull. Amer. Museum Nat. Hist. 1945, Vol. 85, New-York, 350 p.
- Soergel W. *Elephas trogontherii* Pohl. und *Elephas antiquus* Falc., ihre Stammesgeschichte und ihre Bedeutung für die Gliederung des deutschen Diluviums. — Palaeontographica, 1913, Bd 60, 114 p.
- Thenius E. Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. — Jena, Veb. Gustav Fischer Verlag., 1972, 345 s.
- Thenius E. Die Evolution der Säugetiere. Stuttgart — New York — Gustav Fischer Verlag. 1979, 294 s.
- Tweedie M. Fossil elephants. — Animals, 1970, vol. 12, N 10, p. 436—4438.
- Weber M. Die Säugetiere, Bd II, Systematischer Teil. — Jena, G. Fischer, 1928, 898 s.
- Weithofer K. A. Die Fossilth Proboscider des Arnthales in Toskana. — Beitr. Pal. Osterr. — Ung. 1890, Bd VIII, s. 107—240.
- Young C. C. Main vertebrate horizons in China, Their geological and geographical distribution, faunistic character and correlation. — Report of XVIII Sess. Intern. Geol. Congress, London, 1951, Part XI, s. 47—102.

ORIGIN OF ELEPHANTS ELEPHANTIDAE AND THEIR PHYLOGENY

V. E. Garutt

SUMMARY

Origin of elephants and proposed region of their origin are analyzed. The Gomphotheriidae are mentioned as probable ancestors. The most ancient true elephant is the *Primelephas gomphotheroides* from the Miocene of eastern equatorial Africa. In early Pliocene the single line of elephants divided into four branches, i. e. subfamilies. In the end of Pliocene elephants were widely dispersed throughout the whole African continent and then penetrated Eurasia. The subfamily Mammuthinae reached the American continent. In the late Pleistocene distribution range of elephants declined abruptly. At present they only remain in Africa and tropical Asia. The paper reports the main morphological characteristics of subfamilies, genera and species.

Г. Ф. Барышников

ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ ВОЛКИ (РОД *CANIS*) БОЛЬШОГО КАВКАЗА

Наиболее древние находки мелких волков рода *Canis* известны на Кавказе по фрагментам черепов и нижних челюстей из эоплейстоценовых конгломератов Таманского полуострова — *C. tamanensis* N. Ver. и нижне-четвертичных отложений южной Грузии — *C. tengisii* Vekua (Верещагин, 1957; Векуа, 1962)..

Остатки крупных волков начинают встречаться здесь со среднего плейстоцена. Концом этой эпохи датируются бинагадинские битумы Апшеронского полуострова, откуда по серии черепов описан *C. lupus apscheronicus* N. Ver., близкий к современной кавказской форме (Верещагин, 1951).

Кости крупного *C. lupus* L. обычны среди кухонных отбросов первобытного человека в мустьерских и позднепалеолитических слоях пещер Закавказья: Малой Воронцовской, Ахштырской, Сакажиа, Гварджилас-Клде, Цуцхвати, Цона, Азых, Таглар и др. На Северном Кавказе они обнаружены на Ильской предгорной стоянке, в пещере Даховской, навесе Сатанай.

В восточной галерее пещеры Кударо 1 в Юго-Осетии (раскопки В. П. Любина, 1957—1958 гг.) встречены остатки двух форм волков — мелкого *C. cf. lupus* из ашельского слоя и крупного *C. lupus* — из мустьерского (Верещагин, Барышников, 1980). В ходе дальнейших исследований этой и соседней пещеры Кударо 3 были собраны новые материалы, позволившие определить из кударских стоянок 3 вида псовых рода *Canis*: волка, сходного с этрусским, *C. cf. etruscus* F. Major, обыкновенного волка *C. lupus* и кавказского койота *C. ex gr. latrans* Say. Особенно интересна в зоогеографическом отношении находка койота — первая в Закавказье и одна из наиболее поздних на евразийском континенте.

Кударские пещерные стоянки расположены у пос. Кваиси Джавского района Юго-Осетинской АО, на высоте около 1700 м над ур. м. В пещере Кударо 1 выделено 6 литологических слоев, из них слой 5 содержит каменные орудия ашельского облика, слои 3—4 — мустьерского (Любин и др., 1985). Ашельский слой первые годы раскопок вскрывали девятью искусственными горизонтами, в дальнейшем он был подразделен по литологии на слои 5а, 5б, 5в и линзу «R». В пещере Кударо 3, расположенной несколько ниже по склону, к мустьерской эпохе относятся слои 3—4, к ашельской — 5—8.

Для настоящей статьи использованы палеозоологические сборы, полученные в ходе археологических исследований В. П. Любина в центральной камере Кударо 1 (1959, 1961, 1980 гг.) и в пещере Кударо 3 (1959, 1974—1981 гг.). Начиная с 1974 г. в этих работах принимал участие автор.

Остатки волков представлены в пещерах преимущественно фрагментами верхних и нижних челюстей, изолированными зубами, таранными, фалангами и слабодиагностичными обломками позвонков и трубчатых костей. Костное вещество плотное, степень его фоссилизации возрастает к низам ашельских отложений. Цвет костей в ашельском слое светло-серый с черными пятнами окислов марганца, эмаль зубов серо-желтая или розоватая. В мустьерских слоях кости зеленовато-серые. Степень их раздробленности в пещере Кударо 1 значительно выше, чем в Кударо 3.

Все изученные кударские материалы хранятся в отделении истории териофауны Зоологического института АН СССР. Для сравнения использовались современные коллекции отделения по волкам, шакалам и койотам, коллекция черепов Зоологического музея МГУ, а также сборы по плейстоценовым волкам из бинагадинского местонахождения и палеолитических стоянок Русской равнины, хранящиеся в ЗИН АН СССР и в Институте зоологии АН УССР в Киеве.

Номенклатура и методика промеров зубов даны по работе Х. Сэйто (Saito, 1963). Под «пяткой» условно понимается внутренний (протокононый) выступ M_1 . Расстояние между прото- и параконном на верхних коренных измерялось по их вершинам. Длина нижних коренных у ископаемых экземпляров бралась до заднего края альвеолы M_3 . Длина талонида M_1 измерялась по наружному краю коронки. В работе принята схема расчленения четвертичного периода, разработанная К. В. Никифоровой с соавторами (Никифорова, Краснов и др., 1976).

Пользуясь случаем, хочу выразить свою глубокую признательность В. П. Любину за возможность участия в полевых археологических исследованиях пещер, Г. Х. Нураевой, помогавшей в реставрации палеозоологического материала, Н. К. Верещагину, А. А. Гурееву, И. М. Грому и Г. И. Барановой за просмотр рукописи и дружескую критику, В. А. Топачевскому и Ю. А. Семенову, любезно предоставивших ископаемые коллекции в Институте зоологии АН УССР.

Canis cf. etruscus Forsyth Major, 1877 — Этрусский волк

Материал: Кударо 1, ашель — обломок правой нижнечелюстной ветви с M_1 и альвеолами P_3-P_4 (линза R гор. А, кв. Г—Д₃, № 31888, 1980 г.), изолированные M_1 (слой 5 гор. 8, кв. Д₂₂, № 31886, 1961 г.) и M_2 (слой 5в гор. 4 № 31887, 1980 г.).

Описание. Фрагмент нижней челюсти и изолированные зубы волчьего типа. Размеры не крупные. Альвеолярная длина P_3-M_1 — 48,5 мм; высота челюсти под P_4 22,0, толщина — 10,6. Последние показатели сходны с таковыми нижнечелюстной ветви без зубов из Фойгтштедта в Тюрингии (Thepius, 1965).

Промеры зубов показывают близость кударской формы к волкам раннего плейстоцена Европы (табл. 1). Оба нижних хищнических M_1 слабо стертые. Главные бугорки с острыми гребнями режущего типа. Лезвие параконида расположено под меньшим углом вовнутрь, чем у большинства современных и у всех просмотренных экземпляров бинагадинских волков Кавказа. Зуб спереди отчетливо срезан наискось, вследствие чего на его лабиальной стенке образуется угол. Отмеченные признаки Э. Тениуса (Thepius, 1954, S. 240) рассматривает как характерные для раннечетвертичного *C. mosbachensis* Soergel, 1928, отличающие его от ныне живущих форм. Они, однако, достаточно вариabильны. Протоконид круто спускается к талониду, передний и задний гребни его вершины сходятся между собой под более острым углом, чем у бинагадинского и современного волка. У основания задне-наружного края протокониды имеется лезвиеобразная складка эмали. Метаконид массивный, при взгляде сверху он выступает за пределы очертания коронки, что свойственно и зубам волка из слоя 6 пещеры Кударо 3. У зубов из мустьерских слоев и Бинагадов метаконид менее массивен и не выходит за очертания зуба. Талонид относительно крупный. По этому признаку, обычно рассматриваемому в качестве архаичного, описываемые коренные превосходят остальные кударские, а также бинагадинские и зубы современных волков Кавказа (табл. 1, 2). Гипоконид крупнее эндоконида и сдвинут несколько вперед. От их вершин идут друг к другу небольшие гребни. Внешняя стенка гипоконида крутая. Между гипоконидом и эндоконидом, имеется небольшой постцингулид, который заходит на лабиальную сторону талонида.

Таблица 1

Абсолютные размеры (мм) и индексы нижних зубов волков раннего плейстоцена Кавказа и Европы

Промеры и индексы	<i>C. cf. etruscus</i>		<i>C. etruscus</i>				<i>C. lupus mosbachensis</i>			<i>C. «nescher-sensis»</i>	
	ранний (?) плейстоцен	Кударо 1, ашель, низы слоя 5	миндель	поздний виллафранк	ранний плейстоцен	Озерное, Украина	Хундсгейм, Австрия (по Thepius, 1954)	Прага, ЧССР	<i>n</i>	индекс	индекс
M_1 длина	lim	24,0	20,8—26,0	23,2	24,5—27,0	25,5	23,9—24,0	23,9	3	23,85	23,85
	<i>n</i>	2	48	3	3	3	3	3	3	9,0	9,0
M_1 ширина	lim	9,0	7,3—10,5	8,9	9,8—10,4	10,1	8,8—9,2	9,0	3	10,4	10,4
	<i>n</i>	2	47	3	3	3	3	3	3	10,4	10,4
M_2 длина	lim	10,8	8,7—11,0	10,1	10,5—12,3	11,4	10,1—10,9	10,4	3	7,3	7,3
	<i>n</i>	1	41	3	3	3	3	3	3	7,3	7,3
Индексы (к длине M_1)	lim	7,85			8,3—9,0	8,7	7,0—7,7				
	<i>n</i>	1									
Длина параконида	lim	30,2									
	<i>n</i>	2									
Ширина талонида	lim	33,8									
	<i>n</i>	2									
Ширина талонида	lim	36,1									
	<i>n</i>	2									

Таблица 2
 Абсолютные размеры (мм) и индексы зубов верхней челюсти плейстоценовых
 и современных волков Кавказа и Европы

Промеры и индексы	<i>C. lupus subsp.?</i>						Ильская, Предкавказье, мустье
	средний плейстоцен			поздний плейстоцен			
	Кударо 3, Закавказье						
	ашель, слой 6—7			мустье, слой 3—4			
	n	lim	M	n	lim	M	
Длина P^2-M^2	1	70,6					
P^1-P^4	1	64,1					
M^1-M^2	3	23,2—23,9	23,5				
P^2 длина	2	11,6, 11,8					
ширина	2	5,1, 5,25					
P^3 длина	2	13,9, 14,45		1	16,2		
ширина	2	5,8, 6,0		1	7,0		
P^4 длина	3	22,7—23,0	22,85	1	24,6		
ширина	3	9,3—13,2	11,65	1	13,5		
M^1 длина	3	14,5—15,0	14,7	3	15,35—16,1	15,6	15,4
ширина	3	19,5—20,2	19,9	3	19,6—20,0	19,8	18,35
M^2 длина	3	8,0—8,9	8,4				
ширина	3	12,9—13,35	13,1				
Индексы							
К длине P^4 длина M^1-M^2	3	96,2—97,8	97,1				
длина паракона	3	65,6—69,1	67,4	1	68,5		
К длине M^1 расстояние между параконном и протоконом	3	64,0—78,6	70,1	3	63,9—70,4	67,5	78,6
длина «пятки»	3	73,1—78,8	76,0	3	72,0—78,6	75,0	77,9
ширина «пятки»	3	60,0—65,1	63,0	2	63,6, 67,1		66,9
длина паракона	3	51,7—54,1	52,8	2	52,8, 55,3		55,8
К длине M^2 расстояние между параконном и протоконом	3	59,8—83,75	67,9				

M_2 почти нестерт. Длина его, как у европейских волков раннего плейстоцена, но относительная ширина больше, чем у *C. mosbachensis* из Хундсгейма (табл. 1). Протоконид крупнее параконида. У его основания в передней части имеется маленький дополнительный бугорок. Протоконид и параконид расположены на одном уровне, их вершины соединены острыми гребнями. Метаконид мельче параконида и расположен лабиальнее протокониды (относительно длинной оси зуба). Почти по всему краю коронки идет цингулид, причем на ее передне-наружной части он развит сильнее, чем у бинагадинского и современного кавказского волка.

С р а в н е н и е. Как уже было отмечено, описываемые зубы по размерам близки к зубам мелких волков из раннего плейстоцена Европы (рис. 4). Они укладываются в пределы изменчивости *C. etruscus* из Оливоля и Эскаля и *C. lupus mosbachensis* из Хундсгейма и Фойгтштедта (Del Campa, 1913; Thenius, 1954, 1965; Torgge, 1967; Bonifay, 1971).

Близки они по размерам и к зубам из ашельского слоя 6 пещеры Кударо 3. Однако значение индекса относительно длины талонида M_1 у рассматриваемой формы больше, а сам зуб уже. Отличается и строение M_2 : у волка из Кударо 3 (хотя зуб и сильнее стерт) метаконид заметно крупнее параконида, площадь выемки в задней части коронки меньше, цингулид развит слабее.

От волков мустьерской эпохи обеих стоянок Кударо, бинагадинских (*C. l. apscheronicus*) и современных кавказских (*C. l. cubanensis* Ognev) описываемая форма отличается меньшими размерами и рядом отмеченных выше архаичных признаков (индексом талонида, формой метаконида M_1 , строением M_2 и т. д.).

C. l. apscheronicus	C. l. cubanensis						C. l. tataricus				
	средний плейстоцен			современность			микрофауна				
	Бинагады, Закавказье			Краснодарский край			Закавказье				
	Сухой Вал, Флора (по Bonifay, 1971)										
n	lim	M	n	lim	M	n	lim	M	n	lim	M
2	71,1, 75,6	26	66,5—81,15	74,6	13	68,4—77,05	72,75				
2	63,3, 66,5	26	57,75—72,05	65,4	13	59,8—69,1	63,6	4	62,9—63,0	64,2	
2	23,5, 25,0	26	23,1—26,9	25,2	13	23,45—26,35	24,6	5	21,6—23,5	22,4	
2	13,0, 13,1	26	12,9—15,95	13,8	12	12,3—14,9	13,4				
2	5,75, 5,95	26	5,3—6,8	5,9	12	5,1—6,3	5,5				
2	14,4, 14,9	26	14,1—17,7	15,5	13	13,9—16,2	15,0	3	14,7—15,2	15,0	
2	6,6, 6,5	26	6,0—7,5	6,75	13	5,8—7,7	6,7	3	6,1—6,3	6,2	
2	23,8, 23,8	26	23,05—29,0	25,5	13	22,8—27,0	24,7	14	20,3—24,8	22,7	
2	10,6, 13,1	26	11,5—15,8	13,4	13	11,05—14,1	12,6	14	11,2—13,8	12,2	
2	14,9, 16,4	26	14,8—17,75	16,4	13	14,5—16,8	16,0	11	13,4—15,5	14,5	
2	19,4, 20,4	26	17,9—22,9	19,9	13	16,7—20,8	18,5	11	18,0—19,9	19,1	
2	8,1, 8,5	26	7,3—9,5	8,7	13	8,0—9,55	8,7	8	7,0—8,1	7,7	
2	12,8, 13,5	26	11,6—14,3	13,1	13	11,8—14,4	12,8	8	11,8—13,2	12,6	
2	95,2, 101,3	26	92,2—109,4	101,2	13	95,3—109,3	100,4	8	94—106	102,6	
2	63,4, 66,0	26	62,7—70,0	66,2	13	63,0—70,5	66,15				
2	74,4, 75,8	26	64,6—78,8	72,7	13	63,1—85,7	76,1				
2	66,8, 69,5	26	68,8—81,4	74,3	13	69,3—80,4	73,7				
2	51,2, 67,1	26	50,0—66,8	60,6	13	57,3—64,7	60,1				
2	53,7, 54,0	26	52,9—57,0	55,0	13	52,8—61,0	55,9				
2	83,95, 88,2	26	62,0—83,6	74,3	13	63,9—81,25	75,7				

Для более древних кавказских *C. tamanensis* N. Ver. из Сухой Балки (длина M_1 — 21,0 мм, индекс талонида 28,5%) и *C. tengisii* Vekua из Ахалкалаки (длина M_1 — 22,2; 23,0) характерны значительно меньшие размеры зубов (Верещагин, 1957; Векуа, 1962).

Мелкие размеры свойственны и современному *C. lupaster* Hempr. et Ehrh. (длина M_1 — 21,8, M_2 — 10,0). Кроме того, M_2 у этого вида имеет строение, как у шакалов: параконид лишь немногим мельче протокониды, передняя часть коронки сужена, цингулид за параконидом приподнят, образуя дополнительный бугорок.

В коллекции Института зоологии АН УССР хранятся фрагменты левой верхней челюсти с P^3-M^3 (№ 41—1326, 1965 г.) и левой нижнечелюстной ветви с $C-M_2$ (№ 41—1327) небольшого волка из местонахождения Озерное в Одесской области, фауна грызунов которого относится к первой половине тираспольского териокомплекса (Топачевский и др., 1982). По промерам зубов он очень сходен с *C. etruscus* из Верхнего Вальдарно и может быть отнесен к этому виду. От кударского волка отличается более крупными размерами M_1 и M_2 и значением индекса талонида (табл. 1.) Метаконид M_1 сдвинут к краю зуба, но почти не выходит за его пределы. Параконид M_2 относительно протокониды смещен назад и несколько мельче метаконида.

В коллекции Зоологического института АН СССР имеется фрагмент нижнечелюстной ветви с M_1 из нижнечетвертичных отложений окрестностей Праги, определенный Р. Музиллом (ЧССР) как *C. peschertensis* Blainv. Строение коронки зуба полностью совпадает с таковым у волка из Кударо 1.

Таким образом, описываемую кударскую форму можно соотносить с раннеплейстоценовыми мелкими волками Европы, соответствующим эволюционному уровню позднего *C. etruscus* (например, из грота Эскаль во Франции), и до получения серийного материала обозначить как *C. cf. etruscus*.

Сопутствующая фауна и возраст. В слоях Кударо I остатки этрусского волка найдены совместно с остатками *Castor fiber* L., *Hystrix* sp., *Ursus deningeri* Reich., *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* Schroeder, *Cervus elaphus* L., *Megaceros* sp., *Capra cf. caucasica* Güld. et Pall. и др., что характерно для ассоциации животных горных лесостепных ландшафтов. Териофауна как будто указывает на раннеплейстоценовый (миндельский) возраст базальной части ашельских отложений пещеры (слой 5в) (Любин, Барышников и др., 1985) и в таком случае может быть сопоставлена по европейской схеме с фаунистической зоной 22 Герена (Guegin, 1980) и зоной IV Корди (Cordy, 1982). Вместе с тем следует заметить, что для ряда четвертичных млекопитающих Закавказья были характерны более медленные темпы эволюции (пещерные медведи) или более поздние сроки вымирания (дикобраз Виноградова, красный волк, пещерный волк, пещерный медведь) по сравнению с млекопитающими Европы, что осложняет проведение биостратиграфических корреляций.

Заметки по истории четвертичных волков северной Европы. Из виллафранкских и плейстоценовых отложений Европы разными исследователями описано около 10 форм волков, различия между которыми нередко не превышают диапазона индивидуальной или половой изменчивости. Часть из них не имеет четкой геологической привязки и не может быть поставлена в ряд эволюционных изменений рода *Canis*.

Из позднего виллафранка Италии (Вальдарно) известен *C. falconeri* F. Major с крупными зубами, позволяющими предполагать у него преимущественное питание падалью. Возможно, что в систематическом отношении он был близок к *C. dirus* Leidy из позднего плейстоцена Северной и Южной Америки (Kurtén, 1968).

Одновременно в Европе встречались и небольшие волки. Они были описаны под разными названиями, сведенными ныне в синонимы *C. etruscus* F. Major (= *C. majori* Del Сатрапа, = *C. olivolanus* Del Сатрапа). Этрусский волк, описанный из Верхнего Вальдарно в центральной Италии, оказался широко распространенным по всей Европе, начиная с раннего виллафранка (Этуэр), причем был обычен в лесных фаунах (Оливоля, Вальдарно, Эрпфинген) и редок в степных (Kurtén, 1968). За пределами Италии он отмечен из виллафранкских местонахождений Франции (Этуэр, Виалет), Германии (Эрпфинген), Румынии (Буджулешти, Итимешти) и Англии (Форест Бед) (Тогге, 1967). С этим видом сближают также *C. strandi* Kogmos из местонахождений Бетфия (Пюшпёкфюрдо) и Гомбасек (Гомбасцог) (Kretzoi, 1941).

Остатки мелких волков из нижнечетвертичных отложений Европы обычно определяют как *C. lupus mosbachensis* Soergel, древнейшие находки которого относятся к докроммеру (Kurtén, 1969, S. 736). Они известны из Германии (Мосбах, Мауэр, Зюссенборн, Фойгтштедт), Австрии (Хундсгейм) и Венгрии (Thenius, 1965; Kretzoi et Vertes, 1965). Однако есть мнение, что европейского раннеплейстоценового волка следует относить к *C. etruscus*, который в этом случае доживает в Европе до минделя (Schaub, 1944; Bonifay, 1971, p. 99). Размеры изолированных зубов у обеих форм действительно перекрываются, и найти достоверные различия между ними, учитывая большую вариабильность одонтологических признаков у волков, очень трудно, поэтому я принимаю здесь широкую трактовку *C. etruscus*. Если же более мелкий *C. mosbachensis* представляет собой отдельную, менее специализированную эволюционную ветвь непосредственного предка *C. lupus*, то кударский волк (и, очевидно, волк из Эскаля) должен в этом случае рассматриваться как *C. mosbachensis*.

На территории европейской части СССР к кругу форм «*etruscus*» (в широком смысле) относятся *Canis* sp. из Хапров (Алексеева, 1977, с. 76), мелкий *Canis* sp. из верхнеплиоценовых отложений Ливенцовского карьера в Приазовье (длина и ширина P^4 соответственно 22.0 и 10.0 мм, M^1 — 13.0 и 17.0, M^2 — 7.6 и 10.8; Байгушева, 1971, с. 11), волк из Озерного, а также *C. tengisii* Vekua из ахалкалакской фауны Грузии, близкий к *C. mosbachensis*. Далее на восток к этой группе примыкают *C. lupus cf. mosbachensis* из Лахути 2 в Таджикистане (Сотникова, 1980, 1985), *C. cf. chihliensis* из урочища Актогай в Алма-Атинской области (длина M_1 26.05 мм) (Кожамкулова и Савинов, 1984) и *C. chihliensis* Zdansky, описанный из Китая.

Canis lupus L., 1758 — Волк

Материал: Кударо 3, ашель — обломки нижнечелюстных ветвей с P_2 (слой 8а, № 32023) и с P_3 (слой 8, № 32022), фрагмент правой верхней челюсти с P^4 — M^2 (слой 7, кв. 5, № 31885(1), 1981 г.), фрагмент левой верхней челюсти с M^1 — M^2 (слой 7, кв. Д₁, № 31885(3), 1981 г.), изолированные P^3 и P^4 (слой 7), фрагмент правой верхней челюсти с P^2 — M^2 (слой 6, кв. 9, № 31884(1), 1980 г.), фрагмент левой нижнечелюстной ветви с P_3 — M_2 (слой 6, кв. Г₁, № 31884(2), 1980 г.), изолированные P^2 , P_2 , P_3 , M_1 (слой 6); мустье — фрагмент правой нижнечелюстной ветви с P_3 — P_4 (слой 4е, кв. Г₁, № 31883(2), 1980 г.), изолированные M^2 и M_1 (слой 4е), два M^1 и M_1 (слой 4, горизонт 5), правая верхняя челюсть с P^3 — M^1 (слой 3, горизонт 2, кв. Д₆₋₇, № 31880, 1959 г.).

Описание и сравнение. Зубы волка из ашельских слоев Кударо 3 небольших размеров. Длина хищнического и коренных меньше, чем у просмотренных экземпляров мустьерского, бинагадинского и современного кубанского волков. P^4 короче M^{1-2} , поэтому значения индексов отношений их длин малы (менее 100 %), но все же укладываются в пределы изменчивости этого признака у бинагадинской и современной форм (рис. 1; табл. 2).

Оба фрагмента верхней челюсти из слоя 7 со слабостертыми зубами принадлежали, видимо, одной особи. Дейтерокон на P^4 массивный, с острой вершинкой. Его передний край лежит на уровне переднего края зуба. Паракон массивный, с большей относительной длиной, чем у бинагадинской и современной форм. На внешней стенке между метаконном и метастилем имеется заметная ложбинка. На задне-внутреннем крае коронки расположен цингулом, более развитый, чем у зубов из мустьерского слоя (рис. 5, 1, вклейка).

Вершины основных бугорков M^1 находятся на одной прямой. У их основания с лабиальной стороны проходит цингулом. Метакон и гипокон сближены. «Пятка» зуба массивная, имеет в плане четырехугольное очертание. Лингвальный край ее расширен, между цингуломом и гипоконном имеется широкая ложбина. Цингулом высокий, у основания метакона образует выступ, так что передняя и внутренняя стенки «пятки» сходятся под углом.

Такое же строение M^1 имеет волк из дилювиальных отложений Нусдорфа в Австрии, описанный как особый вид *Lupus suessi* (Woldrich, 1878, Taf. IV, fig. 8). В описании этой формы сказано, что «пятка» зуба длинная и массивная и внутренняя часть ее имеет угловатую форму, в то время как у других дилювиальных волков она овальная (там же, S. 25). Судя по длине P^4 (25.0 мм) и M_1 (29.5) и общему строению зубов, это обычный средне- или позднеплейстоценовый *C. lupus*, что было показано еще Тениусом (Thenius, 1956—1959, S. 138). У современных волков Кавказа (у 4 экз. из просмотренных 26), Ленинградской области и у койотов *C. latrans* также удалось отметить M^1 с «пяткой» сходного очертания. Подобную форму зуба можно рассматривать как особый морфотип «*suessi*» в ряду изменчивости верхних коренных у видов подрода *Canis* s. str.

Строение M^2 , как у бинагадинского и кубанского волков, но паракон и протокон более сближены. Размеры зуба превышают таковые у раннеплейстоценовых волков южной Европы (Bonifay, 1971).

Фрагменты верхней и нижней челюсти из слоя 6 имеют зубы средней степени стертости и происходят, очевидно, от одной особи. Верхние предкоренные сидят в челюсти широко, между ними имеются промежутки (рис. 5, 2, вклейка). P^2 значительно мельче, чем у современного кавказского волка, а длина P^3 находится в области минимальных значений. Паракон P^3 высокий, по его передне-внутреннему краю проходит складка эмали. Позади метакона, на цингулюме расположен дополнительный бугорок.

Дейтерокон P^4 почти не выражен, корень его выступает за очертания коронки. Ложбинка между метаконном и метастилем едва заметна. Пятка M^1 обычных для волка очертаний. Цингулюм на лабиальной стенке развит слабее, чем у экземпляров из слоя 7. M^2 небольшой.

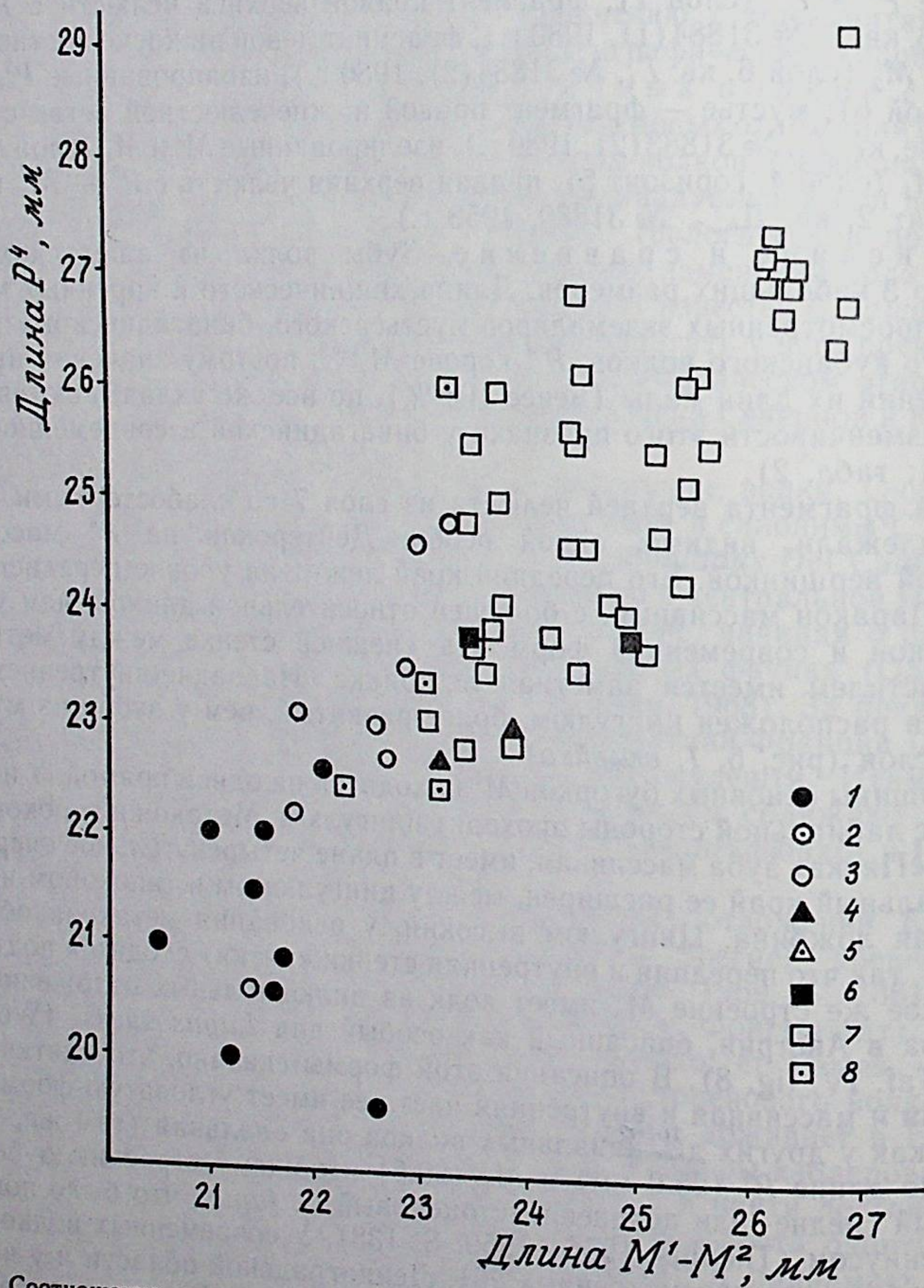


Рис. 1. Соотношение длины верхнего хищнического зуба P^4 и длины верхних коренных M^1-M^2 у плейстоценовых и современных волков.

1 — *C. etruscus*, грот Эскаль (по Bonifay, 1971); 2 — *C. cf. etruscus*, Кударо 1, слой 5; 3 — *C. l. lunellensis*, Лунель-Виель (по Bonifay, 1971); 4 — *C. lupus*, Кударо 3, слой 6-7; 5 — *C. lupus*, Кударо 3, слой 3-4; 6 — *C. l. apscheronicus*, Бинагады; 7 — *C. l. cubanensis*, Кавказ, соврем.; 8 — *C. l. desertorum*, Туркмения, соврем.

Нижние предкоренные расставлены широко, диастема имеется даже между P_4 и M_1 (рис. 6, 2, вклейка). Размеры P_3 и P_4 , как у наиболее мелких современных волков Кавказа. Метаконид на P_4 хорошо развит. Позади него на воротничке расположен дополнительный бугорок. Пятка на M_1 относительно длинная, метаконид массивный и в плане слегка выступает за очертания зуба. Передневнутренний край коронки M_2 закруглен, параконид мельче метаконида.

Мелкие размеры зубов, хорошо развитый воротничок и другие архаичные признаки позволяют относить описываемую форму из ашельской эпохи Кударо 3 к первой половине среднего плейстоцена. По эволюционному уровню она может быть сопоставлена с *C. lupus lunellensis* Bonifay из миндельрисса грота Лунель-Виель во Франции (рис. 1-4; табл. 2, 3).

Волк из мустьерской эпохи кударских пещер по особенностям строения зубов близок к волку из мустерской стоянки Малая Воронцовская на р. Хосте и стоянки Ильская в бассейне Кубани, а также к бинагадинскому и современному кавказскому. У последних размеры и пропорции коренных и предкоренных практически идентичны, и различить эти формы на основе одонтологических признаков невозможно. Зубы мустьерского волка, особенно из низов слоя 4 пещеры Кударо 3, несколько мельче. Интересно отметить, что уменьшение в размерах костей на этом временном уровне характерно для других видов млекопитающих, например, для благородного оленя (Барышников, Николаев, 1982).

Сопоставление кударского *C. lupus* с восточноевропейским и сибирским показывает, что в позднем плейстоцене на южном склоне Большого Кавказа встречался некрупный волк. По размерам зубов он бы мельче волков Украины: мустьерского из Кодака (длина $P^4-M^2-49.5$, $P^4-28.4$, $M^1-17.3$ мм), позднепалеолитического из Мезина ($P^1-M^2-93.9$, $P^4-25.0$, $M^1-16.35$); Подонья: позднепалеолитического из Костенок 1 ($P^1-M^2-92.3$, $P^4-27.8$, $M^1-17.25$); и Средней Сибири: позднеплейстоценового с р. Кумах-Салда Анабарского района ($P^1-M^2-94.5$, $P^4-26.35$, $M^1-17.55$). Близкими по величине к закавказским были вюрмские волки Палестины (Kurtén, 1965, Tab. 15). Широко известная тенденция к уменьшению размеров *C. lupus* на современном ареале с севера на юг, очевидно, прослеживалась уже в позднем плейстоцене.

Материалов по эволюции волков на самом Кавказском перешейке пока мало. Наблюдается отчетливое увеличение размеров зубов от *C. tengisii* из ахалкалакской фауны до современного *C. lupus cubanensis*. Наиболее ярко оно выражено на плотоядных зубах, при этом на P^4 заметно, кроме того, относительное удлинение лезвия паракона, а на M_1 — укорочение талонида.

В заключении следует сказать, что изучение зубной системы волков и других видов псовых показало значительные колебания в расположении и числе зубов (особенно M_3), их размерах, пропорциях и строении, обусловленные географической, половой, возрастной и индивидуальной изменчивостью. Так, длина M_1 составляет у самцов современных волков Прикубанья 26.6-28.2-31.0 мм ($n=10$), у самок 25.2-27.2-29.6 мм ($n=16$). На нижней челюсти из стоянки Мезин оказались значительные различия в расположении и величине параконида и метаконида у левого и правого M_2 и т. д. Поэтому при выявлении исторических или пространственных тенденций в вариабильности одонтологических признаков у плейстоценовых волков их необходимо проверять на массовом серийном материале.

Волк и человек палеолита. Остатки волков обычны на стоянках палеолита. Звери добывались непосредственно у первобытных стойбищ, куда их привлекали пищевые отбросы и обилие мышевидных грызунов, а также попутно при охотах на мамонтов и крупных копытных, или намеренно в зимний период.

Обзор числа остатков волков на стоянках различного типа и в естественных (не связанных с человеком) захоронениях для Кавказа и Русской равнины показывает следующее.

Пещерные стоянки	Число костей волка	Процент от костей всех хищных	Источник
Ашель			
Кударо 3, Закавказье	10	0,84	ориг.
Мустье			
Старые Дуруиторы, Молдавия	4	0,83	Давид, 1980
Ильинка, Украина	9	0,03	Корниец, 1962
Ахштырская, Закавказье	9	0,21	ориг.
Кударо 1	20	4,76	Верещагин, Барышников, 1980
Кударо 3	58	1,54	ориг.
Поздний палеолит			
Медвежья, Северный Урал	103	18,8	Кузьмина, 1971
Брынзены, Молдавия	18	29,0	Давид, 1980
Ахштырская, Закавказье	4	0,41	ориг.
Сакажиа	13	15,85	Верещагин, 1959
Стоянки открытого типа			
Мустье			
Кодак, Украина	18	72,0	Корниец, 1962
Ильская, Предкавказье	20	43,5	Верещагин, 1959
Поздний палеолит			
Костенки 1, Верхний Дон	428	40,1	Верещагин, Кузьмина, 1977
Костенки 11	566	72,75	там же
Мезин, Украина	973	35,0	Корниец, 1962
Гонцы	44	35,5	там же
Асфальтовая ловушка			
Бинагады, Закавказье, средний плейстоцен	120	27,3	Верещагин, 1959
Аллювиальные отложения			
р. Урал, средний — поздний плейстоцен	4	30,8	Верещагин, Громов, 1952

Из приведенной таблицы видно, что в аллювиальных отложениях кости волков, как и других хищных млекопитающих, редки. Они более обычны в битуме, куда попадали скелеты зверей, увязнувших в топких асфальтовых лужах, но наиболее многочисленны лишь на палеолитических стоян-

Таблица 3

Абсолютные размеры (мм) и индексы зубов нижней челюсти плейстоценовых и современных волков Кавказа и Европы

Промеры и индексы	<i>C. lupus subsp.?</i>						
	средний плейстоцен			поздний плейстоцен			
	Кударо 3, Закавказье			Мал. Воронцовская, Закавказье, мустье	Ильская, Предкавказье, мустье		
	ашель, слои 6,8		мустье, слой 4			<i>n</i> = 1	<i>n</i> = 2
<i>n</i>	lim	<i>M</i>	<i>n</i>	lim	<i>n</i> = 1	<i>n</i> = 2	
Длина P_3-P_4	1	27,85			31,1	29,1	
Длина M_1-M_3	1	39,0			45,2		
<i>C</i> длина				11,3	14,1		
<i>C</i> ширина	1			7,4	9,4		
P_2 длина	2	10,2, 11,6				12,9	
P_2 ширина	2	4,9, 5,35				6,8	
P_3 длина	3	12,3—12,6	12,45		12,95	13,8	
P_3 ширина	3	5,5—5,9	5,7		5,9	7,2	
P_4 длина	1	14,75			14,0	15,75	
P_4 ширина	1	7,35			7,3	8,3	
M_1 длина	2	24,2, 24,4			25,6, 26,15	29,3	
M_1 ширина	2	9,3, 9,55			9,6, 9,8	11,7	
M_2 длина	1	10,6				11,35	
M_2 ширина	1	7,4				8,6	
Индексы (к длине M_1)						10,8, 11,9	
Длина параконида	2	31,35, 31,6				8,5, 8,9	
Длина талонида	2	27,1, 28,3			30,5, 30,6	36,0	
Ширина талонида	2	36,5, 37,0			26,2, 30,6	29,2	
	2				39,1, 39,2	34,8	

ках, что указывает на преднамеренность добычи этого вида древним человеком.

Обращает на себя внимание малая доля костей волка в слоях карстовых пещер и навесов. Это объясняется в данном случае обилием сохранившихся в них остатков пещерных медведей. Часть волчьих костей могла захороняться здесь естественным путем, когда звери селились в покинутых людьми пещерах.

Значение волка как охотничьей добычи возрастает от раннего палеолита к позднему. Особенно интенсивно охота велась в северных районах, где волк, наряду с песцом, входил, очевидно, в число основных объектов пушного промысла. В горах Кавказа такого специального промысла пушно-меховых видов, очевидно, не велось, и на изготовление одежды и выстилку дна пещер шли шкуры зверей, добытых для пропитания.

Canis ex gr. latrans Say, 1823 — Кавказский койот

Материал: пещера Кударо 1 — фрагмент правой верхней челюсти с P^2-M^2 (ашель, слой 5 горизонт 3, кв. Ж₈, № 31889, сборы В. П. Любина, 1959 г.); изолированные верхний клык (слой 5, горизонт 3), P^2 (слой 5, горизонт 5, 1959) и M^2 (слой 5, горизонт 4, 1959 г.).

Остатки койота впервые найдены в Закавказье. Все они происходят из верхней части ашельского слоя 5 и могут быть датированы среднечетвертичным временем.

Описание. Верхняя челюсть волчьего типа, небольших размеров (рис. 5, 4, вклейка). Длина P^2-M^2 существенно меньше, чем у *C. lupus* и *C. etruscus* (табл. 4). Постановка зубов и их размеры, как у современного североамериканского койота (*C. latrans* Say), но угол между длинной осью хищнического зуба и осью коренных более тупой. Зубы среднестертые. Предкоренные расположены широко, с заметными диастемами между ними; длина их между P^2 и P^3 1,5 мм, между P^3 и P^4 — 4,0 мм. Хищнический и коренные зубы сидят плотно друг к другу.

P^2 одноконусный, с отрывными гребнями. Метакон не выражен. На лингвальной стороне имеется цингулюм.

P^3 крупнее, на заднем гребне паракона расположен метакон, более массивный, чем у современного койота. По внутренней стенке коронки тянется цингулюм, образуя у заднего края зуба небольшой выступ.

P^4 по длине меньше общей длины коренных. Паракон хорошо развит,

	<i>C. l. apscheronicus</i>										<i>C. l. cubanensis</i>			<i>C. l. lunellensis</i>					
	средний плейстоцен										современность						миндель-рисс		
	Бинагады, Закавказье										Краснодарский край			Закавказье			Лунель-Виель, Франция (по Bonifay, 1971)		
	<i>n</i>	lim	<i>M</i>	<i>n</i>	lim	<i>M</i>	<i>n</i>	lim	<i>M</i>	<i>n</i>	lim	<i>M</i>	<i>n</i>	lim	<i>M</i>	<i>n</i>	lim	<i>M</i>	
6	28,25—30,8	29,5	26	26,4—32,8	29,8	13	26,3—31,25	29,2	5	37,3—42,1	40,2								
7	42,45—47,6	44,5	23	41,95—48,5	44,95	12	41,25—48,15	43,8											
5	11,45—14,5	13,1	26	12,0—15,4	13,6	12	12,4—15,25	13,1	7	11,3—12,8	12,1								
5	8,3—10,6	9,5	26	7,8—10,85	9,2	12	6,6—9,5	8,2											
6	11,8—12,8	12,2	26	11,2—14,95	12,4	12	10,4—13,55	12,0	5	12,7—13,2	12,9								
6	5,6—6,7	6,0	26	5,3—6,45	5,9	12	4,9—6,3	5,7											
6	12,55—13,85	13,3	26	12,2—15,0	13,4	13	11,85—14,65	13,2	8	13,8—15,4	14,6								
6	5,95—7,4	6,6	26	5,8—6,9	6,4	13	5,45—6,8	6,1											
7	15,05—16,7	15,65	26	14,1—17,5	15,6	13	14,05—16,4	15,2	12	23,8—27,4	25,6								
7	7,25—8,7	8,2	26	6,9—8,2	7,6	13	6,4—8,25	7,4	12	9,0—10,5	9,9								
8	27,05—29,75	28,05	26	26,1—31,0	27,9	12	25,25—30,55	27,4	12	9,6—10,8	10,2								
8	10,95—11,65	11,4	26	10,25—12,8	11,1	12	10,1—12,05	10,9											
8	10,0—12,35	11,3	26	9,7—12,85	11,6	12	10,4—12,9	11,3											
8	7,85—9,75	8,6	26	7,5—9,75	8,7	12	8,0—8,75	8,4											
8	32,8—38,4	35,5	26	31,9—37,7	35,1	12	30,5—38,1	33,65											
8	22,0—29,5	26,5	26	23,4—31,25	28,05	12	24,7—31,3	28,6											
8	33,95—40,2	37,1	26	33,4—38,5	35,3	12	34,1—39,7	36,8											

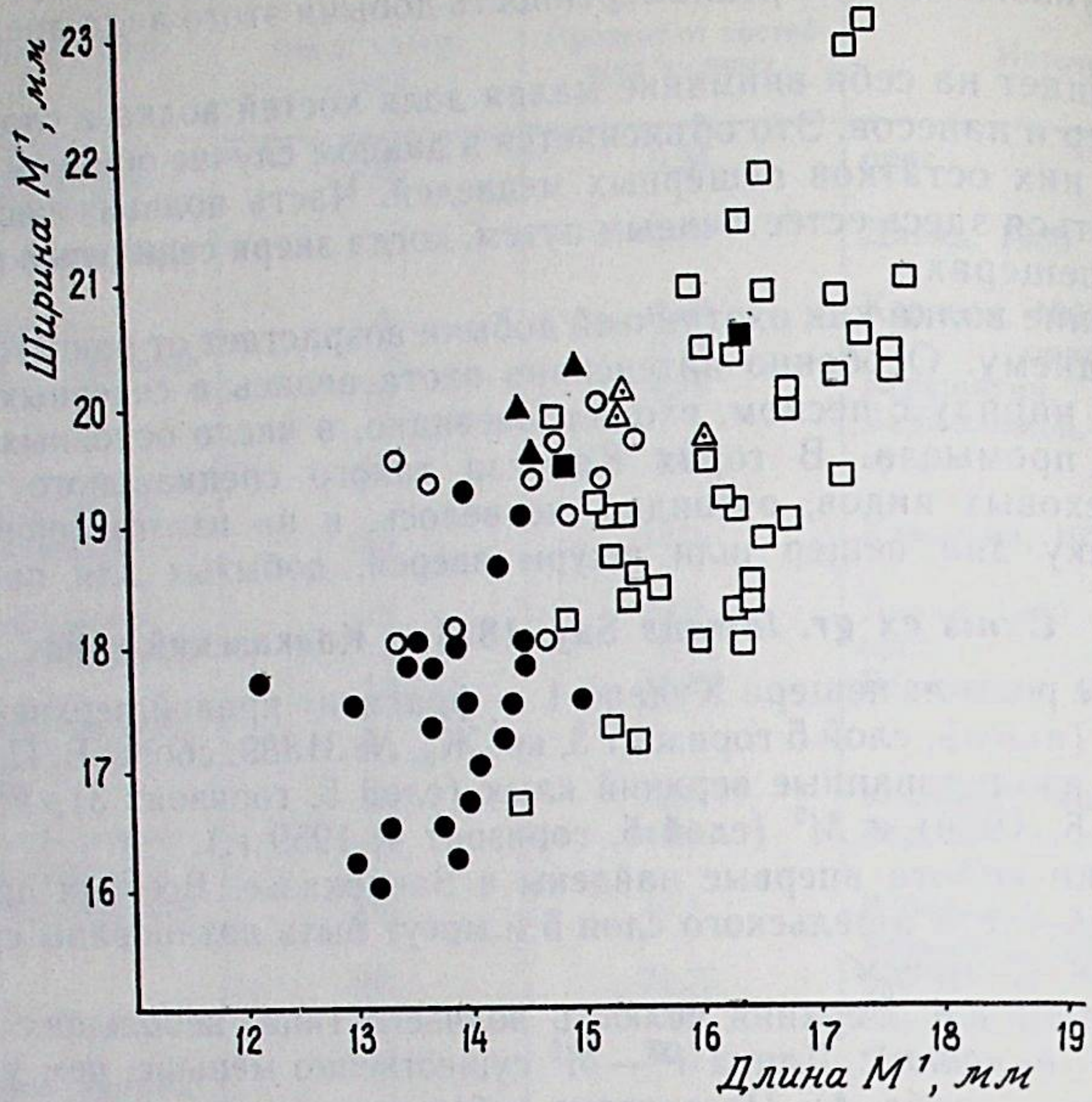


Рис. 2. Соотношение длины и ширины верхнего коренного M^1 у плейстоценовых и современных волков.
Обозначения как на рис. 1.

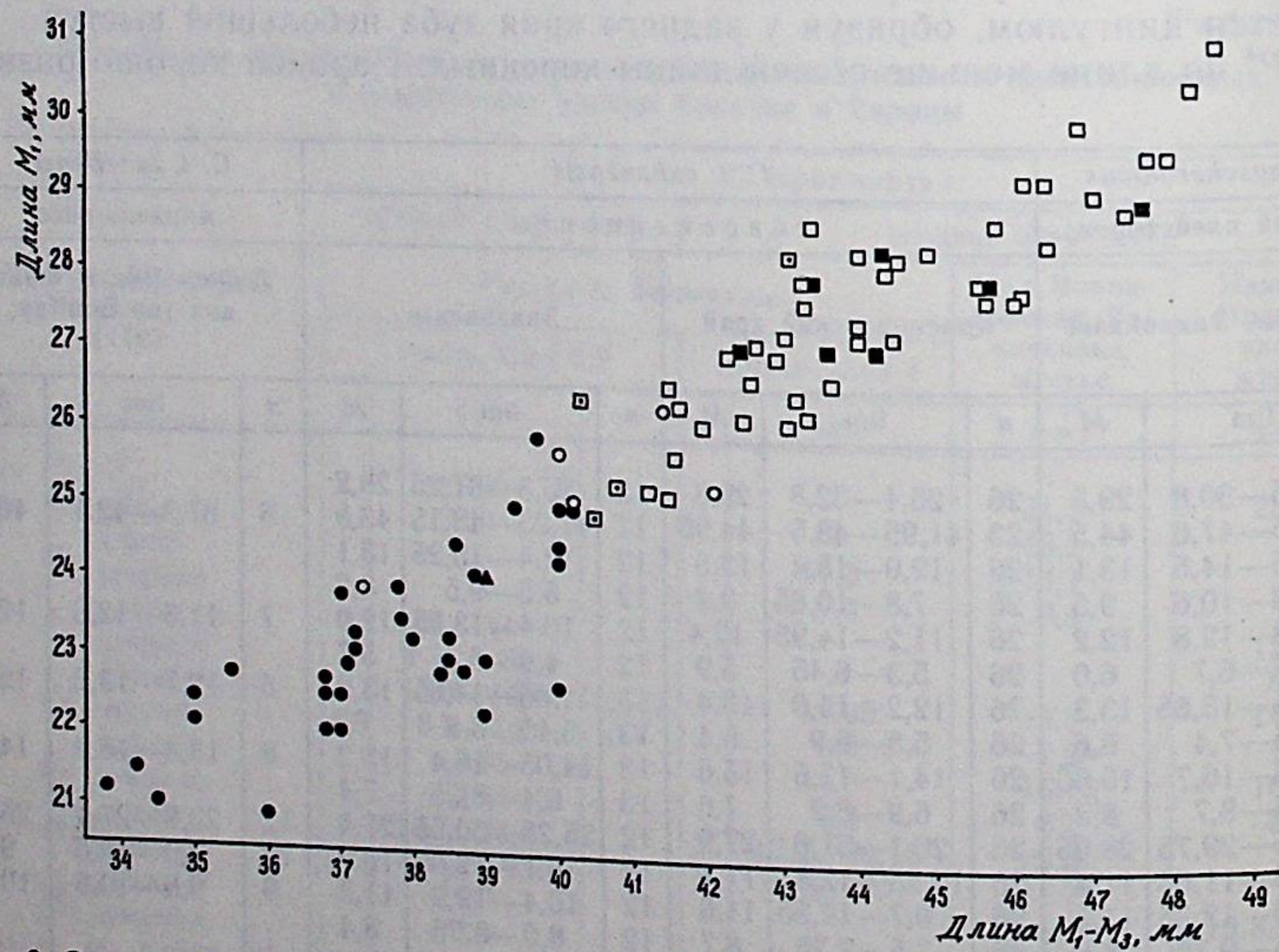


Рис. 3. Соотношение длины нижних коренных зубов у плейстоценовых и современных волков.
Обозначения как на рис. 1.

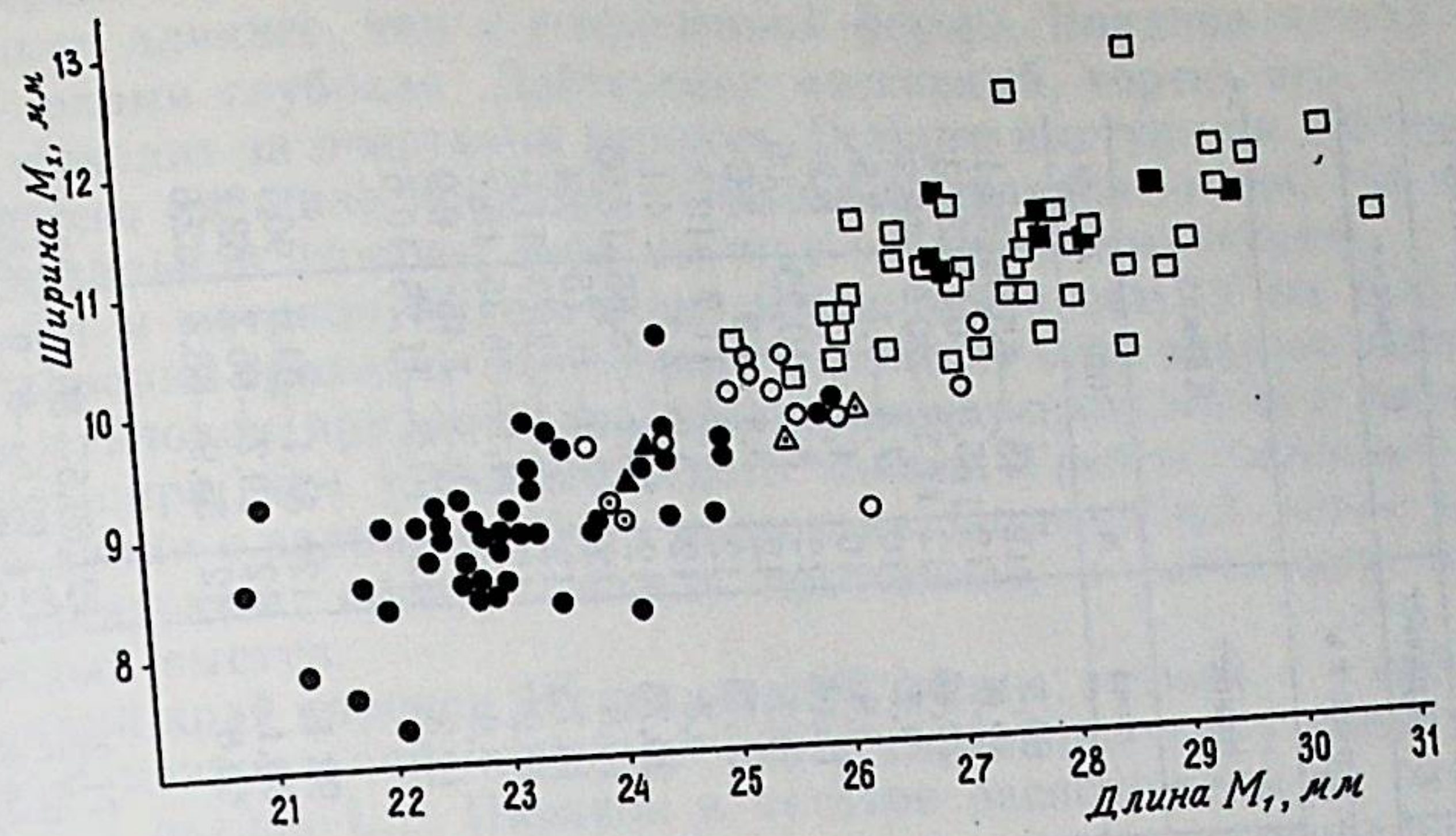


Рис. 4. Соотношение длины и ширины нижнего хищнического зуба M_1 у плейстоценовых и современных волков.
Обозначения как на рис. 1.

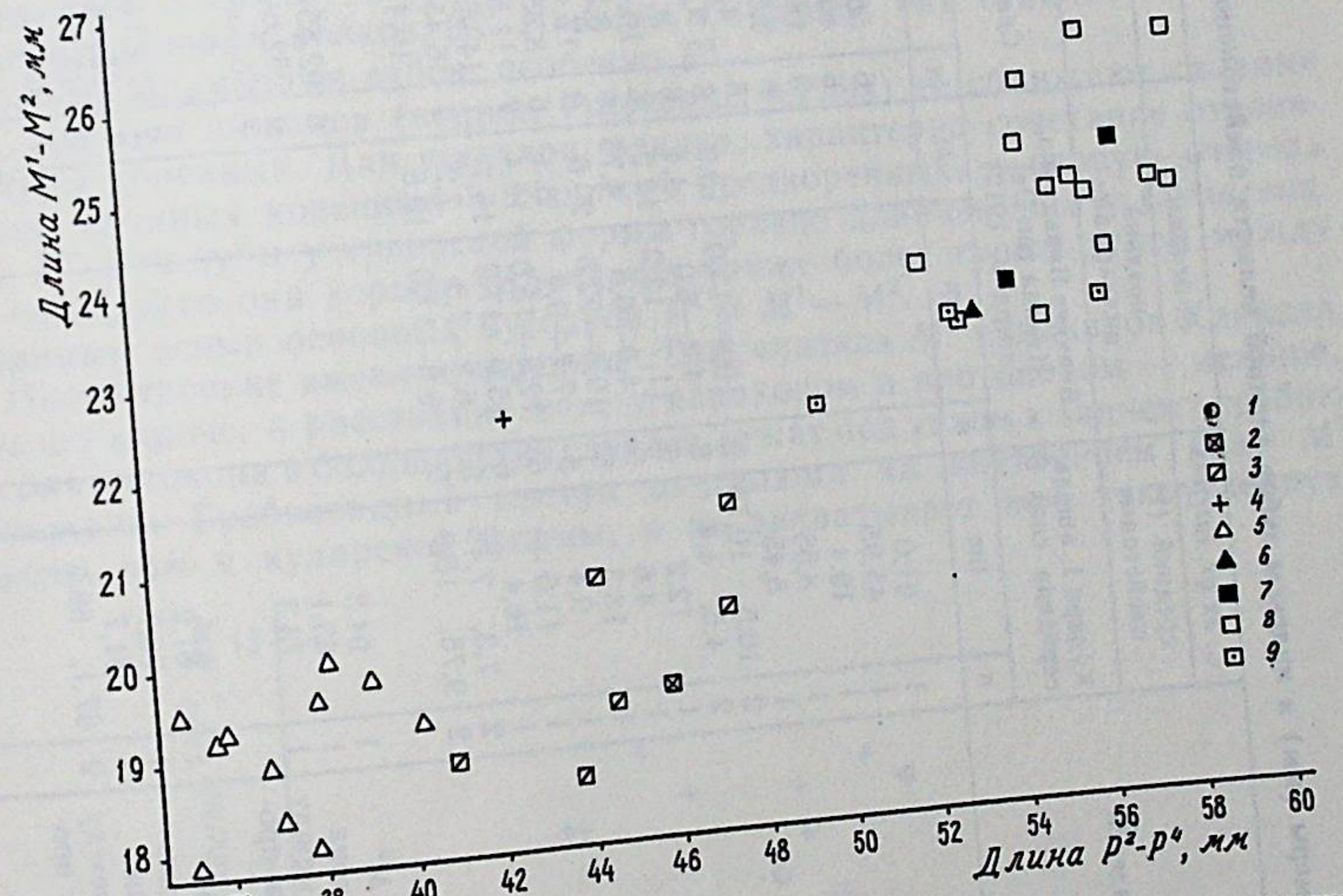


Рис. 7. Соотношение длины верхних предкоренных и коренных зубов у четвертичных и современных видов рода *Canis*.
1 — *C. arnensis* (по Kurtén, 1974); 2 — *C. ex gr. latrans*, Кударо 1, слой 5; 3 — *C. latrans*, соврем.; 4 — *C. lupaster*, соврем. (по Kurtén, 1974, с дополнением); 5 — *C. aureus*, Кавказ, соврем.; 6 — *C. lupus*, Кударо 3, слой 6; 7 — *C. l. apscheronicus*, Бинагады; 8 — *C. l. subanensis*, Кавказ, соврем.; 9 — *C. l. desertorum*, Туркмения, соврем.

Промеры и индексы	<i>C. ex gr. latrans</i>		<i>C. arnensis</i>		<i>C. latrans</i>		<i>C. lupaster</i>		<i>C. aureus</i>	
	средний (?) плейстоцен		поздний вилафранк		Северная Америка		Египет		Кавказ	
	n	lim	n	lim	n	lim	n	lim	n	M
Кударо I, ашель, середина слоя 5										
Длина P^2-M^2	1	61,0			6	56,0—65,55		60,5	12	48,5—55,55
P^2-P^4	1	45,95			6	40,5—47,6		42,6	12	35,0—40,25
M^1-M^2	1	19,4			6	18,5—21,35		22,45	12	17,55—20,0
C длина	1	8,55			6	8,35—9,55		9,7	10	7,8—9,1
ширина	1	5,45			6	4,9—5,9		5,9	10	4,5—5,75
P^2 длина	2	10,5, 10,75		10,0—13,0	6	9,5—11,4		10,05	12	8,3—10,25
P^3 длина	2	4,5, 4,4		4,0—6,0	6	3,1—4,4		4,7	12	3,4—4,0
P^4 длина	1	12,2		11,7—13,2	6	10,4—12,9		11,75	12	9,5—11,7
P^4 ширина	1	4,6		4,0—6,5	6	3,3—4,65		5,3	12	3,8—4,7
M^1 длина	1	18,3		19,5—22,5	6	17,4—20,5		20,75	12	16,4—18,65
M^1 ширина	1	9,4		7,7—9,0	6	8,35—10,05		10,5	12	7,9—10,75
M^2 длина	1	11,6		12,5—15,0	7	11,5—13,15		14,75	12	10,4—12,75
M^2 ширина	1	16,4		15,0—17,3	7	14,95—17,3		18,2	12	14,1—16,35
Индексы										
K длине P^4	1	94,3		9,8—11,0	7	6,45—8,0		7,9	12	6,3—7,45
длина M^1-M^2	1				6	92,55—101,0		92,4	12	84,1—94,6
длина паракона	1	63,1			6	62,6—65,4		64,1	12	59,7—65,7
расстояние между параконном и протоконом	1	73,3			7	55,55—72,7		69,8	12	55,9—68,3
длина «пятки»	1	81,9			7	73,85—83,5		71,2	12	69,5—80,6
ширина «пятки»	1	70,7			7	65,4—77,7		62,7	12	62,6—81,9
длина паракона	1	51,7			7	49,8—52,6		54,2	12	55,9—68,3
расстояние между параконном и протоконом	2	67,1, 68,5			7	63,3—71,9		67,7	12	50,0—76,5

по его переднему краю идет режущий гребень. Метакон и метастиль относительно длиннее, чем у современной формы. Впадина между главными бугорками глубокая. Дейтерокон массивный, корень его наклонен вперед и выходит за очертания коронки. Острого выступа на дейтероконе нет, но по его вершине проходит к паракону складка эмали. На задней части лингвальной стороны зуба имеется небольшой цингулюм.

Паракон и метакон M^1 по длине почти одинаковы. У их основания по краю коронки проходит цингулюм. На «пятке» зуба хорошо выражены протокон и гипокон, при этом пространство между протоконом и параконном несколько шире, чем у американского койота. Гребни гипокона лежат на одной линии с задним гребнем протокона. По внешней стенке «пятки» тянется цингулюм, образуя между протоконом и гипоконном высокий полукруглый выступ.

Передний край коронки M^2 полулунной формы, задний — с небольшой выемкой в центральной части, но менее глубокой, чем у современного шакала (*C. aureus* L.). Паракон и метакон расположены на одной оси с аналогичными бугорками M^1 . Метакон лишь немногим меньше паракона. «Пятка» широкая. Протокон небольшой, от края зуба его отделяет цингулюм.

С р а в н е н и е. По соотношению длины премоляров P^2-P^4 и коренных M^1-M^2 описываемая форма хорошо отличается от шакалов и волков и попадает в группу койотообразных собак (рис. 7). От современных и плейстоценовых волков (*C. etruscus*, *C. lupus*) она отличается также меньшими размерами зубов, особенно P^4 .

С группой шакалов (подрод *Vulpecanis = Thos*) ее сближают сходные размеры коренных. Для шакалов, однако, характерно сочетание относительно крупных коренных и коротких предкоренных, в первую очередь P^2 и P^3 . Эти зубы у кударской формы гораздо длиннее, чем у *C. aureus*. От последнего она хорошо отличается также более тупым углом между длинными осями основных бугорков P^4 и M^1-M^2 .

Иное строение имеют и коренные. Так, «пятка» M^1 у шакалов Кавказа гораздо короче, а расстояние между параконном и протоконом — меньше. Гребни гипокона в большинстве случаев лежат под углом к заднему гребню протокона. Гребневидный выступ цингулюма на внутреннем крае M^1 короче, чем у кударской формы, и не захватывает всю закругленную

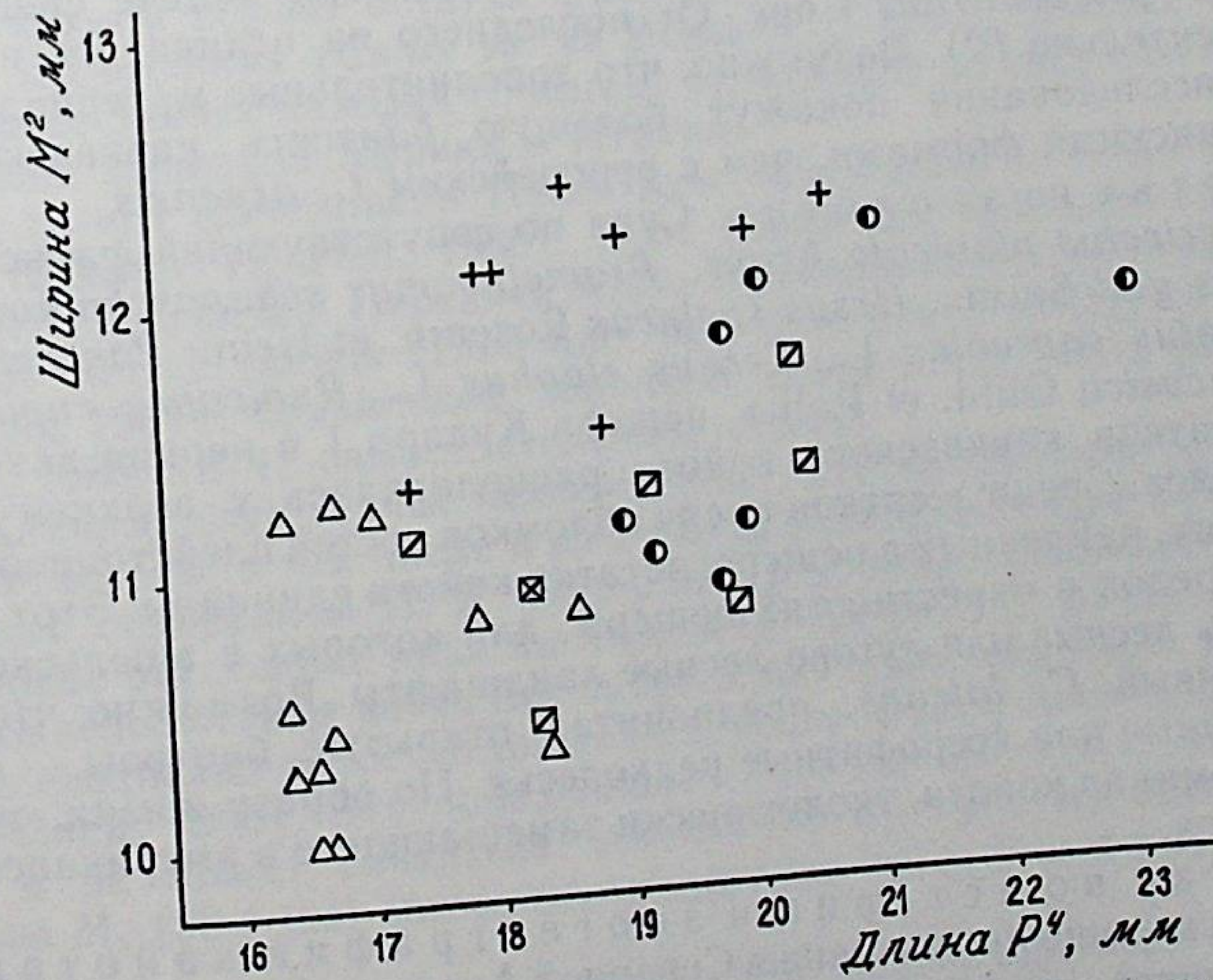


Рис. 8. Соотношение длины P^4 и ширины M^2 у четвертичных и современных видов рода *Canis*.
Обозначения как на рис. 7.

часть талона. Для M^2 *C. aureus* характерна узкая «пятка», хорошо отчлененная от внешней половины зуба, причем протокон обычно сближен с параконом.

Сходные черты в размерах, строении и постановке зубов имеют и другие представители подрода *Vulpecanis*. У чепрачного шакала (*C. mesomelas* Schreb.), кроме того, M^1 значительно уже; у полосатого (*C. adustus* Sundev.) длина его лишь немногим уступает ширине, при этом первые предкоренные очень малы. Соотношение длины и ширины M^1 составляет: для койота из Кударо — 70.7 %, для *C. aureus* — 72.0—83.3 ($n=12$), *C. mesomelas* — 76.0—90.9 ($n=4$), *C. adustus* — 96.4 ($n=1$).

Небольшой североафриканский *C. lupaster* Hempr. et Ehgenb. уступает описываемой форме в длине $P^2—P^4$, но заметно превосходит ее по размерам хищнического зуба и коренных (рис. 8). По строению последних этот вид, которого нередко объединяют с *C. aureus*, похож на шакалов. Так, M^1 у него с относительно крупным параконом и небольшой «пяткой» (табл. 4). Отметим также наличие метакона на единственном изученном P^2 .

По большинству из рассмотренных признаков кударская форма сходна с американским койотом *C. latrans* и может быть отнесена к группе евразийских койотообразных собак. От современного *C. latrans* кавказский койот отличается менее уплощенными предкоренными и довольно мелким P^4 , т. е. имеет менее «хищный» облик. Из архаичных черт отметим также сравнительно длинный M^2 .

Последний признак характерен и для койотовидного *C. arnensis* Del Campa европейского вилафранка. Сходство между койотами из Кударо и долины Арно довольно значительно, а различия выявляются в меньшей длине P^4 у первого из них и в ином соотношении длины и ширины P^4 и M^1 (табл. 4). Кроме того, отношение ширины M^2 к длине P^4 составляет у первого 59.6 %, у *C. arnensis* — 49.5—52.2 ($n=4$). Эти обстоятельства не позволяют пока сближать указанные формы.

Близость к плейстоценовым койотам Северной Америки может быть окончательно выявлена, как и в случае с европейским видом, лишь после изучения оригинального ископаемого материала. Судя по опубликованным данным (Cope, 1899; Kurtén, 1974), кударский койот по размерам зубов сходен с *C. latrans* конца плейстоцена и заметно мельче среднечетвертичного *C. priscolatrans* Cope. От последнего он отличается и крупным M^2 (относительно P^4). Возможно, что дополнительные материалы и дальнейшие исследования покажут большую близость кавказского вида с американскими формами, чем с европейским *C. arnensis*.

З а м е т к и по э к о л о г и и. Судя по сопутствующей фауне (*Hystrix* sp., *Mesocricetus planicola* Argur., *Prometheomys schaposchnikovi* Satun., *Chionomys gud* Satun., *Ursus spelaeus* Rosenm. et Hein., *Panthera pardus* L., *Capreolus capreolus* L., *Cervus elaphus* L., *Rupicapra rupicapra* L., *Capra caucasica* Güld. et Pall.), пещера Кударо I в период захоронения в ней остатков кавказского койота располагалась у верхней границы лесного пояса. Среди десятков тысяч обломков костей плейстоценовых млекопитающих, найденных в пещере, остатки койота единичны. Этот вид был, вероятно, редок в окрестностях пещеры, для которых в ашельское время характерны лесные или лугово-лесные ландшафты. Возможно, что он, как и современный *C. latrans*, предпочитал открытые биотопы — степные, полупустынные или ксерофитные редколесья. По образу жизни, очевидно, также напоминал койота, экологически замещающего в американских прериях шакала.

З а м е т к и по и с т о р и и и з о о г е о г р а ф и и к о й о т о в. История койотов хорошо прослежена в Северной Америке. Из отложений бланко (эоплейстоцена) описан мелкий *C. leporhagus* Johnston с относительно крупным M^2 (Kurtén, 1974). В позднем бланко и ирвингтоне его сменил более крупный *C. priscolatrans* Cope с относительно небольшим M^2 . Позд-

нее появился некрупный *C. latrans* Say современного типа.

В Европе ископаемые остатки мелких псовых, известных из Италии, Франции, Германии, Австрии, Венгрии и т. д., сближались обычно с шакалами (Freudentberg, 1914). Последующие исследования показали, что большинство из них относится к некрупным плейстоценовым волкам. Так, например, собака из раннего плейстоцена Хундсгейма в Австрии оказалась мелким волком *C. lupus mosbachensis* Soergel (Thenius, 1954).

Описанного из Верхнего Вальдарно в Италии *C. arnensis* Del Campa также долгое время относили к группе шакалов (Del Campa, 1913; Torgge, 1967). Проведенные Б. Куртеном (Kurtén, 1974) изыскания выявили, однако, близость его к койотам, особенно к *C. priscolatrans*, с которым, возможно, он составляет один вид, имевший трансголарктический ареал. Такая трактовка собаки из долины Арно теперь принята и другими зоологами (Torgge, 1979; Caloi, Palombo, 1979; Thenius, 1980).

C. arnensis был широко распространен в вилафранке Европы. Он найден в пещере Сен-Эстев, а также в Сенез и Чильяк. Возможно, что к этому виду относится и череп волка из Ред Крэг в Англии (Kurtén, 1968).

На Азиатском материке койотоподобным формам, еще плохо изученным, принадлежат ископаемые остатки из Таджикистана (Куруксай)*, Забайкалья (Береговая), Монголии (Шамар, Диске) и Китая (Kurtén, 1974). Таким образом, койоты, являющиеся в настоящее время эндемиками североамериканского континента, в плейстоцене встречались по всей северной половине Голарктики (рис. 9).

Считается, что в Евразии койотообразные собаки исчезают к концу нижнего эоплейстоцена (Сотникова, 1985, табл. 4). Кударская находка отодвигает время их вымирания по крайней мере к среднему плейстоцену.

По размерам зубов (длина P^4 — 12.3 мм, M^1 — 21.0, M^2 — 9.4) к койотам близок *C. tamanensis* N. Ver. из таманской фауны Предкавказья, который по мнению Н. К. Верещагина (1957) «занимал промежуточное положение между группой серых волков и группой шакалов» (стр. 26).

Формирование группы шакалов (подрод *Vulpicanis*) шло, вероятно, южнее, преимущественно в Африке, где распространены все три ныне живущих вида. Здесь шакалы известны с вилафранка (Стеркфонтейн) (Savaga, 1978). Отсюда они расселялись по южной Азии и Средиземноморью, достигая в среднем вилафранке Таджикистана (Сотникова, 1985). В южной Европе остатки шакалоподобных собак найдены в миндельских отложениях (*Canis* sp. из Веноза) (Caloi, Palombo, 1979).

Наиболее ранние находки *C. aureus* происходят из среднего и позднего плейстоцена Северной Африки и Италии.

Из позднего плейстоцена Палестины определены остатки своеобразного *C. lupaster* (Kurtén, 1965). Этот обитатель аридных ландшафтов встречается в Египте и Передней Азии. В систематическом отношении его сближают то с *C. aureus* (Ellerman, Morrison-Scott, 1951), то с *C. lupus* (Ferguson, 1981); правильней, вероятно, считать его вслед за Куртеном (Kurtén, 1965, 1974) самостоятельным видом.

На Кавказе достоверные четвертичные остатки шакалов долгое время были неизвестны, в том числе и из универсальной ловушки Бинагады, что послужило основанием Н. К. Верещагину (1959) предполагать позднее голоценовое расселение вида на перешеек. Затем к *C. aureus* были отнесены нижнечелюстная ветвь без зубов и плечевая, локтевая и бедренная кости из среднеашельских отложений пещеры Азых в Азербайджане (Гаджиев, Алиев, 1966). Это определение основано на небольших размерах костей и не может считаться достаточно аргументированным. Длина альвеолы M^1 (22.4 мм) значительно крупнее, чем у *C. aureus*, она прибли-

* Остатки мелких псовых из Куруксай были сначала определены как *C. arnensis* (Шарапов, 1978), затем отнесены к шакалам *C. cf. aureus* (Сотникова, 1980). Позднее М. В. Сотникова (1985, с. 8) отмечает совместное присутствие в Куруксае и шакало- (особый вид *C. kuruksaensis*) и койотообразных собак, сближая последних с *C. leporhagus*.

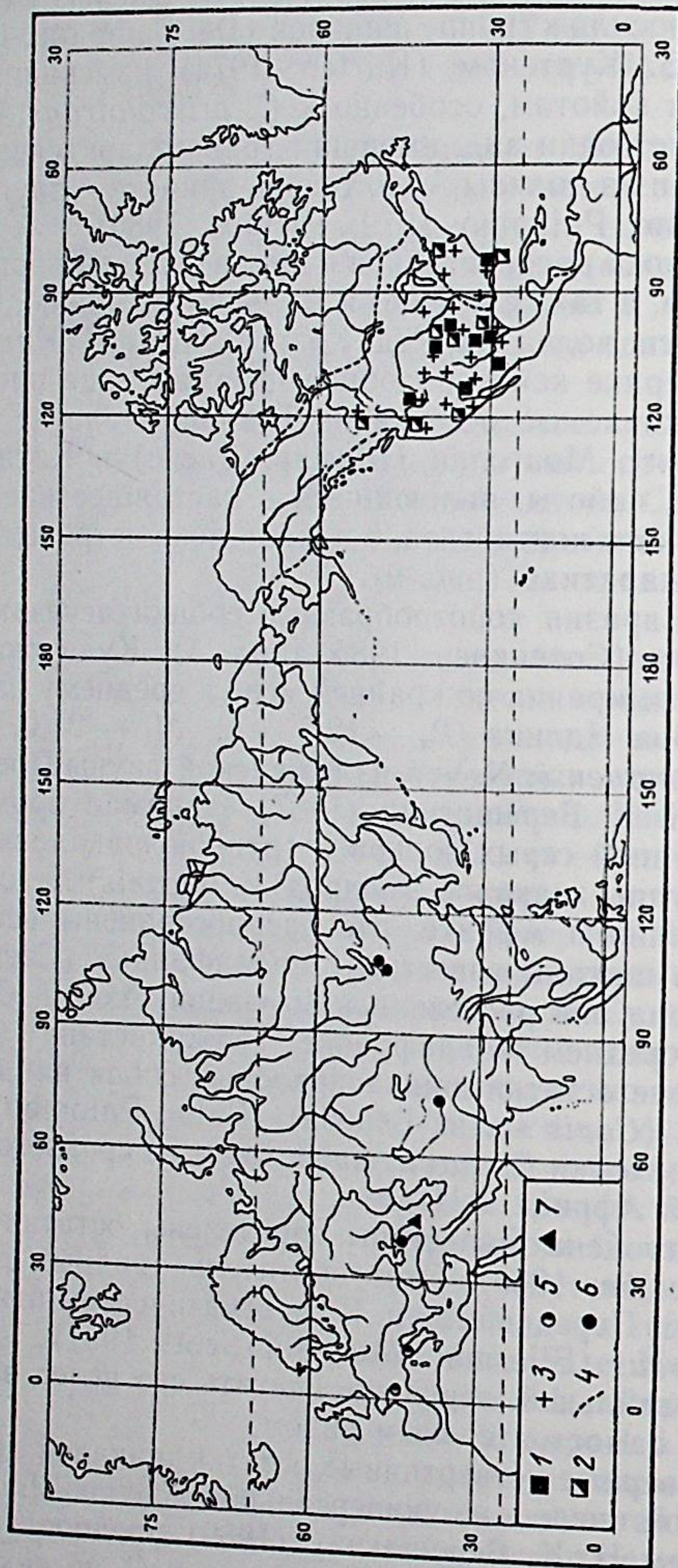


Рис. 9. Четвертичное и современное распространение койотов в Голарктике.

1 — *Canis leporphagus*, бланко; 2 — *C. priscolatrans*, поздний бланко и ирвингтон; 3 — *C. latrans*, ранчо-ла-бреа; 4 — *C. latrans*, современный ареал; 5 — *C. argensis*, вилафранк; 6 — *C. ex gr. terrophagus argensis*, зоплейстоцен; 7 — *C. ex gr. latrans*, средний плейстоцен.

жается по величине к таковой *C. lupaster*. В видовых списках кавказских палеолитических стоянок *C. aureus* приводится также для пещер Цухвати в Грузии (одна кость отнесена условно; Векуа, 1978, с. 101) и для пещеры Таглар в Азербайджане. Остатки посткраниального скелета мелкого представителя рода *Canis* найдены и в Даховской пещере на р. Белой, бассейн Кубани. Точного видового определения и детального писания указанного материала пока не сделано. Можно предположить, что в плейстоцене на Кавказском перешейке обитали одновременно и койоты, и шакалы. За пределами Кавказа к *C. cf. aureus* отнесены 4 кости из среднечетвертичного Пенджикентского карьера в Узбекистане (Батыров, 1969, 1975).

Проведенные в ходе исследования ископаемого материала наблюдения отчетливо показывают значительную обособленность группы шакалов, подтверждая воззрения на их подродовой статус (Огнев, 1931). К подроду *Canis s. str.* следует относить *C. lupus*, некрупного *C. rufus* Audub. et Bachm. (= *niger* Burtram) (южные районы США) и *C. latrans*, причем выделяются две плейстоценовые линии развития волкоподобных и койотоподобных собак.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Л. И. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М., Наука, 1977. 216 с.
- Байгушева В. С. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (северовосточное Приазовье). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1971, т. 49, с. 5—28.
- Барышников Г. Ф., Николаев А. И. Остатки благородного оленя из палеолитических стоянок Кударо на Кавказе. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1982, т. 111, с. 73—89.
- Батыров Б. Материалы по истории териофауны южного Узбекистана в верхнем антропогене. — Автореф. канд. дис., Самарканд, 1969. 34с.
- Батыров Б. Х. Плейстоценовая фауна млекопитающих Пенджикентского карьера. — Тр. Второго Всес. совещ. по млекопитающим, М., 1975, с. 225—228.
- Векуа А. К. Ахалкалакская нижнеплейстоценовая фауна млекопитающих. Тбилиси, изд-во АН ГССР, 1962. 207с.
- Векуа А. К. Ископаемые позвоночные цухватских пещер. — В кн.: Изучение пещер Колхиды. Тбилиси, Мещниереба, 1978, с. 94—126.
- Верещагин Н. К. Хищные (Carnivora) из бинагадинского асфальта. — Тр. Естеств.-ист. муз. АН АзербССР, 1951, вып. IV, с. 28—126.
- Верещагин Н. К. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1957, т. 22, 19—74.
- Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.-Л., изд-во АН СССР, 1959. 704с.
- Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Остатки млекопитающих в восточной галерее пещеры Кударо 1. — В кн.: Кударские пещерные палеолитические стоянки в Юго-Осетии. М., Наука, 1980, с. 51—62.
- Верещагин Н. К., Громов И. М. К истории фауны позвоночных района нижнего течения реки Урал. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1952, т. 9, с. 1226—1269.
- Верещагин Н. К., Кузьмина И. Е. Остатки млекопитающих из палеолитических стоянок на Дону и верхней Десне. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977, т. 72, с. 77—110.
- Гаджиев Д. В., Алиев С. Д. Некоторые представители хищных млекопитающих (Mammalia, Carnivora) из палеолитических отложений Азыхской пещеры. — Учен. зап. Азерб. гос. мед. ин-та, 1966, т. 23, с. 7—13.
- Давид А. И. Териофауна преистоцена Молдавии. Кишинев, Штиинца, 1980. 188с.
- Кожамкулова Б. С., Савинов П. Ф. Новые элементы илийской фауны Казахстана. — В кн.: Антропоген Евразии. М. Наука, 1984, с. 176—180.
- Корниец Н. Л. О причинах вымирания мамонта на территории Украины. — В кн. Ископаемые фауны Украины и смежных территорий, вып. 1. Киев, изд-во АН УССР, 1962, с. 91—169 (на укр. яз.).
- Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1971, т. 49, с. 44—122.
- Любин В. П., Барышников Г. Ф., Черняховский Г. А., Селиванова Н. Б., Левковская Г. М. Пещера Кударо 1 (опыт комплексного исследования). — Сов. археология, 1985, № 3, с. 5—24.
- Никифорова К. В., Краснов И. И., Александрова Л. П., Васильев Ю. М., Константинова Н. А., Чепалыга А. Л. Климатические колебания и детальная стратиграфия верхнеплейстоценовых — нижнеплейстоценовых отложений юга СССР. — В кн.: Геология четвертичного периода. Докл. сов. геол. к XXV сессии Межд. геол. конгр. М., Наука, 1976, с. 101—119.
- Огнев С. И. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. Хищные млекопитающие. М.-Л., Госиздат, 1931. 776с.
- Сотникова М. В. Хищные млекопитающие из местонахождений Куруксай и Лахути. — В кн.: Граница неогена и четвертичной системы. М., Наука, 1980, с. 243—249.

- Сотникова М. В. Стратиграфическое значение хищных млекопитающих плиоцена и раннего плейстоцена. — Автореф. канд. дис. М., 1985. 22 с.
- Топачевский В. А., Скорик А. Ф., Рековец Л. И. Ассоциации грызунов позднего неогена и раннего антропогена юга Украины. — Тез. докл. XI конгр. ИНКВА, Москва, август 1982г. Т. 1. М., 1982, с. 257—258.
- Шарапов Ш. Куруксайский комплекс позднеплиоценовых млекопитающих Таджикской депрессии — Автореф. канд. дис., Киев, 1978. 17с.
- Bonifay M.—F. Carnivores quaternaires du sud-est de la France.— Mém. Mus. nat. histoire natur., ser. C, 1971, t. 21, fasc. 2, p. 43—377.
- Cope E. D. Vertebrate remains from Port Kennedy bone deposit.— J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1899, vol. 11(2), p. 193—267.
- Caloi L., Palombo M. R. La fauna quaternaria di Venosa: *Canis* sp. — Quaternaria, 1979, t. 21, p. 115—128.
- Cordy J.—M. Biozonation du Quaternaire postvillafanchien continental d'Europe occidentale a partir des grands mammiferes. — Ann. Soc. Géol. Belgique, 1982, t. 105, p. 303—314.
- Del Campa D. I cani pliocenici di Toscana.— Palaeontograph. Italica, 1913, vol. 19, p. 189—254.
- Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. London, 1951. 810 p.
- Ferguson W. The systematic position of *Canis aureus lupaster* (Carnivora: Canidae) and the occurrence of *Canis lupus* in North Africa, Egypt and Sinai — Mammalia, 1981, t. 45, no 4, p. 459—465.
- Freudenberg W. Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa mit besonderer Berücksichtigung der Fauna von Hundsheim und Deutsch-Altenburg in Niederösterreich, nebst Bemerkungen über verwandte Formen anderer Fundorte — Geol. paläontol. Abh., n. F., 1914, Bd 12, Heft 4/5. 219 S.
- Guerin C. Les Rhinocéros du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles.— Docum. Lab. Géol. Lyon, 1980, t. 79 (1—3). 1185 p.
- Kretzoi M. Die unterpleistozäne Säugetierfauna von Belfia bei Nagyvarad.— Föld. Közl., 1941, Bd 71, S. 308—335.
- Kretzoi M., Vertes L. The role of vertebrate faunas and palaeolithic industries of Hungary in Quaternary stratigraphy and chronology — Acta geol. Acad. sci. hung., 1965, vol. 9, no 1—2, p. 125—144.
- Kurtén B. The Carnivora of the Palestine caves — Acta Zool. Fennica, 1965, no 107. 74 p.
- Kurtén B. Pleistocene Mammals of Europe. Chicago, 1968. 317 p.
- Kurtén B. Die Carnivoren-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar — Paläontol. Abh., abteil. A., 1969, Bd 3, Heft 3/4, S. 735—756.
- Kurtén B. A History of Coyote-Like Dogs (Canidae, Mammalia) — Acta Zool. Fennica, 1974, no 140. 38 p.
- Saito H. Osteometrie der Caniden. Tokyo, 1963. 138S.
- Savaga R. J. G. Carnivora — In: Evolution of African Mammals. Harvard Univer. Press, 1978, p. 249—267.
- Schaub S. Die oberpliocäne Säugetierfauna von Senéze (Haute-Loire) und ihre verbreitungsgeschichtliche Stellung — Ecl. Geol. Helvetiae, 1944, Bd 36, S. 260—289.
- Thenius E. Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartär von Hundsheim (Niederösterreich) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung *Cuon* — N. Jahrb. Geol. Pal., Abh., 1954, Bd 99, Heft 2, S. 230—286.
- Thenius E. Die jungpleistozäne Wirbeltierfauna von Willendorf i. d. Wachau, Niederösterreich — Mitteil. Prähist. Komm. Österreich. Akad. Wissensch., Wien, 1956—1959, Bd VIII—XIX, Teil 1, S. 133—170.
- Thenius E. Die Carnivoren-Reste aus dem Altpleistozän von Voigtstedt bei Sangerhausen in Thüringen — Paläontol. Abh., abteil. A., 1965, Bd 2, Heft 2/3, S. 538—564.
- Thenius E. Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Jena, 1980. 375S.
- Torre D. I cani villafranchiani della Toscana — Palaentograph. Italica, 1967, t. 63, p. 113—138.
- Torre D. The Ruscian and the Villafranchian dogs of Europe — Boll. Soc. paleontol. ital., 1979, t. 18, no 2, p. 162—165.
- Wolfich J. Über Caniden aus dem Diluvium — Denkschr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Wien, 1878, Bd 39, 52 S.

PLEISTOCENE WOLVES (GENUS CANIS) OF THE GREATER CAUCASUS

G. F. Baryshnikov

SUMMARY

A study of fossil remains of canines of the genus *Canis* from the caves Kudaro 1, Kudaro 3, Malaya Vorontsovskaya has proved two species of wolves *Canis* cf. *etruscus* (Acheulean), *C. lupus* (from the late Acheulean up to present) and *C. ex. gr. latrans* (Acheulean) to have existed in the Caucasus during the Pleistocene. This is the first finding of coyote in the Transcaucasia and it belongs to the most recent ones on the Eurasian continent.

И. Е. Кузьмина

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ И РАССЕЛЕНИЯ ЛОШАДЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА EQUINAE

В последние годы появилось несколько крупных работ по палеонтологии лошадей в Европе, Африке и Северной Америке, что дало возможность сопоставить и проследить пути расселения лошадей в плиоцене (Churcher and Richardson, 1978; Kurtén and Anderson, 1980; Eisenmann, 1980, 1981; Azzaroli, 1982). В результате многолетних работ на серийном материале удалось уточнить морфологические особенности, систематическое положение и распространение некоторых видов плейстоценовых лошадей Евразии (Кузьмина, 1971—1985). В итоге получилась следующая схема филогенетических связей в подсемействе Equinae.

Семейство лошадиных Equidae развивалось с эоцена преимущественно в Северной Америке. Эволюция основной ветви лошадиных шла в направлении приспособления к быстрому бегу в открытых пространствах и питанию жесткой растительной пищей. Представители подсемейства Equinae известны с плиоцена до современности на территории Северной и Южной Америки, Африки и Евразии. Предковым родом до последнего времени считался северо-американский *Pliohippus*, March, 1874.

Pliohippus был несколько крупнее и тяжелее построен, чем современный ему гиппарион. Коренные зубы его стали высококоронковыми, как у гиппариона, но сохраняли довольно простой рисунок складок эмали. Строение ног было прогрессивным, так как часть видов, относимых к этому роду, ещё сохраняла боковые пальцы, другие виды стали однопальными, а от боковых пальцев остались лишь грифельные косточки. В 1955 г. часть видов рода *Pliohippus* была выделена Дж., Квином (Quinn, 1955) в род *Dinohippus*, который и рассматривается теперь как предок рода *Equus*. Исходным является *Dinohippus leidyanus* Osborn, 1918 из раннего плиоцена отложений Snake Creek формации Небраски, обитавший около 5 млн. лет назад, как определено с помощью калий-аргонового метода.

Сторонниками расчленения обширного рода *Equus* была предпринята попытка выделить настоящих лошадей и зебр в самостоятельный род *Dinohippus*, а ослов и полуослов в род *Astrohippus*, однако в новейших сводках это расчленение не поддерживается и род *Equus* оставляется единым (Dalquest, 1978).

Другая лошадь из американского плиоцена, *Plesippus*, характеризовалась несколько большей складчатостью эмалевых петель. Некоторые исследователи включали ее в род *Equus* как подрод. Типовым видом подрода считается *Equus (Plesippus) simplicidens* Cope, 1892, эпохи бланко, обитавший в Северной Америке около 2 млн. лет назад. Там же в отложениях той же эпохи, существовали виды лошадей, которые можно рассматривать как родоначальников других подродов. Крупная лошадь *E. idachoensis* Merriam, 1918 с массивным протоконом на верхних коренных зубах, характерным для настоящих лошадей подрода *Equus*, существовала от позднего бланко до ирвингтона. В отложениях ирвингтона и висконсина многочисленны остатки *E. scotti* Gidley, 1900 с длинным узким протоконом.

Ветвь ослов и полуослов представлена видами *E. cumminsii* Cope, 1893 и *E. calobatus* Troxell, 1915. *E. cumminsii* по строению нижних коренных зубов являлся типичным ослом мелких размеров, с тонкими стройными фалангами. Этот вид, видимо, следует считать исходным для настоящих ослов подрода *Asinus*.

Остатки *E. calobatus* известны в отложениях позднего бланко, ирвингтона до раннего ранчолабреа. Этот вид относят к подроду *Hemionus* (Kurtén and Anderson, 1980; Eisenmann, 1980, 1981) У него были очень длинные, стройные метаподии, достигавшие 300 мм длины.

В плиоцене произошло погружение Берингской суши, что прекратило расселение млекопитающих (Петров, 1976). Далее лошади в Северной Америке и Евразии развивались параллельно.

В Северной Америке остатки лошадей современного типа известны на протяжении примерно 700 тыс. лет, в отложениях ирвингтона и ранчолабреа. Крупные лошади *E. giganteus* Gidley, 1901; *E. pacificus* Leidy, 1869, с синонимом *E. mexicanus* Hibbard, 1955; *E. crinidens* Cope, 1894; *E. occidentalis* Leidy, 1865 имели короткий и широкий протокон (Kurtén and Anderson, 1980). Э. Аззароли (Azzaroli, 1982) относит их к зебрам подрода *Amerhippus* Hofstetter, 1950. У *E. complicatus* Leidy, 1858 и *E. fraternus* Leidy, 1860 протокон был узкий и длинный, как у евроазиатских кабаллонидных лошадей. С ними сближали и мелких *E. niobrarensis* Hay, 1913 с Аляски и *E. lambei* Hay, 1917 с Юкона, имевших короткие толстые метаподии (Eisenmann, 1980, 1981).

Группа видов мелких плейстоценовых лошадей Северной Америки (*E. littoralis* Hay, 1913; *E. francisci* Hay, 1915; *E. achatas* Hay and Cook, 1930; *E. quinni* Slaughter et al., 1962) сведена в синонимы к виду *E. (Hemionus) tau* Owen, 1869. Они были распространены от раннего до позднего плейстоцена на юго-востоке США, на территории Великих равнин до Аризоны, на юг до Мехико (Dalquest, 1979). Другая группа видов (*E. barcena* Cope, *E. s. leoni* Stock, *Onager zoyatalis* Mooser) сведена в синонимы к *E. conversidens* Owen, 1869 и рассматривается Э. Аззароли (Azzaroli, 1982) как относящаяся к подроду *Hemionus*. Эти лошади тоже обитали на Великих равнинах Северной Америки от среднего плейстоцена до голоцена. Лошади были одними из самых распространенных копытных на американском континенте в плейстоцене. С восстановлением Берингского моста во время максимума висконсинского оледенения, т. е. около 100 тыс. лет назад, азиатские формы расселились широко (Бернард, Лебланк, 1968; Хопкинс, 1976). Численность популяций американских лошадей стала сокращаться, и к концу висконсина большинство из них вымерло (Рид и др., 1968; Хиббард и др., 1969).

Проникновение лошадей в Евразию из Северной Америки произошло через Берингскую сушу, по-видимому, в плиоцене, 2,5—3 млн. лет назад (Lindsay et al., 1980). Лошади очень быстро, с геологической точки зрения, расселились по территории Азии, достигли Европы и проникли в Африку с северо-востока (Churcher and Richardson, 1978). На большое морфологическое сходство древних лошадей конца плиоцена Евразии и Америки указывали Дж. Шульц (Schultz, 1936) и В. И. Громова (1949). На крайнем северо-востоке Азии сходные с ними лошади дожили до начала плейстоцена. Их ископаемые остатки были найдены в Приморской низменности, в отложениях правого берега реки Большой Чукочьей А. В. Шером в 1966 году и описаны как *Equus (Plesippus) verae* (Шер, 1971). Аналогичные костные фрагменты описаны из раннеплейстоценовых отложений Кузнецкой котловины (Форонова, 1982). В 1980 году Б. Куртен в обзоре плейстоценовых млекопитающих Северной Америки свёл в синонимы к *E. simplicidens* Cope, 1892 и *Plihippus*, и *Plesippus* (Kurtén and Anderson, 1980).

Лошадей, вселившихся в Евразию, относили к подроду *Allohippus* Kretzoi, 1938. Они были большого размера, такие как *E. livenzovensis* Baig. (Байгушева, 1978) в Приазовье. Позднее появилась *E. stenonis* Cocchi, 1867, распространившаяся в Евразии, *E. namadicus* Falconer and Cautley, 1849 в Индии и *E. sanmeniensis* Teilhard and Piveteau, 1930 в Китае. *E. namadicus*, как предполагается, существовала от раннего виллафранка до среднего и даже, может быть, позднего плейстоцена (Azzaroli, 1982). Череп *E. namadicus* и *E. stenonis* идентичны в размерах и морфологии, но верхние коренные зубы *E. stenonis* имеют более короткий протокон, чем у *E. namadicus*. Наружная долька нижних коренных зубов бывает более мелкой у *E. namadicus*, тогда как у *E. stenonis* она бывает двух типов, то более глубокая, то менее (Azzaroli, 1979). *E. namadicus* была крупных размеров с длинной мордой. Вскоре появились виды лошадей маленьких размеров: *E. sivalensis* Falconer and Cautley, 1849 в Индии и Пакистане, *E. teilhardi* Eisenmann, 1975 в восточной Азии, *E. stehlini* Azzaroli, 1965 в Европе. *E. sivalensis* помимо мелких размеров имела короткую морду, но по форме и многим морфологическим деталям была сходна с *E. namadicus*. *E. stehlini* и *E. teilhardi* обитали в самом позднем виллафранке.

Для крупных и мелких лошадей подрода *Allohippus* были характерны верхние коренные зубы с сильно складчатой эмалью и относительно коротким протоконом, нижние зубы с наружной долькой, глубоко проникающей в шейку двойной петли, кости конечностей узкие, стройные и длинные. На территории СССР различные виды подрода *Allohippus* были распространены в позднем плиоцене и древнем плейстоцене в Молдавии, Крыму, Северном Причерноморье и Приазовье, в Казахстане и Таджикистане, на юге Западной и Восточной Сибири, в бассейне Алдана и Б. Чукочьей (Шер, 1971; Вангенгейм, 1977; Дуброво, Капелист, 1979; Шарапов, 1975, 1980; Вангенгейм, Жегалло, 1980; Кожамкулова, 1981; Кожамкулова, Костенко, 1984).

Новая ревизия палеонтологических материалов из Индии и Европы позволила Э. Аззароли (Azzaroli, 1979, 1982) утверждать, что *E. sivalensis* не являлся предковым видом для подрода *Hemionus*, а *E. stehlini* не был исходным видом для подрода *Asinus*. Они были хорошо дифференцированы в Северной Америке в ирвингтоне и проникли в Евразию через Берингию вместе с другими древними лошадьми.

Однако в Евразии до недавнего времени не было известно ископаемых остатков куланов подрода *Hemionus* древнее позднего плейстоцена. Зубы и кости конечностей мелких древних лошадей относили обыкновенно к лошадям подрода *Allohippus*. В Забайкалье, в отложениях, датированных поздним эоплейстоценом (т. е. древнее 1 млн. лет), в местонахождениях Усть-Обор, Засухино, Тологой найдены длинные, стройные метаподии, отличающиеся от аналогичных костей *E. sanmeniensis*. Н. П. Калмыков (1984) счел возможным отнести их к подроду *Hemionus*. Остатки куланов найдены также в нижнеплейстоценовых отложениях левобережья Иртыша по трассе канала Иртыш — Караганда (Кожамкулова, Костенко, 1984). В позднем плейстоцене куланы обитали в Передней и Средней Азии, на юге Западной Сибири, в долине Енисея, в Якутии, Китае. На о. Хонсю в Японии он известен как *E. nipponicus* Shikama and Onuki, 1962. На протяжении голоцена ареал кулана сокращался, хотя еще в середине голоцена он обитал в Болгарии, Румынии, Молдавии, Северном Причерноморье, Северном Прикаспии и в Барабинской степи. В историческое время жил в степях Украины, Крыма, Закавказья и Забайкалья. В настоящее время обитает только в Бадхызском заповеднике, на о. Барсакельмес в Аральском море и в Меано-Чаачинском заповеднике в предгорьях восточного КопетДага. За пределами СССР — на Иранском нагорье, в Монголии и Тибете.

Из плиоценовых отложений Африки известны остатки *E. numidicus* Pomel, 1897. Она сближается с азиатской *E. sivalensis*. Кроме того, родство современной пустынной зебры Гриви с американской зеброй *E. simplicidens* заключается в строении верхних коренных зубов, в которых отсутствует парастиль — передняя наружная складка эмали (Azzaroli, 1975; Kurtén and Anderson, 1980). Эти виды иногда объединяются в один подрод *Dolichohippus* Heller, 1912 и даже подрод *Plesippus* Matthew, 1924 сводится в синонимы (Churcher and Richardson, 1978). Зебра Гриви всеми пропорциями туловища больше похожа на лошадей, чем на зебр, а ее полосатость представляет собой параллельное развитие разбивающей раскраски зебр.

Сходное строение нижних коренных зубов обнаружено у среднеплейстоценовой американской *E. parastylidens* Mooser, 1959 и современной африканской саванной *E. burchellii* (Gray) 1824. Остаётся неясным, является ли это примером параллелизма или отражает действительные родственные отношения (Mooser and Dalquest, 1975). В Африке история зебр подрода *Hippotigris* прослежена от позднего плиоцена до современности, исходным видом считается *E. mauritanicus* Pomel, 1888.

Небольшое число видов объединено в подрод *Asinus*. Для него характерны очень мелкие, тонкие кости конечностей и зубы простой складчатости, сходные с зубами стеновых лошадей. Наиболее древние остатки известны из Казахстана. В котловане Капчагайской ГЭС и у пос. Кошкурган близ г. Туркестана, в раннеплейстоценовых отложениях найдены кости *E. hydruntinus* Regalia, 1907 (Кожамкулова, 1981). В позднем плейстоцене этот вид был распространен в Средиземноморье, в Средней Европе — в Германии, Чехословакии, Австрии, Венгрии. В Восточной Европе — на Средней и Нижней Волге, в Азербайджане, Закавказье и Крыму (Громова, 1965; Верещагин и Барышников, 1980). В Крыму, на юге Украины, в Молдавии, Венгрии, Югославии и Румынии европейский плейстоценовый осел дожил до середины голоцена.

В Африке наиболее древним видом ослов считается среднеплейстоценовый *E. tabeti* Agambourg, 1970 (Azzaroli, 1979; Eisenmann, 1980, 1981). Африканский осёл *E. africanus* Fitzinger, 1857 был распространен в северной Африке, в прибрежной зоне Красного моря и в Сомали в позднем плейстоцене и голоцене. Африканского и европейского плейстоценовых ослов иногда объединяют в один вид с домашним ослом *E. asinus* Linnaeus, 1758 (Churcher and Richardson, 1978). Подобная точка зрения не поддерживается советскими систематиками (Громов, Баранова, 1981). Р. Мусил (Musil, 1968) сближал *E. hydruntinus* с *E. altidens* Reichenau, 1915.

У видов подрода *Equus* морфологические изменения пошли в направлении приспособления к жизни в лесостепных и лесных условиях. Они привели к уменьшению складчатости эмали и удлинению протокона на верхних коренных зубах, упрощению рисунка стирания на нижних коренных зубах, увеличению массивности дистальных отделов конечностей. Их ископаемые остатки известны в Евразии, начиная с раннего плейстоцена. Крупная мосбахская лошадь *E. mosbachensis* Reichenau, 1903 обитала в Южной, Центральной Европе и в Молдавии в раннем плейстоцене. В Барнаульском Приобье, южнее с. Вяткино, в отложениях, датированных нижним плейстоценом, найдены остатки крупной лошади, сходной с мосбахской (Ряпина, 1962). В раннеплейстоценовое время в Центральной Якутии, в долинах Алдана, Яны и Адычи обитала крупная лошадь *E. nordostensis* Russanov, 1968 (Лазарев, 1980). Этот вид, возможно, является синонимом мосбахской лошади.

В Европе описано около 15 видов настоящих лошадей, различающихся величиной, пропорциями костей конечностей и черепа, деталями складчатости зубной эмали — признаками очень варьирующими и зависящими

от природной обстановки. Единственное направление изменений, выраженное четко для подрода *Equus* на протяжении антропогена — это измельчание (Громова, 1965). Оно шло с разной скоростью в Европе и Азии и отразило, по-видимому, нарастание суровости климатической обстановки, проявившейся особенно сильно в конце позднеплейстоценового времени (Величко, 1973). *E. germanicus* Nehring, 1884; *E. gallicus* Prat, 1968; *E. taubachensis* Freudenberg, 1966; *E. achenheimensis* Nobis, 1971; *E. abeli* Antonius, 1913 из Западной Европы, *E. latipes* V. Gromova, 1949 из Восточной Европы, юга Западной Сибири и северо-востока Восточной Сибири были мельче раннеплейстоценовых и крупнее позднеплейстоценовых лошадей. Самые мелкие лошади характерны для позднего плейстоцена. Это лошадь Солютре в Западной Европе и *E. lenensis* Russanov, 1968 на севере Западной и Восточной Сибири (Верещагин, Лазарев, 1977).

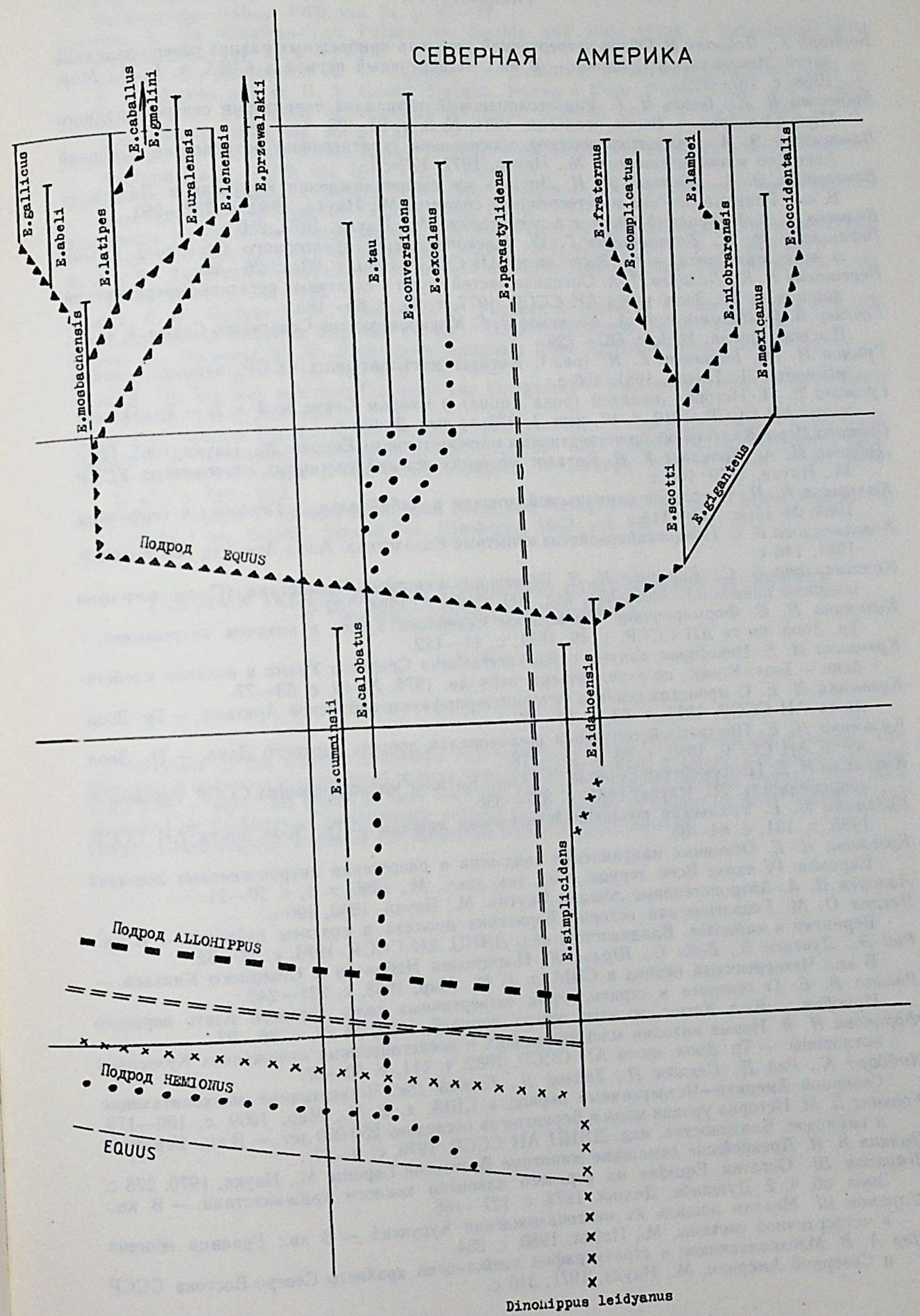
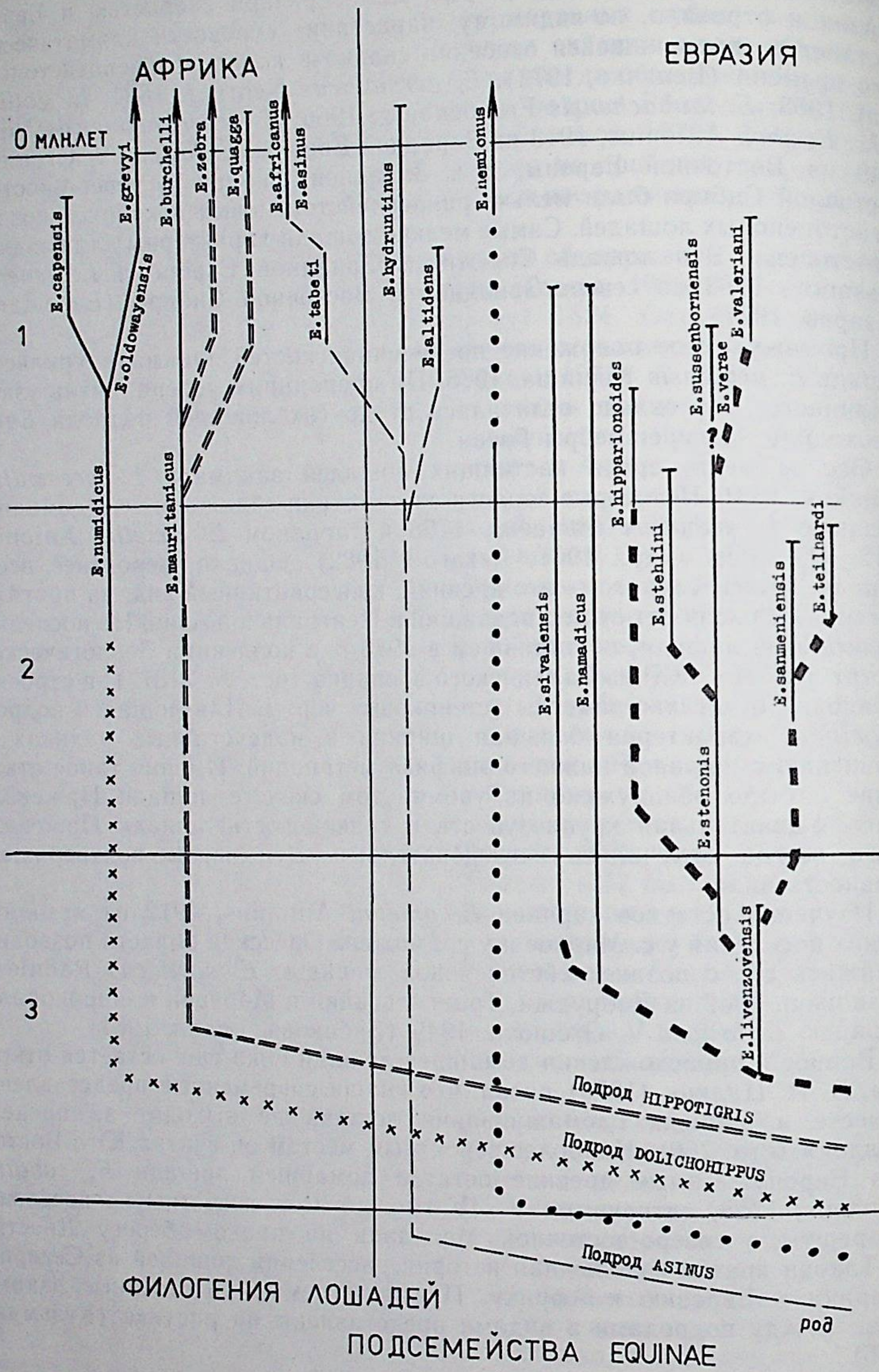
Промежуточное положение по величине костей занимала уральская лошадь *E. uralensis* Kuzmina, 1975. По пропорциям черепа, очень узкого и длинного, она сильно отличалась от других лошадей подрода *Equus* и походила на череп зебры Гриви.

Особое место среди настоящих лошадей занимала *E. przewalskii* Poljakov, 1881. Некоторые зоологи-систематики сближали ее с домашней лошадью *E. caballus* Linnaeus, 1758 и тарпаном *E. gmelini* Antonius, 1912. (Гептнер и др., 1961; Azzaroli, 1982). Однако, вероятнее всего, лошадь Пржевальского — это древний, консервативный вид, на протяжении многих тысяч лет существовавший в Центральной Азии. На последнем скелете этой лошади, поступившем в 1983 г. в коллекции Зоологического института АН СССР из Таллинского зоопарка (ост. № 31877), в строении метаподий отчетливо заметны «стеновые» черты. Для лошадей подрода *Allohippus* характерна большая ширина в надсуставных валиках по сравнению с шириной нижнего эпифиза метаподий. Именно такое отклонение и было обнаружено на упомянутом скелете лошади Пржевальского. Удивительная крупнозубость и тонконогость лошади Пржевальского всегда отмечалась исследователями. Эти черты подтверждают древность вида.

Изучение остатков тарпана *E. gmelini* Antonius, 1912 из мезолитических поселений у с. Мирное и у с. Гиржево Одесской области позволило сближать его с среднеплейстоценовой лошадью *E. scythicus* Radulescu et Samson, 1962 из Добруджи, Трансильвании и Моравии и широкопалой лошадью *E. latipes* V. Gromova, 1949 (Бибикова, Белан, 1981).

Вопрос о происхождении домашней лошади пока ещё остаётся открытым. В. И. Цалкин (1970) писал, что «наши современные представления о месте и времени одомашнивания лошади не выходят за пределы догадок» (стр. 266). Наиболее вероятным местом он считал Юго-Восточную Европу. Самые древние остатки домашней лошади *E. caballus* Linnaeus, 1758, датируемые V—IV тыс. до н. э. известны из поселения Флорешты в северо-восточной Молдавии на правом берегу Днестра.

Такова кратко изложенная история расселения лошадей из Северной Америки в Евразию и Африку. Предполагаемые родственные взаимосвязи между подкладами и видами представлены на рисунке (Кузьмина, 1986).



ЛИТЕРАТУРА

- Бернард Х., Лебланк Р. Обзор четвертичной геологии прибрежных равнин северо-западной части Мексиканского залива. — В кн.: Четвертичный период в США, т. 1. М., Мир, 1968, с. 157—220.
- Бибикова В. И., Белан Н. Г. Раннеголоценовый тарпан на территории северо-западного Причерноморья. — Вестн. зоологии, 1981, № 3, с. 21—26.
- Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии (по млекопитающим). М., Наука, 1977, 170 с.
- Вангенгейм Э. А., Жегалло В. И. Лошадь из местонахождения Куруксай и Лахути. — В кн.: Граница неогена и четвертичной системы. М., Наука, 1980, с. 252—253.
- Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М., Наука, 1973, 256 с.
- Верецагин Н. К., Барышников Г. Ф. Млекопитающие предгорного Северного Крыма в эпоху палеолита. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 93, с. 26—49.
- Верецагин Н. К., Лазарев П. А. Описание частей трупа и скелетных остатков селериканской лошади. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977, т. 63, с. 85—185.
- Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза, т. 1. М., Высшая школа, 1961, с. 687—729.
- Громов И. М., Баранова Г. И. (ред.). Каталог млекопитающих СССР, плиоцен — современность. Л., Наука, 1981, 456 с.
- Громова В. И. История лошадей (рода Equus) в Старом Свете, ч. 1 и 2. — Тр. Палент. ин-та АН СССР, 1949, т. 17, вып. 1, 373 с.; вып. 2, 161 с.
- Громова Вера. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. М., Наука, 1965, 142 с.
- Дуброво И. А., Капелист К. В. Каталог местонахождений третичных позвоночных УССР. М., Наука, 1979, 160 с.
- Калмыков Н. П. К истории санмэньской лошади в Забайкалье. — Геология и геофизика, 1984, № 11, с. 111—114.
- Кожамкулова Б. С. Позднекайнозойские копытные Казахстана. Алма-Ата, изд. АН КазССР, 1981, 146 с.
- Кожамкулова Б. С., Костенко Н. Н. Вымершие животные Казахстана (Палеогеография позднего кайнозоя). Алма-Ата, изд. АН КазССР, 1984, 102 с.
- Кузьмина И. Е. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 49, 1971, с. 44—122.
- Кузьмина И. Е. Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене. — Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода, 1975, № 43, с. 63—77.
- Кузьмина И. Е. О происхождении и истории териофауны сибирской Арктики. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1977, т. 63, с. 19—57.
- Кузьмина И. Е. Позднеплейстоценовая широкопалая лошадь верхнего Дона. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 93, с. 91—118.
- Кузьмина И. Е. Подсемейство Equinae. — В кн.: Каталог млекопитающих СССР, плиоцен — современность. Л., Наука, 1981, с. 327—336.
- Кузьмина И. Е. Уральская позднеплейстоценовая лошадь. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1985, т. 131, с. 64—88.
- Кузьмина И. Е. Основные направления эволюции и расселения антропогеновых лошадей Евразии. IV съезд Всес. териол. о-ва, тез. докл., М., 1986, т. 1, с. 20—21.
- Лазарев П. А. Антропогеновые лошади Якутии. М., Наука, 1980, 190 с.
- Петров О. М. Геологическая история Берингова пролива в позднем кайнозое. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 28—32.
- Рид Э., Дриссен В., Бейн С., Шульц К. Плейстоцен Небраски и Северного Канзаса. — В кн.: Четвертичный период в США, т. 1. М., Мир, 1968, с. 221—240.
- Рясина В. Е. О генезисе и стратиграфии четвертичных толщ степного плато верхнего Приобья. — Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода, 1962, № 27, с. 86—97.
- Форонова И. В. Новые находки млекопитающих в поейстоценовых отложениях Кузнецкой котловины. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1982, т. 111, с. 50—57.
- Хиббард К., Рей Д., Сэвидж Д., Тейлор Д., Гилдей Дж. Четвертичные млекопитающие Северной Америки—Четвертичный период в США, т. 2, М., Мир, 1969, с. 150—173.
- Хопкинс Д. М. История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток, изд. ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 9—27.
- Цалкин В. И. Древнейшие домашние животные Восточной Европы. М., Наука, 1970, 278 с.
- Шарапов Ш. Остатки Equidae из верхнего плиоцена южного Таджикистана. — В кн.: Зоол. сб., ч. 2. Душанбе, Донши, 1975, с. 127—166.
- Шарапов Ш. Мелкая лошадь из местонахождения Куруксай. — В кн.: Граница неогена и четвертичной системы. М., Наука, 1980, с. 254.
- Шер А. В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. М., Наука, 1971, 310 с.

- Azzaroli A. Late Miocene interchange of terrestrial faunas across the Mediterranean. — Actas Col. Iner. sobre Biostr. Contin. Neogeno Super. y Cuater. Infer., 1975, s. 67—72.
- Azzaroli A. On a Late Pleistocene Ass from Tuscany; with notes on the History of Asses. — Palaeontogr. Italica, 1979, vol. 71, p. 27—47.
- Azzaroli A. On Villafranchian Palaeartic Equids and their allies. — Palaeontographia Italica, 1982, vol. 72, p. 74—97.
- Churcher C. S., Richardson M. L. Equidae. In: Evolution of African mammals. Edit by V. J. Maglio and H. B. S. Cooke. London. Harvard Univ. Press, 1978, p. 379—422.
- Dalquest W. W. Phylogeny of American horses of Blancan and Pleistocene age. — Ann. Zool. Fennici, 1978, vol. 15, p. 191—199.
- Dalquest W. W. The little horses (genus Equus) of the pleistocene of North America. — Amer. Midland Natur., 1979, vol. 101, N 1, p. 241—244.
- Eisenmann V. Les chevaux (Equus sensu lato) fossiles et actuels: cranes et dents jugales superieures. Paris. Edit. du CNRS., 1980, 187 s.
- Eisenmann V. Etude des dents jugales inferieures des Equus (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. — Palaeovertebrata, Paris, 1981, vol. 10, Fasc. 3—4, 225 s.
- Kurten B., Anderson E. Pleistocene Mammals of North America. New York, Columbia Univ Press, 1980, p. 283—416.
- Lindsay E. H., Opdyke N. D., Johnson N. M. Pliocene dispersal of the horse Equus and late Cainozoic mammalian dispersal events — Nature, 1980, vol. 287, p. 135—138.
- Mooser O., Dalquest W. W. Pleistocene mammals from Aguascalientes, central Mexico. — J. Mammal, 1975, t. 56, vol. 4, p. 781—820.
- Musil R. Die Equiden aus dem Travertin von Ehrigsdorf — Palaontologische Abhandlungen, 1968, H. 23, s. 265—335.
- Quinn J. H. Miocene Equidae of the Texas Gulf Plain. — Univ. Texas Publ., 1955, N 5516, 102 p.
- Schultz J. R. Plesippus Francescana (Frick) from the Late Pliocene Coso Mountains, California, with a review of the genus Plesippus. — Carnegie Inst. of Wash. Publ., 1936, N 473, p. 287—312.
- Shikama T., Onuki Y. Equid Fossils from Iwate and Miyagi Prefectures. — Scien. Rep. of the Tohoku Univ. Sendai, Second Ser. (Geology), 1962, vol. 34, N 2, p. 187—197.

THE MAIN TRENDS OF EVOLUTION AND DISTRIBUTION OF HORSES OF THE EQUINAE SUBFAMILY

I. E. Kuzmina

SUMMARY

Members of the Equinae subfamily are known to have existed since the Pliocene. The *Dinohippus leidianus* is considered to have been the initial species. Subgenera of horses evolved some 3 m. y. ago. This seems to have been the time when they penetrated Eurasia and were dispersed up to Africa. A phylogenetic scheme of the family is drawn up with regard to the latest paleontological works of the American and European authors.

Г. Ф. Барышников, К. Герен *

ОСТАТКИ НОСОРОГА
DICERORHINUS ETRUSCUS BRACHYCEPHALUS
ИЗ АШЕЛЬСКОГО СЛОЯ ПЕЩЕРЫ КУДАРО 1 (БОЛЬШОЙ КАВКАЗ)

На Кавказе ископаемые остатки носорогов известны из ряда палеолитических стоянок Закавказья: Грузии (Кударо 1, Цона, Цуцхати, Сакажиа, Джручула, Сагварджиле, Цопи), Армении (Ереванская) и Азербайджана (Азых). Первоначально некоторые из них (со стоянок Цопи, Сарварджиле) были определены как *Coelodonta antiquitatis* Blum, но позднее все находки стали относить к роду *Dicerorhinus* (Векуа, 1978; Тушабрамишвили, Векуа, 1982).

На изученных нами памятниках палеолита Предкавказья (Ильская 1, Ильская 2, Баракаевская, Монашеская, Даховская) костей носорогов пока не найдено.

Из четвертичных костеносных местонахождений, не связанных с деятельностью древнего человека, на Северном Кавказе отмечены *Dicerorhinus etruscus* Falc. и *Coelodonta antiquitatis* (Верещагин, 1959, карта 77), в Грузии — *Dicerorhinus* cf. *etruscus* (Ахалкалаки; Векуа, 1962). Из асфальтовых песков Апшеронского полуострова (Бинагады) по серийному материалу описан особый вид *Dicerorhinus* («*Rhinoceros*») *binagadensis* (Джафаров, 1955, 1960).

Остатки носорога из пещерной многослойной стоянки Кударо 1 до недавнего времени были представлены малодиагностичными обломками эмали зубов и отдельными фалангами. Они определялись как *Dicerorhinus* sp. (Барышников, 1977; Верещагин, Барышников, 1980). В последние годы (1978—1984) в ходе археологических раскопок пещеры под руководством В. П. Любина был собран новый материал, позволяющий уточнить видовую принадлежность кударского носорога. Он оказался сходным с *D. etruscus brachycephalus* Schroeder, 1903** найденным в эоплейстоцене и раннем плейстоцене Европы (зоны 20—22 биостратиграфической схемы К. Герена (Guegin, 1982) и Передней Азии (Палестина) (рис. 1).

Описанию этого нового материала посвящена данная статья. При определении изолированных зубов и отдельных костей скелета использовалась методика, разработанная К. Гереном (Guegin, 1980) на плейстоценовых носорогах Западной Европы. Длина зуба и профиль складчатости эктолофа брались на высоте 2 см от нижнего края эмалевой коронки, ширина измерялась максимальная по низу коронки. Номенклатура элементов верхних коренных показана на рис. 2.

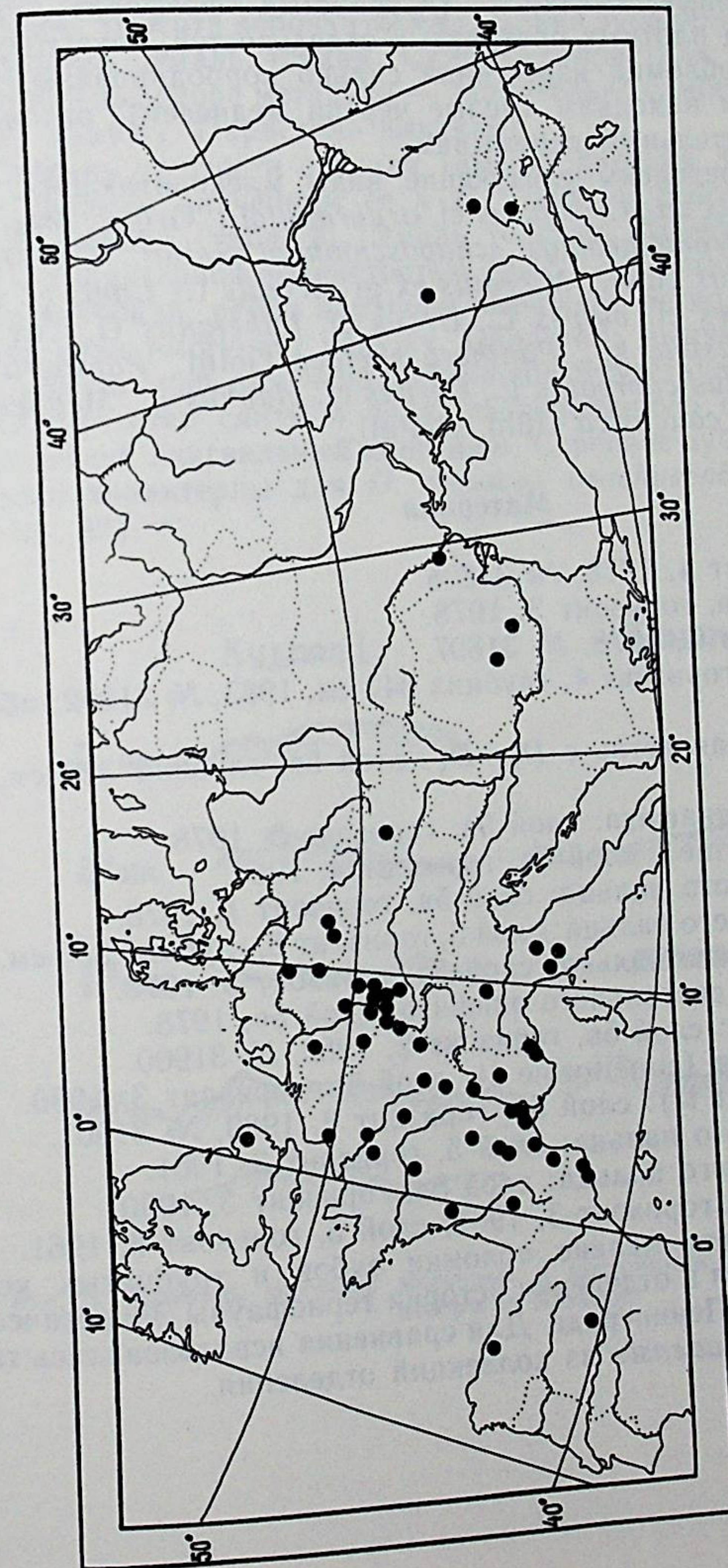


Рис. 1. Картограмма находок *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* в Европе и на Кавказе.

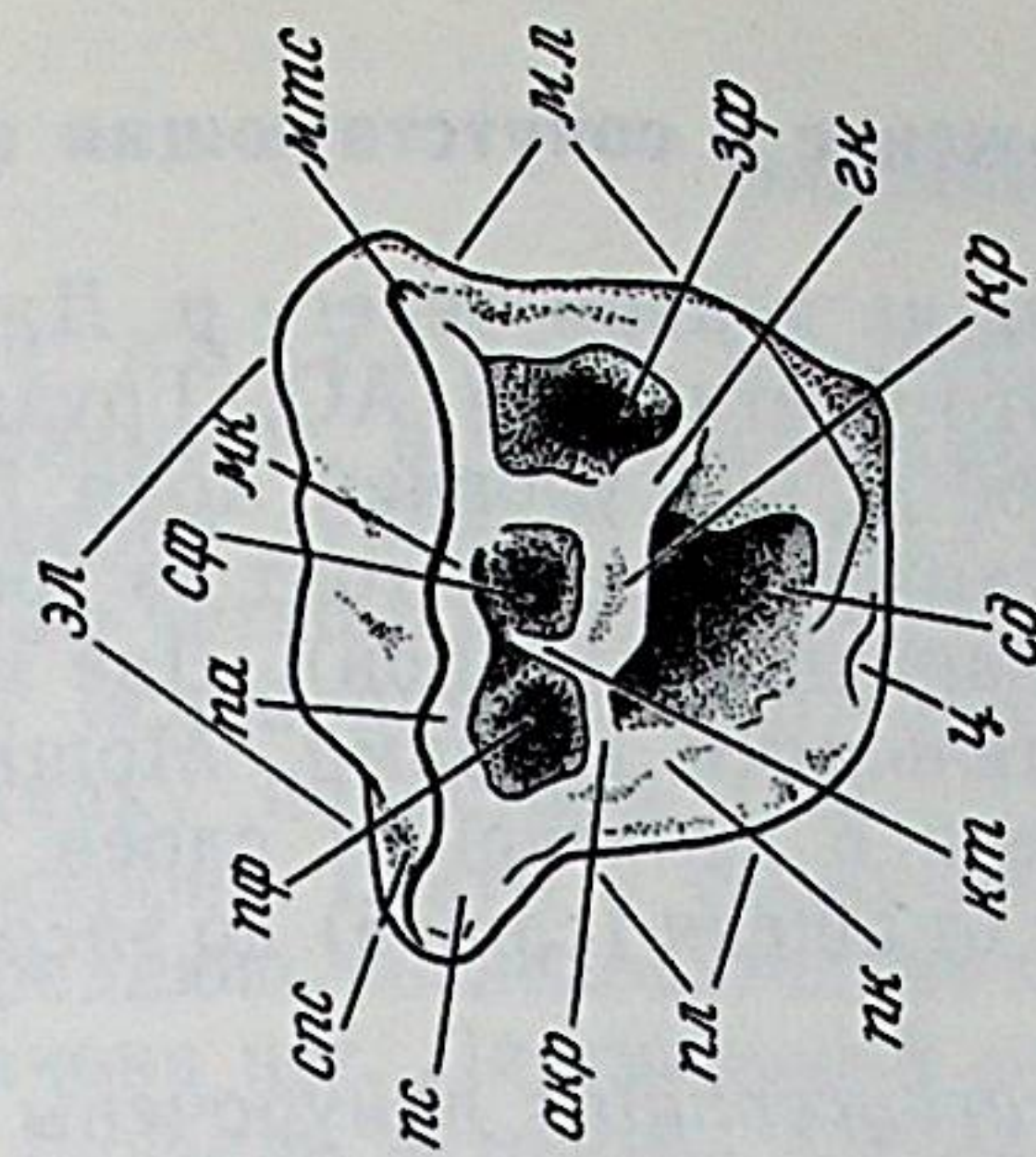


Рис. 2. Схема строения верхнего коренного зуба носорога.

ЭЛ — эктолоф, ЛС — парастиль, СС — складка парастилия, ПА — паракон, МК — метагон, МТС — метастиль, ПЛ — протолоф, ЛК — протокон, МЛ — металоф, ГК — гипокон, АКР — антерокроше, КТ — криста, КР — кроше, ЛФ — задняя фасетка, СФ — средняя фасетка, ЭФ — задняя фасетка, Ч — средняя долина, Ц — цингулюм.

* Отдел геологии Лионского университета, Вийёрбанн, Франция.
** К этой же форме принадлежат остатки носорога из ашельского слоя 6 пещеры Азых и мустьерских отложений Ереванской пещеры. Материалы для исследования любезно предоставлены нам С. К. Межлумян и Д. В. Гаджиевым.

Пещера Кударо 1 расположена на правом берегу р. Джоджори (бассейн Риони) у пос. Кваиси (Юго-Осетинская АО, Грузинская ССР). Высота над руслом реки около 260 м, над уровнем моря 1600 м.

Пещера имеет карстовое происхождение и состоит из трех узких галерей: восточной, южной и северо-западной (темной). Две первые открываются наружу двумя самостоятельными входами. Мощность рыхлых отложений достигает 4 м. Выделено 5 культурных слоев, отражающих 4 этапа заселения пещеры людьми: от ашеля (слой 5) до энеолита (слой 1) (Любин и др., 1978).

Находки костей *D. etruscus brachycephalus* приурочены к темной галерее, к нижней части ашельских напластований (слой 5в). Слой разделен на 6 литологических горизонтов, представляет собой желто-серый, плотный фосфатизованный суглинок (алевристый фосфорит). Местами суглинок имеет вид плотных ореховатых отдельностей, покрытых черной корочкой. Редкие обломки известняка сильно корродированы. Судя по палеонтологическим находкам (целые черепа медведей), отложения не подвергались значительным перемывам.

Из слоя 5в определены следующие виды млекопитающих: *Masaca cf. sylvana* L., *Hystrix* sp., *Cricetulus cf. argyropuloi* I. Grom., *Mesocricetus planicola* Argurg., *Prometheomys schaposchnikovi* Satun., *Clethrionomys sp.*, *Pitymys cf. majori* Thom., *Microtus ex gr. arvalis* L., *Canis cf. etruscus* F. Major s. l., *Vulpes cf. vulpes* L., *Ursus cf. thibetanus* G. Cuv., *Ursus deningeri* Reich., *Mustela* sp., *Panthera spelaea* Goldf., *Panthera pardus* L., *Felis* sp., *Capreolus capreolus* L., *Cervus cf. elaphus* L., *Megaceros* sp., *Bison* sp., *Capra cf. caucasica* Güld. et Pall.

Материал

D^2 : слой 5в, горизонт 4, 1978, № 31898.

D^3 , обломан: слой 5в, горизонт 3, 1978.

P^3 : слой 5в, горизонт 4, 1978, № 31897.

M^2 : целый, слой 5в, горизонт 4, глубина 347 см, 1983, № 31902; обломок, осыпь, 1980.

Левая нижнечелюстная ветвь с $D_2—D_4$: слой 5в, глубина 329 см, 1980, № 31899.

Плечевая, фрагмент диафиза: слой 5в, горизонт 3, 1978.

Гороховидная (pisiforme): слой 5в, горизонт 4, 1980.

Вторая фаланга второго пальца: слой 5в, горизонт 1, 1978.

Первая фаланга третьего пальца: слой 5, горизонт 8, глубина 335 см, 1961.

Третья фаланга третьего пальца: слой 5в, горизонт 3, 1978.

Бедренная, фрагмент дистального эпифиза: слой 5в, 1978.

Пяточная (calcaneus): слой 5в, горизонт 2, 1980, № 31900.

Первая предплюсневая (cuneiforme I): слой 5в, горизонт 3, 1980.

Вторая плюсневая ($Mt II$): слой 5в, горизонт 3, 1980, № 31901.

Вторая фаланга второго пальца: слой 5, горизонт 3, 1961.

Первая фаланга третьего пальца: слой 5в, горизонт 3, 1980.

Сезамовидная: слой 5, горизонт 3, 1961; слой 5, горизонт 8, 1961.

Кроме того, имеются мелкие обломки зубов и трубчатых костей. Весь материал хранится в отделении истории териофауны Зоологического института АН СССР в Ленинграде. Для сравнения использовались также материалы по *D. binagadensis* из коллекций отделения.

Описание

Верхние коренные. D^2 . Зуб среднестертый (высота коронки 24 мм). Его размеры, в частности длина, немного превосходит средние значения размеров зубов *D. etruscus brachycephalus* (табл. 1). Эмаль тонкая. Эктолоф четко волнистый: более сильно у паракона, слабее в задней части и у основания; можно также различить выступ мезостилиа и широкую складку парастилиа (рис. 3). Парастиль выпуклый. Кроше, криста и антикроше слиты у своих вершин и образуют две фасетки — переднюю и среднюю, последовательно закрытых (рис. 4, вклейка). Следов сужения паракона нет. Лингвальный цингулюм развит слабо. Эта характеристика и профиль эктолофа весьма обычны для *D. etruscus brachycephalus* (Guegin, 1980, p. 641).

D^3 . Зуб обломан, представлен лишь наружной стенкой. Степень стертости средняя (высота коронки 32 мм). Длина зуба обычна для *D. etruscus brachycephalus*. Эмаль тонкая. Складка парастилиа и ребро паракона резко выражены, ребро метакона — значительно слабее; мезостиль слегка выступает наружу. Парастиль выпуклый.

P^3 . Степень стертости средняя (высота коронки 36 мм). Длина зуба близка к средним значениям ее у *D. etruscus brachycephalus*, ширина несколько больше (табл. 2). Эмаль толстая. Профиль эктолофа почти прямой, с характерной волнистостью (рис. 3). Складка парастилиа узкая, довольно глубокая; ребро паракона выражено четко, метакона — слабо; мезостиль едва выступает наружу. Парастиль выпуклый. Кроше развит хорошо, криста лишь намечена, антикроше отсутствует (рис. 4). Передняя и средняя фасетки слиты в одну, изолированную от средней долилки. Имеется четкий лингвальный цингулюм. Строение зуба и профиль наружной стенки характерны для *D. etruscus brachycephalus* (Guegin, 1980, p. 646, fig. 87).

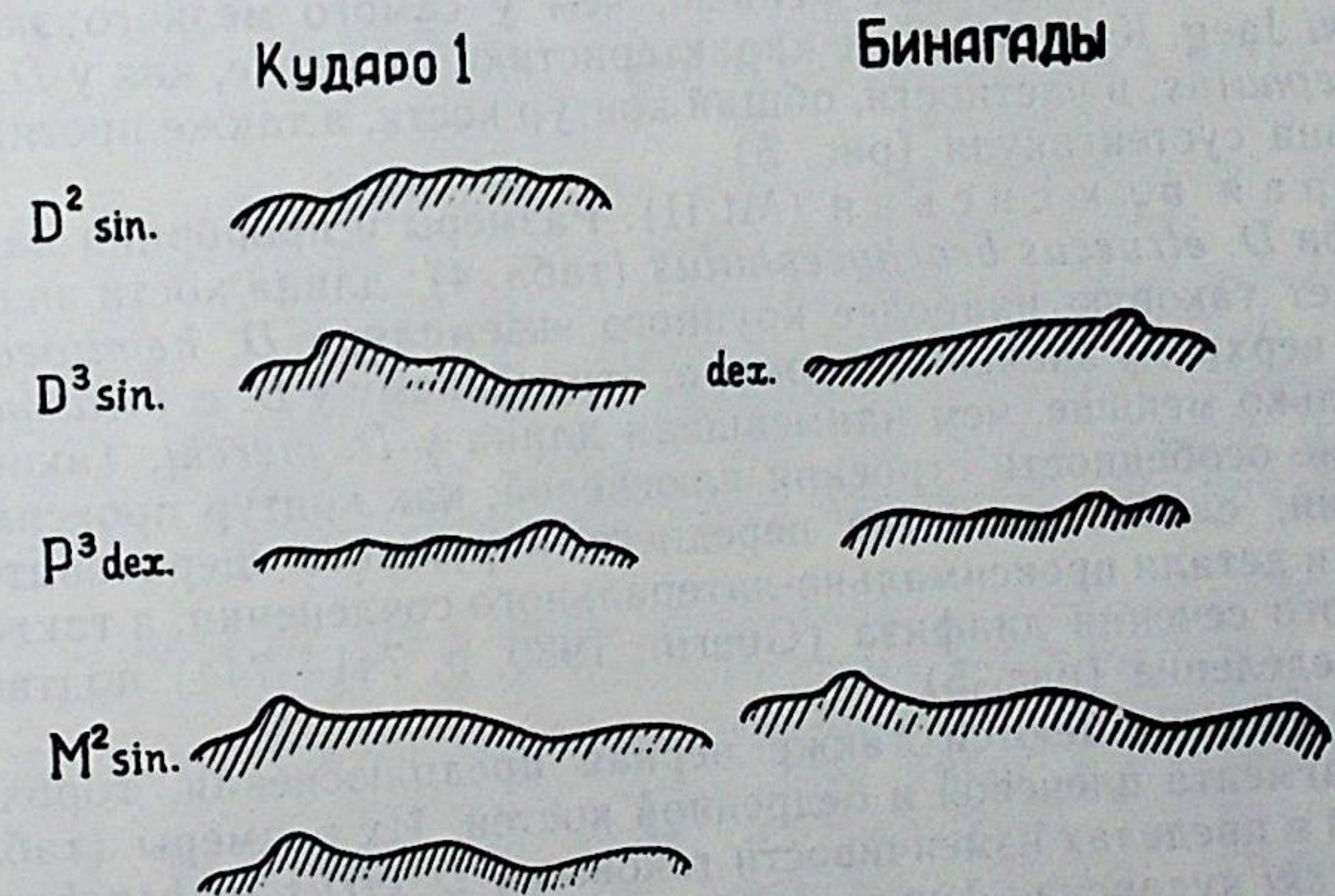


Рис. 3. Профиль эктолофа молочных и постоянных зубов плейстоценовых носорогов Кавказа.

*M*². Зуб среднестертый (высота коронки 42 мм). Его размеры сходны с таковыми *D. etruscus brachycephalus* (табл. 2). Эмаль толстая. Профиль эктофа с характерной широкой волнистостью (рис. 3). Парастиль относительно небольшой, слабо выпуклый. Складка парастили узкая, глубокая; ребро паракона очень мощное, ребро метакона едва намечено. Между ребром метакона и метастилем имеется широкая и глубокая складка, вследствие чего метастиль сильно выступает наружу. Кроше длинный, довольно узкий, не достигает протоконуля. Криста не выражена, антикромше отсутствует (рис. 4). Передняя и средняя фасетки слиты в одну, сообщающуюся со средней долинкой. Лингвальный цингулюм слабый. Все отмеченные признаки свойственны *D. etruscus brachycephalus* (Guerin, 1980, p. 643).

Нижняя челюсть. Имеется ювенильная левая нижнечелюстная ветвь с *D*₂, *D*₃, *D*₄ (рис. 5, вклейка). Альвеолярная длина *D*₁—*D*₄ 136 мм (у *D. binagadensis* — 126; Джафаров, 1960, табл. 9). Коронарная длина *D*₂—*D*₄ 117.2, *D*₃—*D*₄ — 82.5 мм. Ширина ветви за *D*₃ 35.6, высота на том же уровне снаружи 51 мм.

*D*₂ и *D*₃ слабо стертые, *D*₄ только начал стираться. *M*₁ еще не прорезался. Длина *D*₂ несколько больше средней длины *D. etruscus brachycephalus* при относительно малой ширине. Размеры *D*₃ и *D*₄ меньше средних (табл. 1). Из особенностей строения следует отметить замкнутость задней долилки *D*₂ (рис. 6, вклейка). Задние долилки на *D*₃ и *D*₄ открыты и имеют форму достаточно широкой латинской буквы V. Парастилид *D*₃ развит очень хорошо. Лабиальный и лингвальный цингулид не выражены.

Пяточная кость. Табл. 3 и диаграмма Симпсона (рис. 7) показывают, что размеры и относительные пропорции пяточной из Кударо соответствуют таковым *D. etruscus brachycephalus* крупного размера: наибольшая длина и передне-задний диаметр на уровне клювовидного отростка очень близки к максимальным, наблюдаемым на серии костей (n=24—28) из Западной Европы. Передне-задняя длина пяточного бугра, наоборот, близка к среднему размеру подвида. Табл. 3 показывает границы изменчивости шести основных промеров: пяточная кость из Кударо во многих случаях меньше, чем у самого мелкого экземпляра *D. mercki* Jaeg. Качественные характеристики такие же, как у *D. etruscus brachycephalus*; в частности, общий контур кости, а также протяженность и кривизна sustentacula (рис. 5).

Вторая плюсневая (Mt II). Размеры и пропорции как у большой особи *D. etruscus brachycephalus* (табл. 4): длина кости значительно превышает таковую наиболее крупного экземпляра *D. hemitoechus*, она близка к верхнему значению промера, отмеченному у *D. e. brachycephalus*, но несколько меньше, чем наименьшая длина у *D. mercki*. Такие морфологические особенности строения плюсневой, как контур проксимального сочленения, слабое развитие переднего наружного шероховатого возвышения и детали проксимально-латерального сочленения, а также форма поперечного сечения диафиза (Guerin, 1980, p. 741—744) подтверждает наше определение (рис. 5).

В коллекции имеются также первая предплюсневая, гороховидная и два фрагмента плечевой и бедренной костей. Их размеры (табл. 5—7) находятся в пределах изменчивости таковых у *D. etruscus brachycephalus*. От *D. mercki* кударская форма отличается в среднем меньшей величиной, от *D. hemitoechus* и *D. binagadensis* — более крупной. Следует заметить, что по размерам и пропорциям зубов и костей скелета оба последних вида вообще сходны. Их систематическая близость и даже тождество уже отмечались ранее (Guerin, 1980, p. 1016).

Фаланги передних и задних конечностей у плейстоценовых и современных носорогов трудно различимы. Учитывая присутствие в слое 5в остатков исключительно *D. etruscus brachycephalus*, мы отнесли найденные фаланги к этому виду. Их размеры и пропорции оказались существенно иными, чем у *D. binagadensis* (табл. 8).

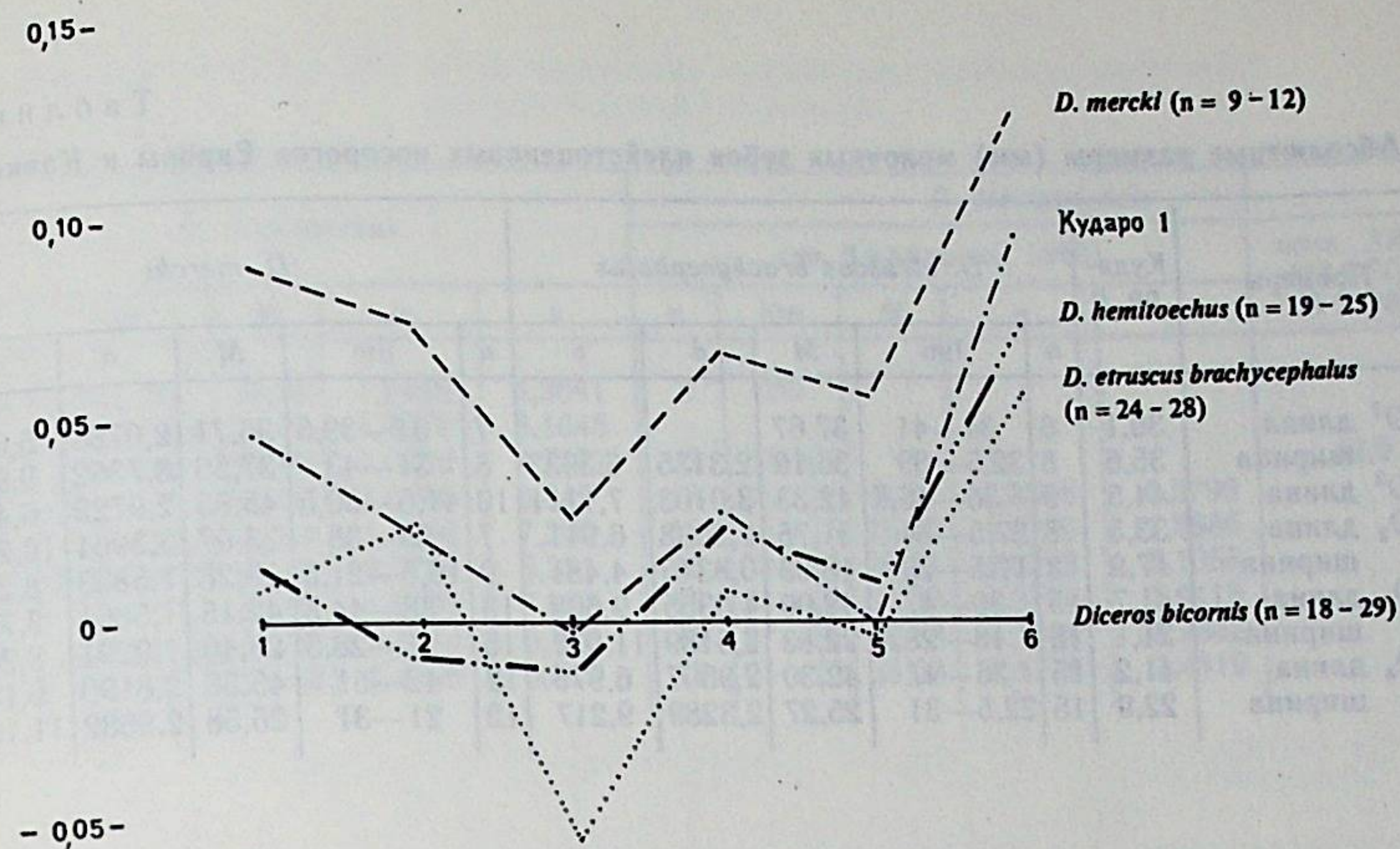


Рис. 7. Диаграмма соотношения размеров пяточных костей у носорога из пещеры Кударо 1 и трех видов рода *Dicerorhinus* из плейстоцена Западной Европы. Различия выражены в десятичных логарифмах. Прямая — современный *Diceros bicornis*. Промеры даны по порядку, указанному в табл. 3.

Заключение

Изученные костные остатки носорога из пещеры Кударо 1 принадлежат *D. etruscus brachycephalus*. Все они происходят из слоя 5в и связаны с каменными изделиями ашельской индустрии. Геологический возраст слоя дискуссионен. Высказаны предложения о датировке его второй половиной раннего плейстоцена (Любин, Колбутов, 1961), средним (рисс) (Барышников, 1977) и поздним плейстоценом (рисс-вюрм) (Любин и др., 1978; Любин, 1980; Верещагин, Барышников, 1980).

В Западной Европе *D. etruscus brachycephalus* исчез в верхней части зоны 22 по схеме К. Герена (Guerin, 1982), что соответствует эпизоду грессо-модо (grosso-modo) минделя. Фауна слоя 5в в Кударо, включающая новые определения крупных млекопитающих (*Canis* cf. *etruscus*, *Ursus deningeri* и др.), может быть сопоставлена с поздней тираспольской фауной Русской равнины или с поздней галерийской фауной (Galegian fauna) южной Европы, которые датируются ранним плейстоценом (средним по западноевропейским схемам). Это как будто говорит о древнем (миндельском) возрасте базальной части ашельских отложений пещеры Кударо 1.

Однако возможно, что в эпохи оледенений Закавказье служило своеобразным рефугиумом, где в благоприятных климатических условиях долго сохранялись реликтовые виды. Так, крупные пищухи рода *Prococtona*, мелкие дикобразы *Hystrix vinogradovi* Argur. и носорог *D. mercki* дожили здесь до мустьерской эпохи (стоянки Азых, Кударо 3, Таглар, Цопи), а пещерные медведи — до древнего голоцена (Воронцовская, Талынг—Легет), поэтому кударская фауна ашельского времени может иметь и более молодой возраст. Нет ничего невероятного в предположении о том, что *D. etruscus brachycephalus* сохранялся на Кавказе позднее, чем в Европе, до позднего плейстоцена (Guerin et al., 1983)*. Этому могло способствовать разнообразие ландшафтов с преобладанием светлых разреженных лесов и кустарниковых зарослей при относительно влажном и теплом климате западной части Грузии.

* Подтверждением этому служит находка *D. etruscus brachycephalus* в мустье Ереванской пещеры.

Таблица 1
Абсолютные размеры (мм) молочных зубов плейстоценовых носорогов Европы и Кавказа

Промеры	Кударо I	<i>D. etruscus brachycephalus</i>					<i>D. mercki</i>				
		n	lim	M	σ	v	n	lim	M	σ	v
D^2 длина	39,1	6	34—41	37,67			7	34—39,5	36,71	2,0788	5,6621
ширина	35,6	8	32,5—39	36,19	2,3135	6,3933	8	31—43	37,56	3,7362	9,9468
D^3 длина	44,5	9	36—46,5	42,33	3,0103	7,1111	10	41,5—50,5	45,85	2,9725	6,4832
D_2 длина	33,5	8	27,5—34	31,75	2,2038	6,941	7	28—38	33,07	3,3964	10,270
ширина	17,9	8	17,5—20	18,63	0,8345	4,481	9	16,5—21,5	19,28	1,5833	8,213
D_3 длина	41,7	15	30—47	42,00	4,0355	9,608	13	38—44,5	42,15	1,5861	3,763
ширина	21,1	15	18—28,5	22,83	2,5189	11,032	15	21—28,5	23,40	1,9291	8,244
D_4 длина	41,2	15	36—47	42,30	2,9507	6,976	12	42—51	45,58	2,8190	6,184
ширина	22,9	15	22,5—31	25,27	2,3289	9,217	12	21—31	26,58	2,9682	11,166

Таблица 2

Абсолютные размеры (мм) постоянных зубов плейстоценовых носорогов Европы и Кавказа

Промеры	Кударо I	<i>D. etruscus brachycephalus</i>					<i>D. mercki</i>				
		n	lim	M	σ	v	n	lim	M	σ	v
P^3 длина	42,8	19	38—47,5	42,58	2,8928	6,7940	8	43—51	46,63	3,0325	6,5041
ширина	53,9	23	45—58	51,35	3,5337	6,8819	13	50—62	57,23	3,2378	5,6576
M^2 длина	52,1, 55,1	31	49,5—62	55,11	3,1350	5,6884	25	53—71	64,92	4,3148	6,6464
ширина	59,8	41	52—63	58,51	2,6657	4,5588	31	62—78,5	68,71	3,4272	4,9880

Таблица 3

Абсолютные размеры (мм) пяточных костей (calcaneus) плейстоценовых носорогов Европы и Кавказа

Промеры	Кударо I	<i>D. etruscus brachycephalus</i>					<i>D. mercki</i>				
		n	lim	M	σ	v	n	lim	M	σ	
Наибольшая длина	130	27	110—131	118,76	5,8808	4,9518	11	131,5—152,5	143,55	7,0867	
Передне-задняя длина вершины	67,5	24	55,5—77	67,92	4,9247	7,2512	10	69—86,5	76,30	5,3291	
Наибольшая передне-задняя длина	68	25	54—68	60,36	3,6444	6,0377	12	65—79	72,67	4,0245	
Наибольшая ширина	76	26	64—80	72,83	4,4247	6,0757	9	72—94	83,28	6,8241	
Ширина вершины	49	28	43—58	48,59	3,8322	7,8870	11	51—61	56,00	3,2863	
Ширина заднего края по середине	42	27	32,5—44	38,15	3,4774	9,1156	12	40—51	45,13	4,0120	

<i>D. hemitoechus</i>					<i>D. binagadensis</i>					колл. ЗИН АН СССР № 22392
					(по Джафарову, 1960)					
n	lim	M	σ	v	n	lim	M	σ	v	
16	33—38	35,38	1,5438	4,3641	1	26				42,9
22	30—38,5	34,41	1,7770	5,1645						
22	39—48	42,89	2,0232	4,7177	2	33,39				
12	28,5—35	30,50	2,0889	6,849	13	25—31	28,69	1,8878	6,5799	
14	15—18,5	16,64	1,1998	7,209	13	13—19	16,23	1,8776	11,5686	
17	37,5—45,5	40,76	2,1731	5,331	13	38—45	39,61	2,0223	5,1055	
21	20—23,5	21,90	1,0795	4,928	13	21—26	23,30	1,3774	5,9115	
18	37—50,5	43,75	2,7719	6,336	13	37—52	42,38	4,3500	10,2642	
21	22—27,5	24,40	1,4196	5,817	13	21—28	25,23	1,8776	7,4419	

<i>D. hemitoechus</i>					<i>D. binagadensis</i>			колл. ЗИН АН СССР № 31803
					(по Джафарову, 1960)			
n	lim	M	σ	v	n	lim	M	
42	34—49	41,80	2,8882	6,9101	4	32—41	35,75	41,3
63	43—57	48,20	2,6404	5,4783				53,4
28	54,5—66,5	59,86	3,6358	6,0742	6	39—63	51,17	62,0
29	56—70	61,97	3,6496	5,8898				65,7

<i>D. hemitoechus</i>					<i>D. binagadensis</i> (по Джафарову, 1960)				
v	n	lim	M	σ	n	lim	M	σ	v
4,9369	20	104—139	120,43	8,4903	7	114—122	119,14	2,9680	2,4873
6,9844	18	54—74	62,83	4,9793	7	55—68	63,00	4,6188	7,3174
5,5383	27	56—75	66,54	4,9573	7	63—68	65,57	1,8126	2,7692
8,1944	25	66—85	75,18	4,7977	7	73—84	78,57	3,9520	5,0318
5,8684	19	42—60	50,16	4,4785	7	47—63	53,28	5,7940	10,8834
8,8909	22	36—46,5	39,82	3,1905	7	33—38	35,71	1,7994	4,7619

Таблица 4
 Абсолютные размеры (мм) вторых плюсневых костей (Mt II) плейстоценовых носорогов Европы и Кавказа

Промеры	Куда-ро I	<i>D. etruscus brachycephalus</i>					<i>D. mercki</i>			
		n	lim	M	σ	v	n	lim	M	σ
Наибольшая длина	170	12	151—171	160,21	5,4333	3,3914	7	173,5—195	180,71	7,1054
Ширина проксимального эпифиза	28	13	26—32	28,27	1,8440	6,5232	9	31—39	34,78	2,7284
Передне-задняя длина проксимального эпифиза	47	13	38—46	41,46	2,3225	5,6016	9	44—51	47,11	2,4720
Ширина диафиза	29	13	23—32,5	27,15	2,3925	8,8111	7	26,5—33,5	29,14	2,2860
Передне-задняя длина диафиза	27	13	20—28	23,85	2,5931	10,874	7	27,5—33,5	29,86	1,8419
Наибольшая ширина дистального эпифиза	40	10	33,5—41,5	37,20	2,4404	6,5602	6	38—44	41,00	
Ширина дистальной суставной поверхности	37	10	28,5—35	31,15	2,0956	6,7275	5	34—39,5	36,90	
Передне-задняя длина дистального эпифиза	42	10	35,5—41,5	37,75	2,0849	5,5231	7	41—48,5	43,21	2,5307

v	n	<i>D. hemitoechus</i>			<i>D. binagadensis</i> (по Джафарову, 1960)			
		lim	M	σ	v	n	lim	M
3,9318	16	137—158	148,78	5,2851	3,5522	3	148—156	150,66
7,8453	17	28—34,5	31,00	1,9202	6,1944	3	23—27	24,66
5,2473	16	38,5—45	42,00	2,2060	5,2525	3	42—46	43,66
7,8444	16	25,6—33	29,63	1,9706	6,6518	3	20—22	21,00
6,1692	16	22—29	24,47	2,3556	9,6270	3	19—20	19,33
	16	33—41	37,00	2,0896	5,6477	3	36—38	37,00
	16	29,5—39	34,25	2,5232	7,3670	3	32—34	33,33
5,8563	15	34—40,5	37,57	2,0342	5,4149	3	35—37	36,00

Таблица 5
 Абсолютные размеры (мм) трубчатых костей плейстоценовых носорогов Европы и Кавказа

Промеры	Куда-ро I	<i>D. etruscus brachycephalus</i>					<i>D. mercki</i>			
		n	lim	M	σ	v	n	lim	M	σ
Плечевая (humerus)										
Наименьшая ширина диафиза	55,7	21	50—70	59,93	5,2160	8,7037	16	64,5—81	71,34	4,8156
Переднезадний диаметр диафиза	63,2	21	55—77	64,26	5,8065	9,0356	17	71—92	79,82	5,2972
Бедренная (femur)										
Ширина нижнего эпифиза	137,6	17	116—140,5	126,32	7,1040	5,6236	8	138—176	153,25	13,6982

v	n	<i>D. hemitoechus</i>			<i>D. binagadensis</i> (по Джафарову, 1960)			колл. ЗИН АН СССР № 24402—12	
		lim	M	σ	v	n	lim		M
6,7499	17	58—79	68,44	6,5571	9,5807	5	63—69	65,00	66,2
6,6361	16	64—83	74,50	5,5617	7,4654				73,0
8,9385	18	124—149	135,50	7,1496	5,2765	5	128—140	130,20	

Таблица 7
 Абсолютные размеры (мм) гороховидной кости (pisiforme) плейстоценовых носорогов Европы и Кавказа

Промеры	Куда-ро I	<i>D. etruscus brachycephalus</i>					<i>D. mercki</i>			
		n	lim	M	σ	v	n	lim	M	σ
Длина	67,3	7	46—68,5	60,71	7,5820	12,4881	6	62,5—68	65,42	2,0351
Ширина	28,7	7	22—29	26,43	2,4226	9,1666	6	27,5—31	29,67	1,3662
Высота	37,4	7	35—46	39,79	3,7400	9,4005	6	39—54	46,50	6,3796

v	n	<i>D. hemitoechus</i>			<i>D. binagadensis</i> (по Джафарову, 1960)			
		lim	M	σ	v	n	lim	M
3,1109	4	59—66	62,88	8	57—69	64,25	4,3996	6,2194
4,6053	4	23—28	26,00	8	26—39	32,25	5,1754	6,0477
13,7196	4	36—42	39,88	8	33—43	38,50	2,8784	7,4766

Таблица 6
 Абсолютные размеры (мм) первой предплюсневой (синеформе I) плейстоценовых носорогов Европы и Кавказа

Промеры	Кударо I	<i>D. etruscus brachycephalus</i>					<i>D. mercki</i>		<i>D. hemitoechus</i>			<i>D. binagadensis</i> (по Джафарову, 1960)
		n	lim	M	σ	ν	n	lim	n	lim	M	
Наибольшая длина	66,1	8	57—68,5	62,88	4,8088	7,6482	1	66	3	61—72	68,00	77
Ширина	31,6	8	26—33,5	30,44	3,0523	10,0283	1	37,5	2	32,5, 38		
Переднезадняя длина	19,8	8	16—23,5	21,00	2,2834	10,8737	1	27	1	21		

Таблица 8
 Абсолютные размеры (мм) фаланг (phalanx) плейстоценовых носорогов Кавказа

Кости	Промеры	Кударо I	<i>D. binagadensis</i> (по Джафарову, 1960)
Передняя конечность	Вторая фаланга второго пальца	Наибольшая длина	35,7
		ширина	37,4
	Первая фаланга третьего пальца	длина	49,6
		ширина	55,5
	Третья фаланга третьего пальца	длина	44,3
Задняя конечность	Вторая фаланга второго пальца	Наибольшая длина	32,7
		ширина	34,5
	Первая фаланга третьего пальца	длина	57,3
		ширина	48,0

ЛИТЕРАТУРА

- Барышников Г. Ф. Природная обстановка и фауна млекопитающих Центрального Кавказа в позднем антропогене. — Изв. Всес. геогр. о-ва, 1977, № 3, с. 246—254.
- Векуа А. К. Ахалкалакская нижнеплейстоценовая фауна млекопитающих. Тбилиси, изд-во АН ГрузССР, 1962. 207с. + 19 табл. (на груз. яз.)
- Векуа А. К. Ископаемые позвоночные Цуцхватских пещер. — В кн.: Изучение пещер Колхиды. Тбилиси, Мецниереба, 1980, с. 75—87.
- Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.—Л. изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Верещагин Н. К., Барышников Г. Ф. Остатки млекопитающих в восточной галерее пещеры Кударо I. — В кн.: Кударские пещерные палеолитические стоянки в Юго-Осетии. М., Наука, 1980, с. 51—62.
- Джафаров Р. Д. Новый представитель четвертичных носорогов (*Rhinoceros binagadensis species nova*) из бинагадинской фауны — Тр. Естеств.-ист. музея АН АзербССР, 1955, вып. 10, с. 65—88.
- Джафаров Р. Д. Бинагадинский носорог — Тр. Естеств.-ист. музея АН АзербССР, 1960, вып. 12, 100 с. + 48 рис.
- Любин В. П. Некоторые итоги изучения литолого-стратиграфических и биостратиграфических показателей кударских пещер. — В кн.: Кударские пещерные палеолитические стоянки в Юго-Осетии. М., Наука, 1980, с. 153—166.
- Любин В. П., Колбутов А. Д. Древнейшее поселение человека на территории СССР и палеогеография Кавказа. — Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1961, № 26, с. 74—88.
- Любин В. П., Ренгартен Н. В., Черняховский А. Г., Барышников Г. Ф., Левковская Г. М. Пещера Кударо I. — В кн.: Ахреология и палеогеография раннего палеолита Крыма и Кавказа. М., Наука, 1978, с. 25—40.
- Тушабрамишвили Д. М., Векуа А. К. Палеолит в Грузии. — В кн.: Четвертичная система Грузии. Тбилиси, Мецниереба, 1982, с. 178—197.

- Guerin C. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. — Docum. Lab. Géol. Lyon, 1980, no 79, 3 fasc., 1185 p., 115 fig., 161 tabl., 21 pl.
- Guerin C. Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. — Géobios, Lyon, 1982, no 15, fasc. 4, p. 593—598.
- Guerin C., Mourer-Chauvire C., Ballezio R., Faure M. & Debard E. Biostratigraphie comparée des faunes de grands mammifères et d'oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale et en URSS d'Europe. — Bul. Assoc. fr. ét. quat., Paris, 1983, 2/3, no 14—15, p. 133—144.

REMAINS OF RHINOCEROS *DICERORHINUS ETRUSCUS BRACHYCEPHALUS* FROM THE ACHEULEAN LAYER OF THE CAVE KUDARO I GREATER CAUCASUS

G. F. Baryshnikov, C. Guerin

SUMMARY

Remains of rhinoceros are described in detail (milk teeth and molars, limb bones) from basal part of the Acheulean deposits of the cave Kudaro I. They are referred to the late form of the *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* that lived during the early Pleistocene and disappeared from Europe in Mindel. It may have inhabited the Caucasus also later. A comparison with *D. binagadensis* has shown the latter to be close to the European *D. hemitoechus*.

А. К. Маркова

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗУБОВ ПОЛЕВОК РОДОВ
MICROTUS, ARVICOLA, LAGURUS И EOLAGURUS
(RODENTIA, CRICETIDAE)
ИЗ МИКУЛИНСКИХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ РУССКОЙ РАВНИНЫ

В последние годы на территории Русской равнины было обнаружено несколько местонахождений мелких млекопитающих, относящихся по геологическим данным к микулинскому (рисс-вюрмскому) межледниковью. Эти местонахождения сконцентрированы, главным образом, в центре Русской равнины (рис. 1). Они приурочены как к аллювиальным толщам (местонахождения Чернянка *, Малютино, Шкурлат **), так и непосредственно связаны с уровнем мезинского погребенного почвенного комплекса (местонахождение Гадяч), отвечающего микулинскому межледниковью. Все описанные в статье костные остатки грызунов хранятся в коллекции Института географии АН СССР.

Ядро изученных фаун составляют представители современных видов мелких млекопитающих (табл. 1). Однако во многих случаях при изучении морфологии зубов млекопитающих, в частности, полевок родов *Microtus* и *Arvicola* и пеструшек родов *Lagurus* и *Eolagurus* выявляются их определенные особенности, являющиеся характерными именно для данного геологического этапа — первой половины позднего плейстоцена. Анализ этих черт представляет интерес как с точки зрения эволюции указанных родов на протяжении плейстоцена, так и в целях стратиграфии.

Остановимся на рассмотрении характерных черт микулинских *Microtus*, *Arvicola*, *Lagurus* и *Eolagurus*.

ОТРЯД RODENTIA BOWDICH, 1821

СЕМЕЙСТВО CRICETIDAE MURRAY, 1866

ТРИБА LAGURINI KRETZOI, 1955

Род *Lagurus* Gloger, 1862 — степные пеструшки*Lagurus aff. lagurus* Pallas, 1773 — степная пеструшка

(рис. 2—5)

М а т е р и а л. 113 зубов из местонахождения Шкурлат (29 M^1 , 13 M^2 , 13 M^3 , 37 M_1 , 10 M_2 , 11 M_3 , 8 нижних челюстей без зубов).

10 зубов из местонахождения Гадяч (3 M_1 , 3 M_2 , 1 M_3 , 1 M^2 , 2 M^3).

23 зуба из местонахождения Малютино (18 M_1 , 2 M_2 , 3 M_3).

2 зуба из местонахождения Чернянка (обр. 180) — 1 M_1 , 1 M^3 .

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. Все дентиновые поля M_1 почти полностью разобщены, включая треугольники в основании параконида. Эмаль сильно дифференцирована: на передних сторонах выступающих призм нижних коренных зубов она значительно толще, чем на задних частях призм. Размеры M_1 и M^3 несколько крупнее, чем у пеструшек из раннеплейстоценовых местонахождений Гуньки и Чигирин, относящихся к лихвинскому межледниковью, но мельче, чем из среднеплейстоценового местонахождения Прилуки (Маркова, 1982). По размерам микулинские пеструшки близки к валдайским и современным пеструшкам (табл. 2—4).

* Материал передан Г. В. Холмовым.

** Материал передан Л. И. Алексеевой.

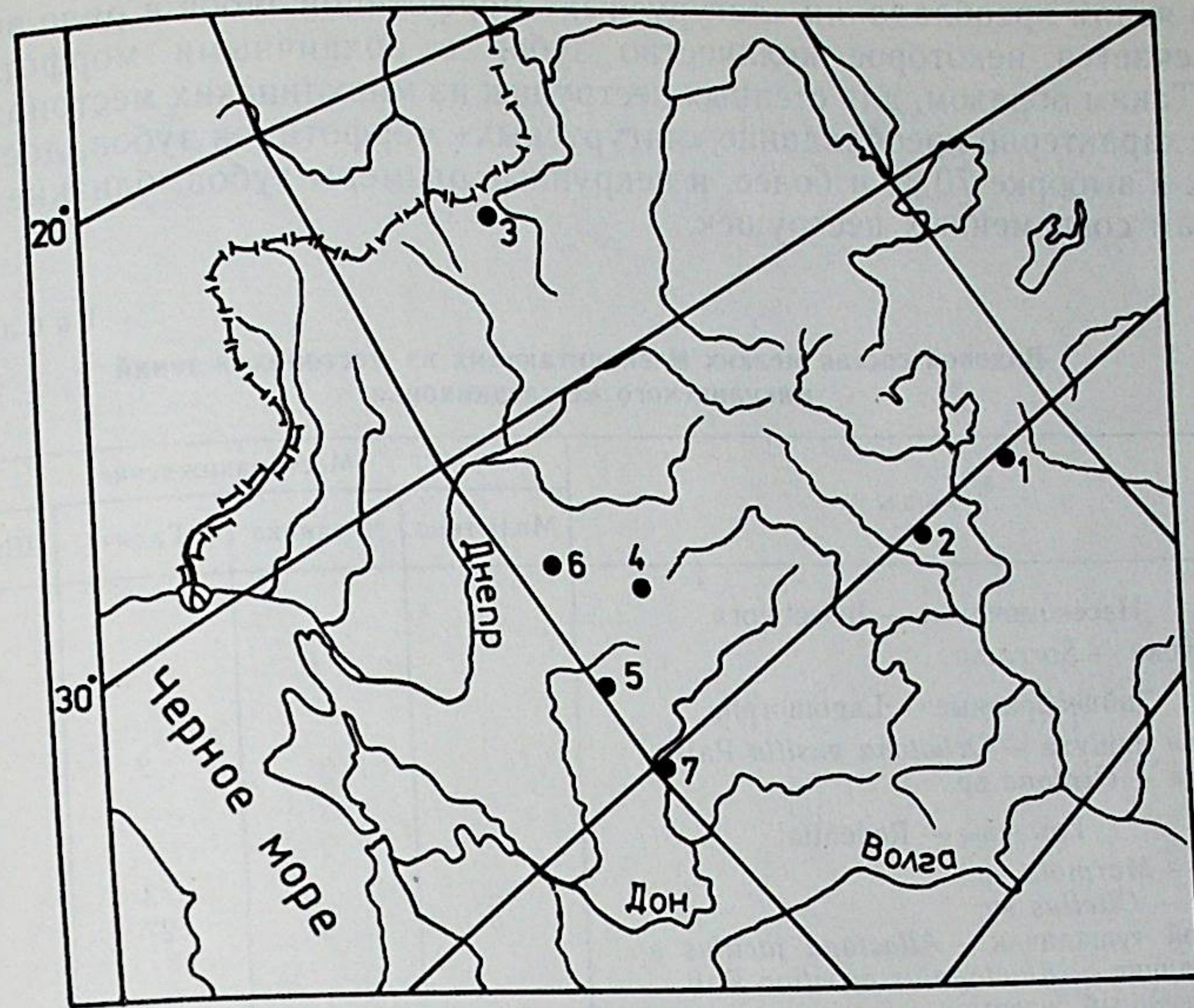


Рис. 1. Микулинские местонахождения микротериофауны.

1 — Черемошник, 2 — Уловка, 3 — Тимошквичи, 4 — Малютино, 5 — Чернянка, 6 — Гадяч, 7 — Шкурлат.

Строение параконида M_1 и задней петли M^3 вариабельно. Большинство экземпляров имеют параконид M_1 в виде ассиметричного трилистника, с хорошо отчлененной передней непарной петлей (таким строением обладают 24 M_1 из местонахождения Шкурлат, 7 M_1 из местонахождения Малютино, 1 M_1 из местонахождения Чернянка). Второй морфотип характеризуется передней петлей параконида M_1 с параллельными стенками и также характерен для вида *Lagurus lagurus*. Эти два морфотипа являются основными для степных пеструшек из микулинских местонахождений (табл. 5). Два другие морфотипа M_1 и M^3 характерны для вида *L. transiens*. Для них типична расширяющаяся к основанию довольно короткая передняя непарная петля M_1 и задняя петля M^3 и заметно вытянутые передние непарные петли, также расширяющиеся к основанию. Зубы этих морфотипов встречаются в микулинских местонахождениях в небольшом количестве и явно представляют собой «архаичные» морфотипы (по Малеевой, 1976).

Во всех микулинских местонахождениях, кроме местонахождения Гадяч, где выборка очень мала, их количество составляет менее 30%. Нужно отметить, что по данным А. Г. Малеевой (1976) в современных популяциях степных пеструшек архаичные морфотипы в некоторых случаях отсутствуют, в большинстве же случаев отмечены и достигают 24%.

Если рассмотреть изменение соотношений «транзиесных» и «лагурусных» морфотипов во времени, то можно отметить следующие закономерности: в местонахождениях с сингильскими фаунами заметно превалируют «транзиесные» морфотипы зубов степных пеструшек; в хазарских фаунах несколько преобладают «лагурусные» морфотипы. В местонахождениях микулинского возраста «лагурусные» морфотипы становятся доминирующими, хотя отмечается некоторое количество архаичных «транзиесных». Во второй половине верхнего плейстоцена этот процесс продолжается: происходит дальнейшее увеличение количества зубов «лагурусного» обр. На современном материале мы также наблюдаем неоднородность морфологических черт зубов степных пеструшек в популяциях —

при явном преобладании «лагурусных» морфотипов зубов в ряде выборок отмечается некоторое количество зубов с архаичными морфотипами. Таким образом, для степных пеструшек из микулинских местонахождений характерно преобладание «лагурусных» морфотипов зубов, достигающих в выборке 70 % и более, и некрупные размеры зубов, близкие к размерам современных пеструшек.

Таблица 1
Видовой состав мелких млекопитающих из местонахождений микулинского межледниковья

Виды	Местонахождение			
	Малютино	Чернянка	Гадяч	Шкурлат
Насекомоядные — Insectivora				
Бурозубка — <i>Sorex</i> sp.		1		
Зайцеобразные — Lagomorpha				
Степная пищуха — <i>Ochotona pusilla</i> Pall.			2	
Пищуха — <i>Ocotona</i> sp.				3
Грызуны — Rodentia				
Сурок — <i>Marmota</i> sp.			3	
Суслик — <i>Citellus</i> sp.	5	4	27	9
Большой тушканчик — <i>Allactaga jaculus</i> sp.				1
Тарбаганчик — <i>Alactagalus acotion</i> Pall.				1
Обыкновенный слепыш — <i>Spalax microphtalmus</i> Guld.				1
Серый хомячок — <i>Cricetulus migratorius</i> Pall.			1	
Обыкновенный хомяк — <i>Cricetus cricetus</i> L.		2		
Желтогорлая мышь — <i>Apodemus (Silvimus) flavicollis</i> Melc.		1		
Обыкновенная слепушенка — <i>Ellobius talpinus</i> Pall.	1			
Рыжая полевка — <i>Clethrionomys glareolus</i> Schreb.		2		
Желтая пеструшка — <i>Eolagurus aff. luteus</i> Eversmann	6	5		81
Степная пеструшка — <i>Lagurus aff. lagurus</i> Pall.	14		12	126
Водяная полевка — <i>Arvicola ex gr. terrestris</i> Lacerpede	21	29		10
Узкочерепная полевка — <i>Microtus (Stenocranius) gregalis</i> Pall.	21	2	7	36
Обыкновенная полевка — <i>Microtus (Microtus) arvalis</i> Pall.	2	1		1
Темная полевка — <i>M. (Microtus) agrestis</i> L.	5	2	2	
Полевка-экономка — <i>M. (Microtus) oeconomus</i> Pall.	15	2		
Полевки — Microtinae	34	47	13	42

Таблица 2
Промеры M_1 *Lagurus aff. lagurus*

Местонахождение	Длина		Ширина		Длина параконида		Длина передней петли	
	lim	n	lim	n	lim	n	lim	n
	Гадяч	2,1—2,4—2,7	3	0,85—0,9—0,95	3	1,3—1,367—1,4	3	0,7—0,733—0,75
Малютино	2,1—2,434—1,75	16	0,7—0,866—0,95	16	1,15—1,368—1,6	16	0,7—0,81—1,0	16
Чернянка	2,35	1	0,85	1	1,25	1	0,75	1
Шкурлат	2,2—2,491—2,8	35	0,6—0,845—1,05	35	1,15—1,329—1,6	35	0,7—0,798—0,9	35

Таблица 3
Промеры M^3 *Lagurus aff. lagurus* (мм)

Местонахождение	Длина M^3		Ширина M^3		Длина задней петли	
	lim	n	lim	n	lim	n
Гадяч	1,85	1	0,75; 0,75	2	0,8; 0,8	2
Малютино	—	—	0,7	1	—	—
Чернянка	2,05	1	0,9	1	0,8	1
Шкурлат	2,0—2,07—2,25	10	0,7—0,78—0,85	10	0,75—0,805—1,0	10

Таблица 4
Размеры M_1 современных и плейстоценовых пеструшек рода *Lagurus* (мм)

Местонахождения, области обитания (для современных)	Вид, подвид	Длина			Ширина		
		lim	\bar{x}	n	lim	\bar{x}	n
СОВРЕМЕННЫЕ							
Астраханская степь, Западный Казахстан	<i>Lagurus lagurus</i> Pall.	2,00—2,75	2,48	20	0,80—0,95	0,87	23
		2,20—2,63	2,38	30	0,65—1,00	0,80	35
Казахстан (Карагандинская, Целиноградская области)	<i>Lagurus lagurus</i> Pall.	2,20—2,60	2,27	47	0,75—0,90	0,80	51
		2,15—2,55	2,32	20	0,80—1,00	0,90	20
Рязанская и Воронежская области	<i>Lagurus lagurus</i> Serebr.	2,15—2,55	2,32	20	0,80—1,00	0,90	20
Чувашская АССР, Южная Украина	<i>Lagurus lagurus</i> Serebr.	2,15—2,55	2,32	20	0,80—1,00	0,90	20
ИСКОПАЕМЫЕ							
Араповичи (вторая половина позднего валдая)	<i>Lagurus lagurus</i> Pall.	2,20—2,65	2,41	18	0,75—1,15	0,863	18
		2,10—2,70	2,40	3	0,85—0,95	0,90	3
Гадяч	<i>Lagurus aff. lagurus</i> Pall.	2,40—2,75	2,434	16	0,70—0,95	0,866	16
		2,35	2,35	1	0,85	0,85	1
Малютино	<i>Lagurus aff. lagurus</i> Pall.	2,20—2,80	2,491	35	0,60—1,05	0,845	35
		2,40—2,75	2,52	7	0,75—1,00	0,86	7
Чернянка	<i>Lagurus aff. transiens</i> Janossy	2,40—2,75	2,52	7	0,75—1,00	0,86	7
		2,45—2,65	2,515	8	0,85—0,95	0,885	9
Шкурлат	<i>Lagurus Lagurus</i> Pall.	2,45—2,65	2,515	8	0,85—0,95	0,885	9
		2,10—2,65	2,315	26	0,80—1,05	0,915	27
Прилуки	<i>Lagurus transiens</i> Janossy	2,10—2,65	2,315	26	0,80—1,05	0,915	27
		2,06—2,65	2,380	22	0,62—0,95	0,835	23
Гульки II	<i>Lagurus aff. lagurus</i> Pall.	2,06—2,65	2,380	22	0,62—0,95	0,835	23
		2,06—2,65	2,380	22	0,62—0,95	0,835	23

Таблица 5
Морфотипы M_1 и M^3 *Lagurus aff. lagurus* в местонахождениях микулинского возраста

Местонахождение	Морфотипы M_1				Морфотипы M^3			
	«транзиентные»		«лагурусные»		«транзиентные»		«лагурусные»	
	%	n	%	n	%	n	%	n
Гадяч	33,33	1	66,67	2	33,33	1	67,67	2
Малютино	26,66	4	73,34	11	—	—	—	—
Чернянка	—	—	100	1	16,66	2	83,34	10
Шкурлат	17,24	5	82,76	24	—	—	—	—

Таблица 6
Морфотипы M_1 пеструшек рода *Lagurus* в разновозрастных местонахождениях Русской равнины

Геохронология	Местонахождение	Морфотипы			
		«транзиесные»		«лагурусные»	
		%	n	%	n
Валдайское оледенение	Лучки	—	—	100	4
	Араповичи	11,12	2	88,88	16
Микулинское межледниковье	Гадяч	33,33	1	66,67	2
	Малютино	26,66	4	73,34	11
	Чернянка	—	—	100	1
	Шкурлат	17,24	5	82,76	24
Вторая половина окско-днепровского времени (роменское межледниковье)	Прилуки	43,75	7	56,25	9
	Гульки II	57,67	29	42,33	23
Лихвинское межледниковье	Чигирин	74,99	9	25,11	3

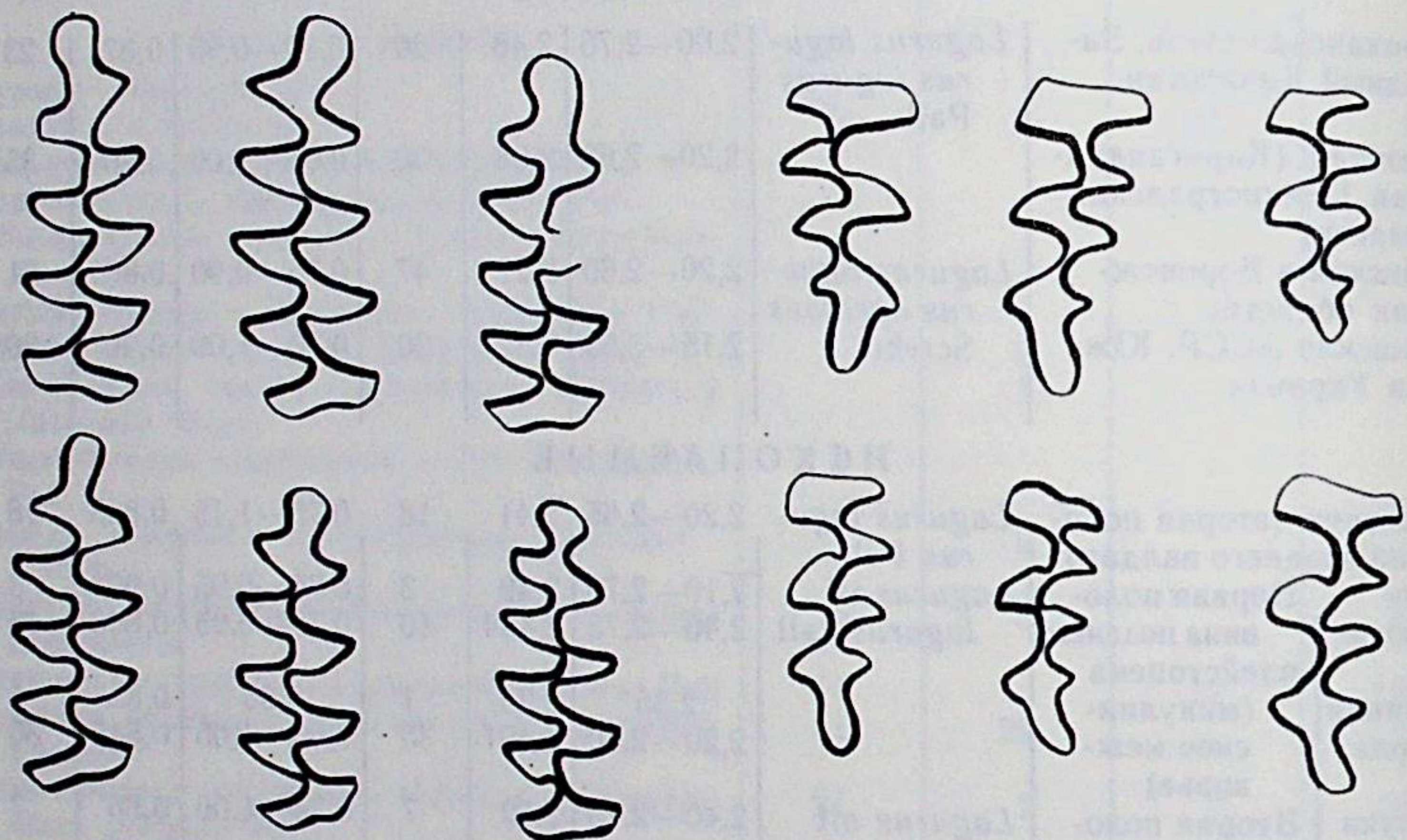


Рис. 2. Строение жевательной поверхности M_1 *Lagurus* aff. *lagurus* (местонахождение Шкурлат).

Рис. 3. Строение жевательной поверхности M^3 *Lagurus* aff. *lagurus* (местонахождение Шкурлат).

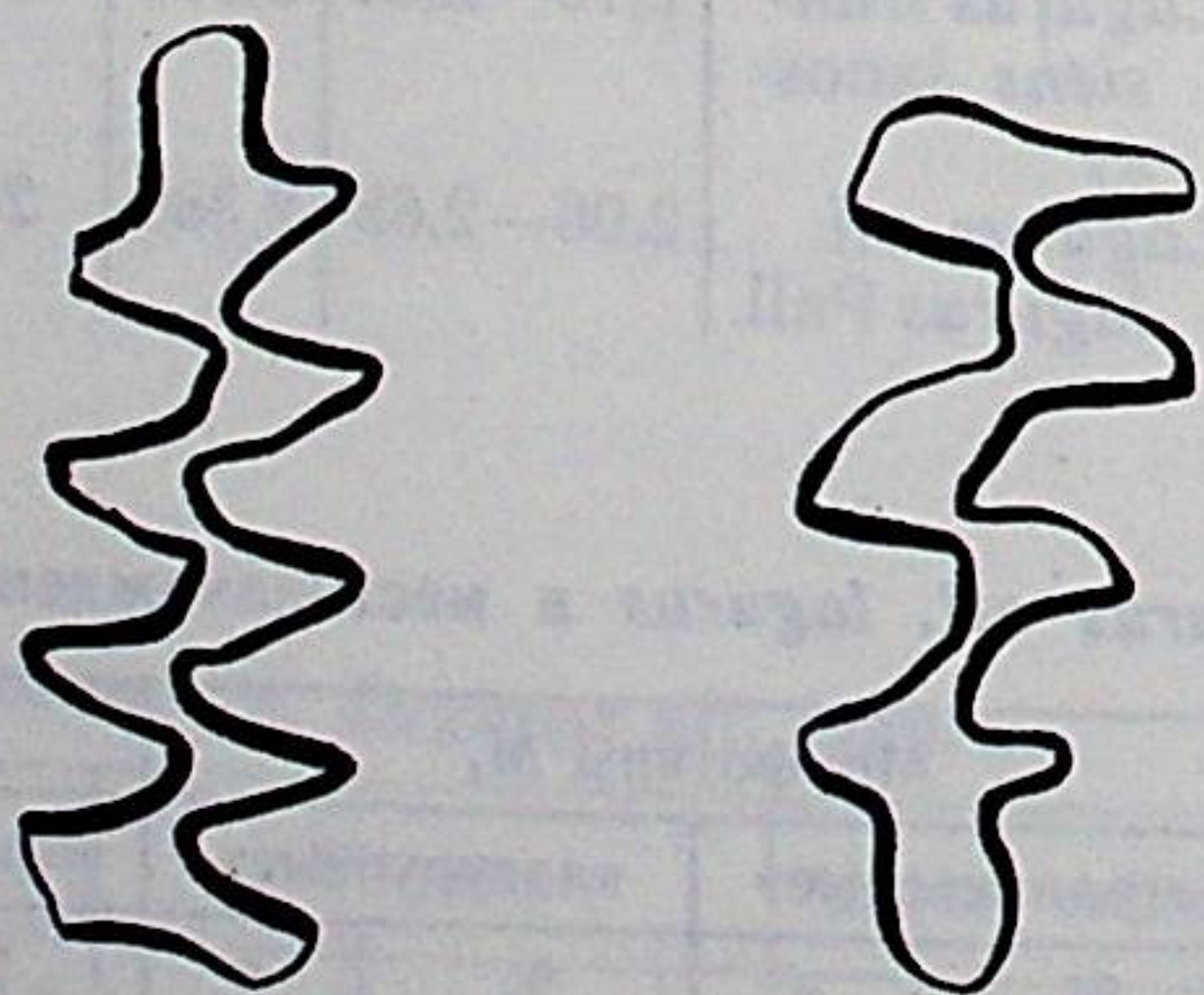


Рис. 5. Строение жевательной поверхности M_1 и M^3 *Lagurus* aff. *lagurus* из местонахождения Чернянка.
1 — M_1 ; 2 — M^3 .

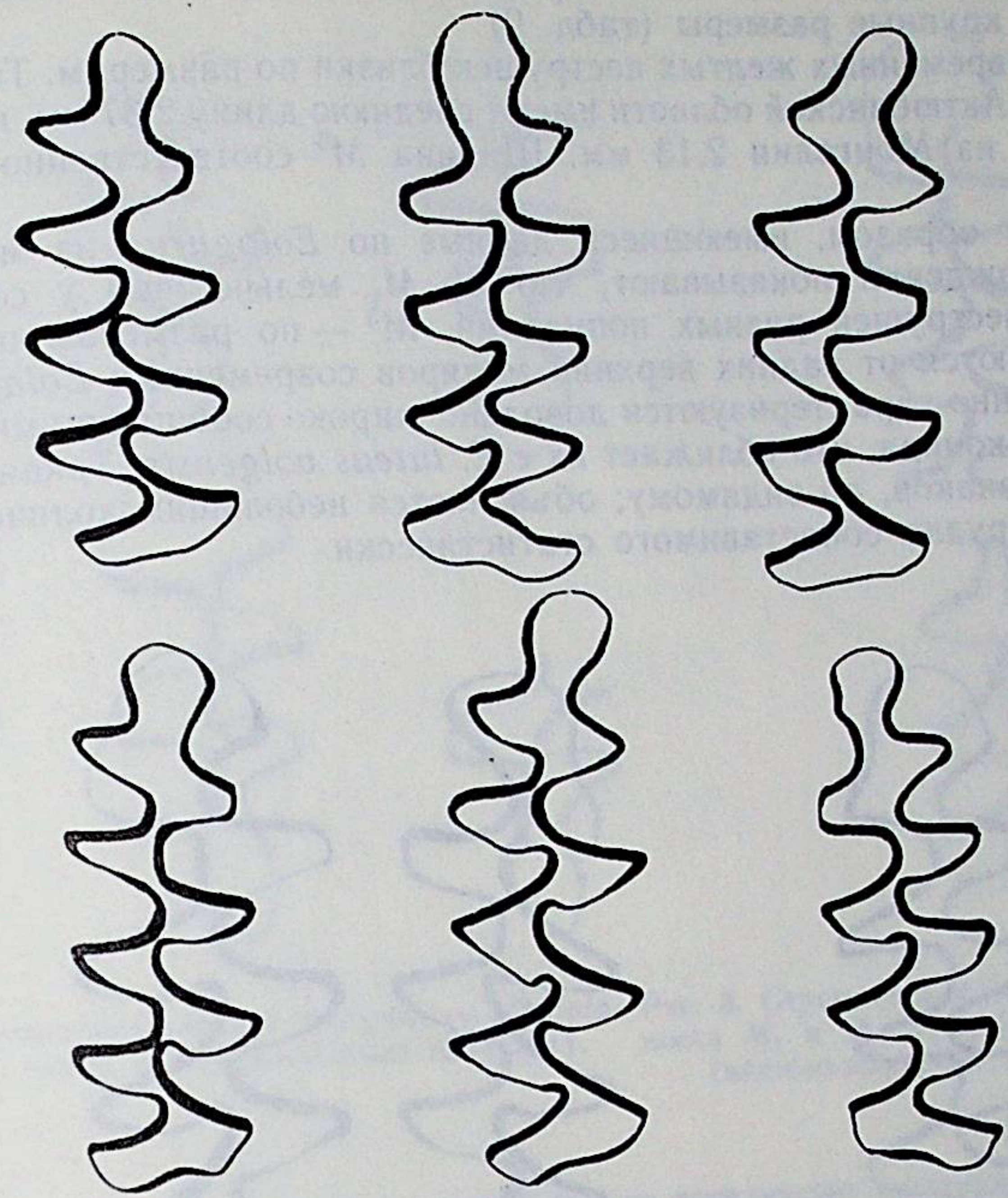


Рис. 4. Строение жевательной поверхности M_1 *Lagurus* aff. *lagurus* (местонахождение Малютино).

Род *Eolagurus* Argypopulo, 1946 — желтые пеструшки
Eolagurus aff. *luteus* Eversmann, 1940 — желтая пеструшка (рис. 6—9)

Материал. $2M_1$ из местонахождения Малютино, $2M^3$ из местонахождения Чернянка (нижняя часть аллювия II надпойменной террасы р. Оскол), $8M_1$ и $8M^3$ — из местонахождения Шкурлат.

Описание и сравнение. Зубы желтых пеструшек из микулинских местонахождений отличаются крупными размерами, удлинением параконида M_1 и его головки. Дентиновые поля M_1 и M^3 расчленены не полностью.

Промеры зубов *Eolagurus* были сделаны по схеме, предложенной ранее (Агаджанян, Маркова, 1984). Эти измерения приведены в табл. 7.

Из данных, приведенных в табл. 7 и 8, видно, что M_1 *Eolagurus* из Шкурлата и Малютино близки по размерам, но отличаются по характеру расчленения параконидного комплекса, в частности, треугольников основания параконида. Индекс, характеризующий этот показатель, меньше, чем у более древних *Eolagurus* (см. табл. 8) и у современных желтых пеструшек. Лишь у верхнеплейстоценовых (валдайских) желтых пеструшек эта величина имеет близкие параметры.

$2M_1$ из местонахождения Малютино имеют более слабо разобщенные треугольники параконида и по этому признаку тяготеют к желтым пеструшкам из среднеплейстоценовых местонахождений (см. табл. 8). Малое количество материала из Малютино оставляет открытым вопрос о видовой принадлежности этих остатков. Возможно, в этом местонахождении $2M_1$ с архаичным строением коронки являются крайней вариацией вида.

8M³ из Шкурлата и 1M³ из Чернянки имеют заметно вытянутую заднюю петлю и крупные размеры (табл. 9). M³ современных желтых пеструшек близки по размерам. Так, M³ *Eolagurus* из Актюбинской области имеют среднюю длину 2,37 мм, из Синцзяня 2,22 мм, из Монголии 2,13 мм. Ширина M³ соответственно 1,16; 1,12; 1,04 мм.

Таким образом, имеющиеся данные по *Eolagurus* из микулинских местонахождений показывают, что их M₁ мельче, чем у современных желтых пеструшек разных популяций, M³ — по размерам практически не отличаются от задних верхних моляров современных *Eolagurus*. 2M₁ из Малютино характеризуются довольно широко сообщаемыми элементами параконида, что сближает их с *E. luteus volgensis*. Такая разнородность признаков, по-видимому, объясняется небольшим количеством материала, трудно сопоставимого статистически.

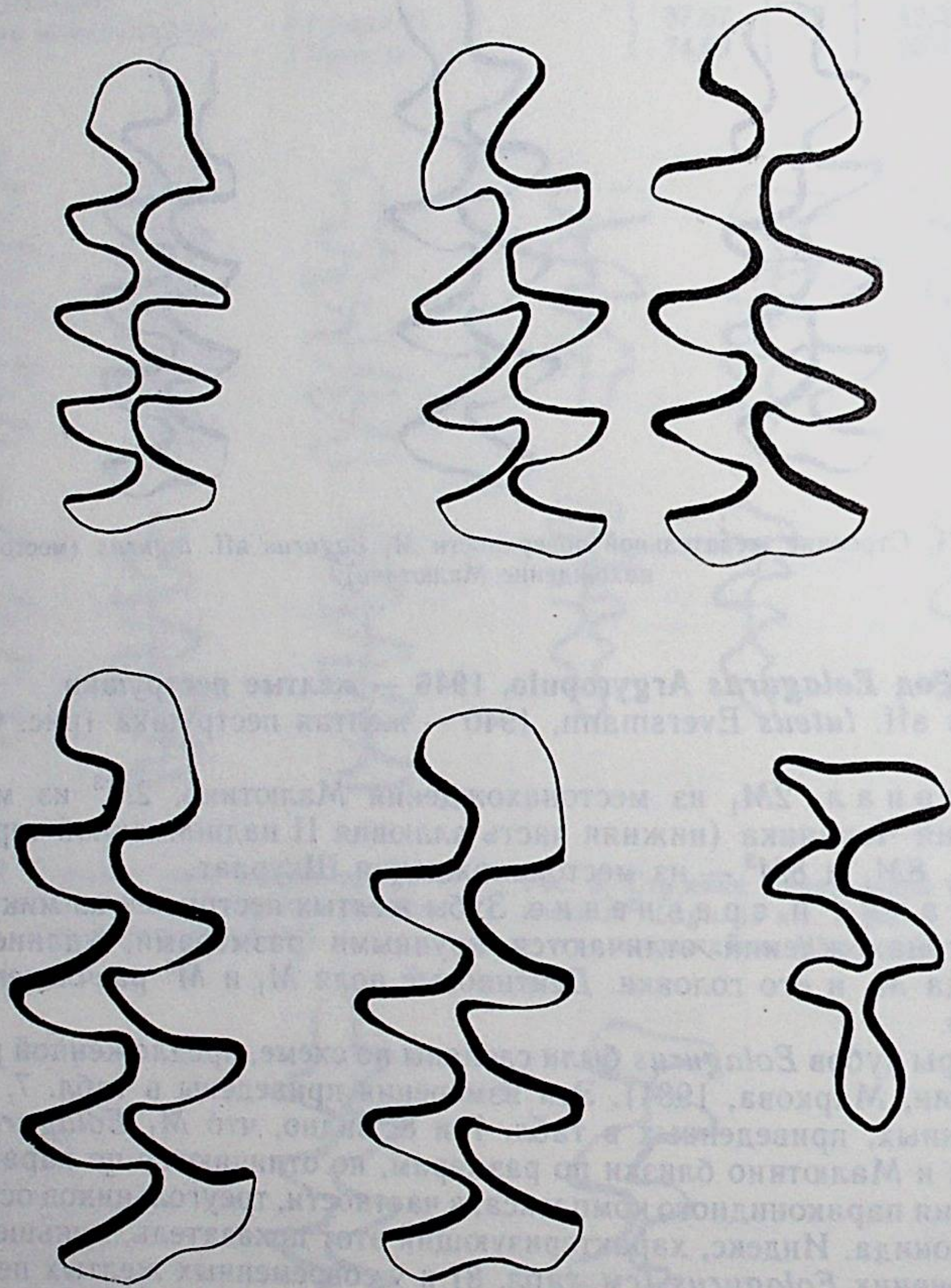


Рис. 6. Строение жевательной поверхности M₁ *Eolagurus* aff. *luteus* из местонахождения Шкурлат.

Рис. 9. Строение жевательной поверхности M³ *Eolagurus* aff. *luteus* (местонахождение Чернянка).

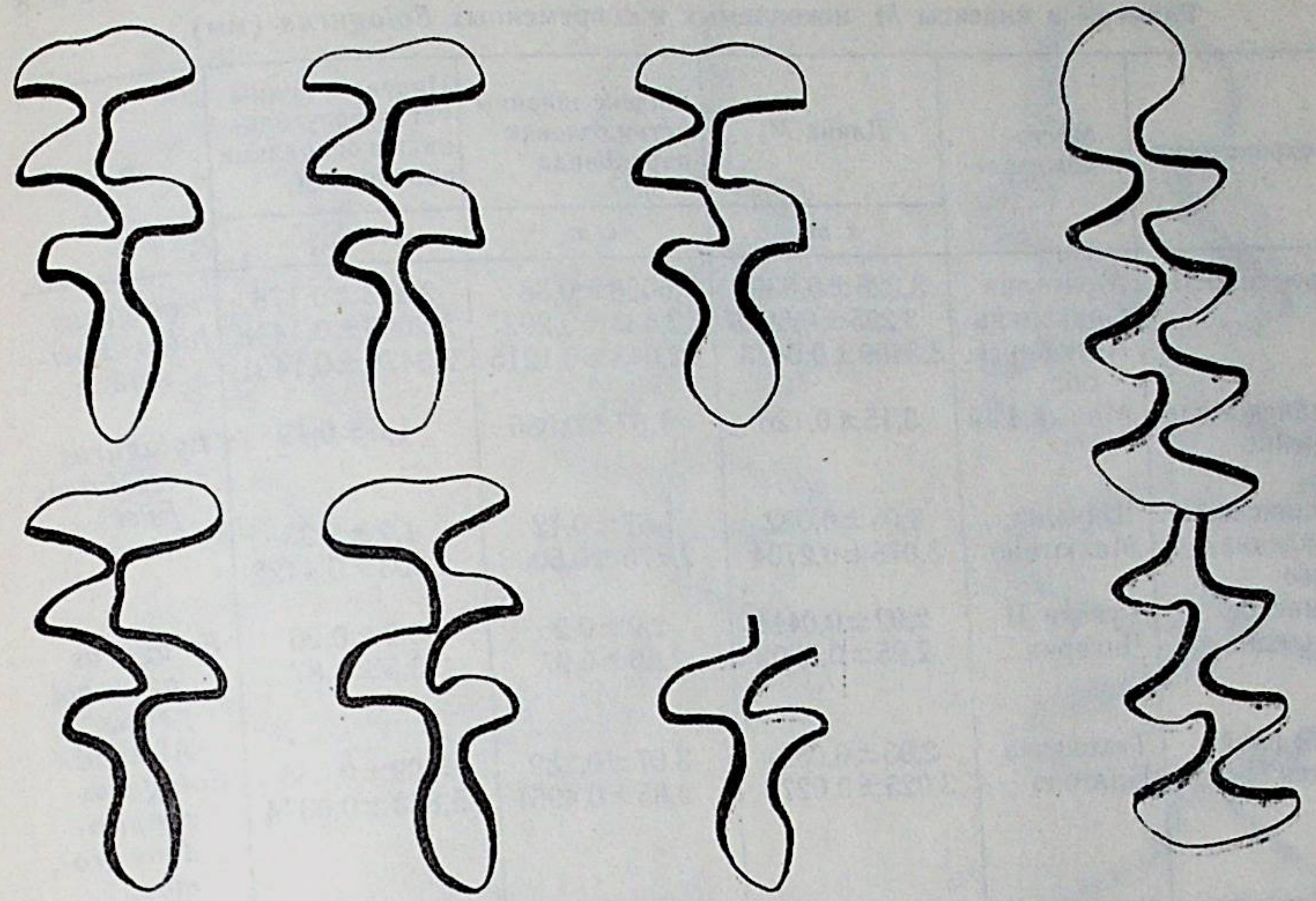


Рис. 7. Строение жевательной поверхности M³ *Eolagurus* aff. *luteus* (местонахождение Шкурлат). Рис. 8. Строение жевательной поверхности M₁ и M₂ *Eolagurus* aff. *luteus* (местонахождение Малютино).

Таблица 7

Размеры и индексы M₁ *Eolagurus* aff. *luteus* из микулинских местонахождений Русской равнины (мм)

Местонахождение	Показатели	Длина	Ширина	Длина		Ширина		Индексы, %			
				пара-конида	головки	устья головки	устья треугольников	3/1	4/1	5/1	6/1
Шкурлат	n	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	\bar{x}	3,05	1,12	1,61	0,94	0,05	0,05	55,0	30,6	1,67	1,7
	lim	2,6—3,3	0,9—1,25	1,5—1,75	0,8—1,2	0,03—0,07	0,03—0,11	52—65	23—40	1,13—2,18	1,08—3,13
Малютино	n	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
	\bar{x}	3,075	1,05	1,675	1,0	0,071	0,0903	52,58	32,99	2,275	2,903
	lim	2,85—3,3	1,0—1,1	1,65—1,70	1,0—1,0	0,052—0,09	0,0695—0,111	53,65—51,51	35,08—30,30	1,824—2,727	2,438—3,369

Таблица 9

Размерные характеристики M³ *Eolagurus* (мм)

Местонахождение	Показатели	Длина M ³	Ширина M ³
Шкурлат	\bar{n}	6	8
	\bar{x}	2,383	1,156
	lim	2,25—2,5	0,95—1,25
Чернянка	\bar{n}	1	2
	\bar{x}	2,5	1,15
	lim	2,5	1,1; 1,2

Таблица 8
Размеры и индексы M_1 ископаемых и современных *Eolagurus* (мм)

Геохронология	Место-хождение	Длина M_1	Индекс ширины устья головки параконида	Индекс ширины устья треугольника в основании параконида	Вид
		$\bar{x} m_x$	$\bar{x} m_x$	$\bar{x} m_x$	
Современность	Монголия Синьзянь Актюбинск. обл.	3,225 ± 0,0399	2,6058 ± 0,38	2,393 ± 0,178	<i>Eolagurus luteus</i> Eversmann
		3,225 ± 0,5915	2,433 ± 0,2027	2,2099 ± 0,1448	
		3,3409 ± 0,0473	2,043 ± 0,1215	2,3479 ± 0,1401	
Валдайское оледенение	Малый Гай	3,15 ± 0,126	1,67 ± 0,086	1,6 ± 0,19	<i>Eolagurus aff. luteus</i> Eversmann
Микулинское межледниковье	Шкурлат Малютино	3,05 ± 0,082	1,67 ± 0,12	1,7 ± 0,23	<i>Eolagurus luteus volgensis</i> Alexand.
		3,075 ± 0,2704	2,275 ± 0,6008	2,903 ± 0,4422	
Лихвинское межледниковье	Гуньки II Чигирин	2,92 ± 0,0411	2,9 ± 0,26	3,2 ± 0,26	<i>Eolagurus luteus volgensis</i> Alexand.
		2,95 ± 0,0302	2,66 ± 0,97	3,5 ± 0,87	
Ранний плейстоцен	Тихоновка Платово	2,93 ± 0,054	3,07 ± 0,289	5,09 ± 0,468	<i>Eolagurus simplicidens gromovi</i> W. Top.
		3,025 ± 0,0279	2,85 ± 0,4961	5,863 ± 0,6374	
Эоплейстоцен	Карай-Дубина	2,77 ± 0,02237	2,9 ± 0,188	7,03 ± 0,187	<i>Eolagurus argyropuloi</i> Gromov et Parf.

В сравнении с более древними желтыми пеструшками *Eolagurus* из микулинских местонахождений имеют: 1) более крупные размеры M_1 (табл. 8), длина которых превышает 3 мм, в то время как у лихвинских и более древних *Eolagurus* она не достигает 3 мм; 2) более разобщенные элементы параконидного комплекса: а) индекс ширины устья головки параконида меньше, чем у раннеплейстоценовых форм, и также современных монгольских *Eolagurus*, б) индекс ширины устья треугольников в основании параконида значительно меньше, чем у раннеплейстоценовых *E. simplicidens* и *E. luteus volgensis*.

Таким образом, микулинские *Eolagurus* занимают определенную эволюционную ступень, характеризующуюся рядом характерных и морфологических и размерных особенностей.

Род *Arvicola* Lacépède, 1801 — водяные полевки

Arvicola ex gr. terrestris L., 1758 — водяная полевка (рис. 10—14).

М а т е р и а л. 21 зуб из местонахождения Малютино ($4M_1$, $5M_2$, $2M_3$, $4M^1$, $5M^2$, $1M^3$);

20 зубов из местонахождения Чернянка ($4M_1$, $2M_2$, $3M^1$, $7M^2$, $4M^3$);

11 зубов из местонахождения Шкурлат ($3M_1$, $2M_2$, $2M^2$, $4M^3$).

О п и с а н и е. Зубы не имеют корней, со значительным наружным цементом. M_1 — имеют по 5 дентиновых полей, строение параконидного комплекса простое. Нигде на параконидах не отмечается мимомисная складка, часто встречающаяся у архаичных *Arvicola mosbachensis*. Размеры M_1 — небольшие. Длина не превышает 4,0 мм (табл. 10), в то время как у современных водяных полевок она, как правило, больше 4,0 мм (Маркова, 1981, 1982). Эмаль зубов характеризуется утолщением на передних стенках выступающих конидов (табл. 10, 11). На вершине параконида эмаль имеет разрыв (рис. 10, 11, 13, 14).

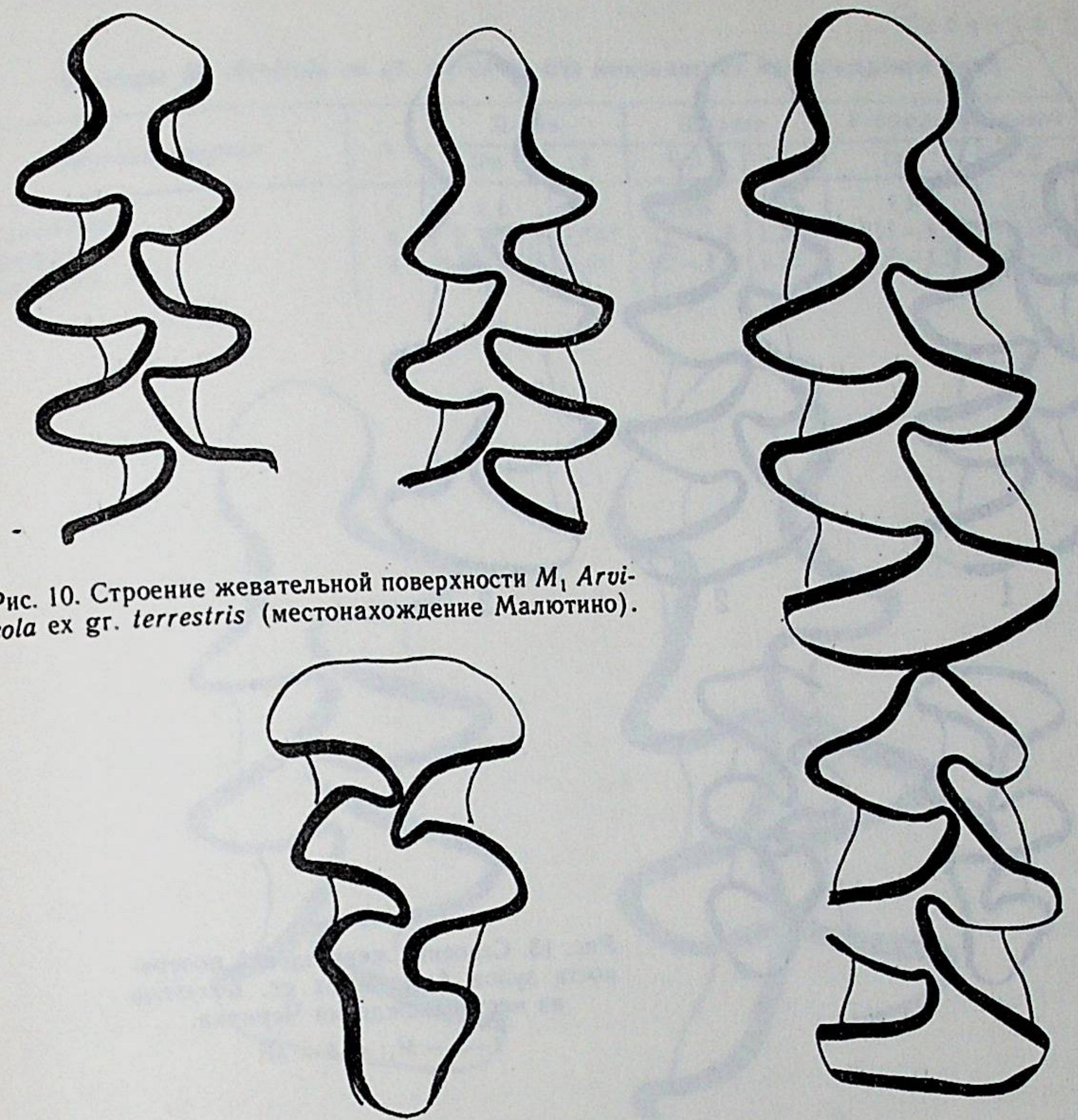


Рис. 10. Строение жевательной поверхности M_1 *Arvicola ex gr. terrestris* (местонахождение Малютино).

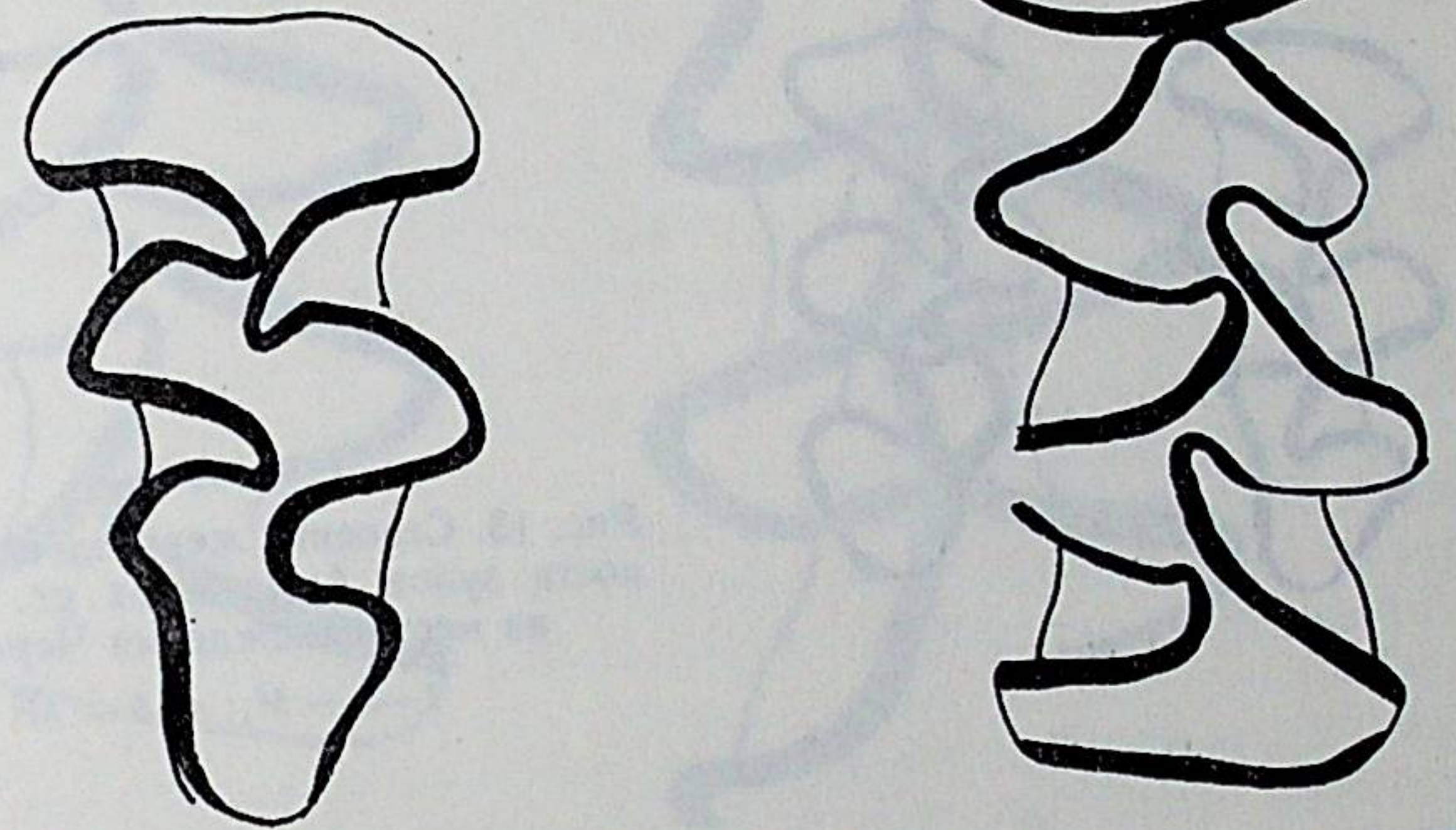


Рис. 11. Строение жевательной поверхности M_1 и M_2 *Arvicola ex gr. terrestris* (местонахождение Малютино).

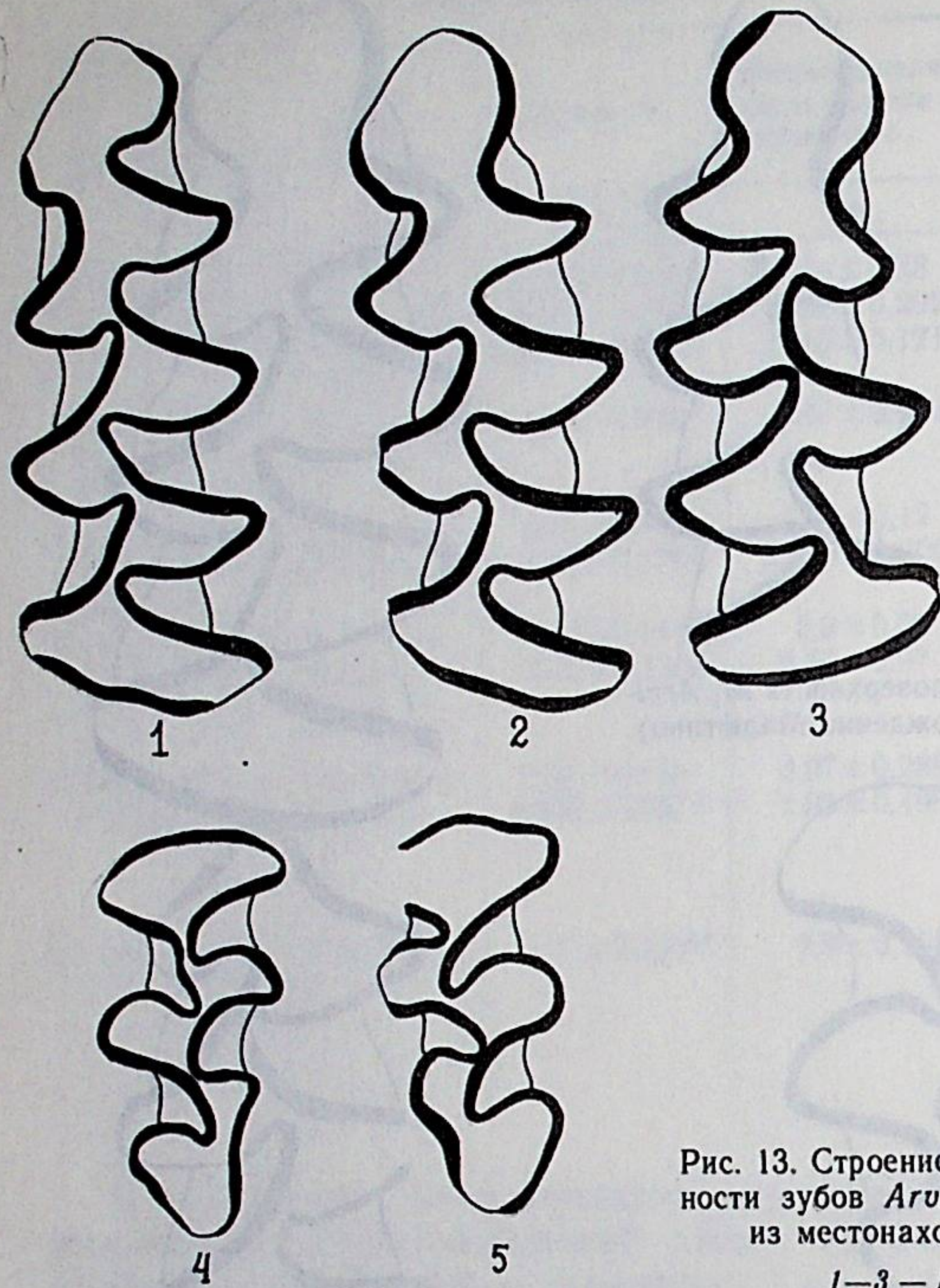
Рис. 12. Строение жевательной поверхности M^3 *Arvicola ex gr. terrestris* (местонахождение Малютино).

Таблица 10
Размеры M_1 *Arvicola ex gr. terrestris* из микулинских местонахождений (мм)

Местонахождение	\bar{n}	Длина		Ширина		Длина параконида		Длина головки параконида		Коэффициент эмали K	
		lim	\bar{x}	lim	\bar{x}	lim	\bar{x}	lim	\bar{x}	lim	\bar{x}
Малютино	4	3,75—4,2	3,967	1,5—1,65	1,587	1,5—2,0	1,687	0,75—1,0	0,862	1,0—2,33	1,63
		3,5—4,0	3,716	1,5—1,8	1,65	1,65—1,8	1,725	0,8—0,95	0,875	1,667—2,5	1,939
Шкурлат	3	3,8—4,2	4,0	1,5—1,6	1,55	1,5—1,8	1,65	0,8—0,9	0,85	0,9—1,11	1,002
		3,8—4,2	4,0	1,5—1,6	1,55	1,5—1,8	1,65	0,8—0,9	0,85	0,9—1,11	1,002

Размеры M^3 *Arvicola* ex gr. *terres* из *tris* микулинских месторождений (мм)

Местонахождение	n	Длина		Ширина		Коэффициент эмали	
		lim	\bar{x}	lim	\bar{x}	lim	\bar{x}
Малютино	1	2,4	2,4	1,25	1,25	1,5	1,5
Шкурлат	4	2,3—2,9	2,587	1,2—1,5	1,338	1,111—1,25	1,1902
Чернянка	4	2,35—2,5	2,41	1,2—1,3	1,25	0,8—1,2	1,018

Рис. 13. Строение жевательной поверхности зубов *Arvicola* ex gr. *terrestris* из местонахождения Чернянка.1—3 — M_1 ; 4, 5 — M^3

M^3 *Arvicola* из Чернянки, Малютино и Шкурлата имеют практически во всех случаях по 4 дентиновых поля, реже встречаются 5 дентиновых полей (рис. 13, 4). Отложения цемента значительные. Размеры M^3 — довольно мелкие (табл. 11). Эмаль утоньшается, а чаще всего вообще отсутствует на вершине задней петли (рис. 12; рис. 13, 4, 5; рис. 14, 3, 4).

С р а в н е н и е. Зубы водяных полевок из местонахождений Чернянки, Малютино и Шкурлат отличаются от соответствующих зубов современных *Arvicola terrestris* меньшими размерами и менее дифференцированной эмалью зубов (табл. 12).

От архаичной *Arvicola mosbachensis*, распространенной в миндельское и миндель-рисское время, а также от *Arvicola chosaricus*, отмеченной в отложениях второй половины миндель-рисса, микулинские водяные полевки отличаются более крупными размерами зубов, иной дифференциацией эмали, когда коэффициент K превышает 1, отсутствием M_1 с мимомисной складкой на паракониде.

Сходное строение имеют полевки из белорусского местонахождения Борисова гора (Агаджанян, Ербаева, 1983), также относимого к микулинскому межледниковью.

Таким образом, водяные полевки из местонахождений микулинского возраста занимают промежуточное положение между архаичными водяными полевыми среднего плейстоцена и современными *Arvicola terrestris*, приближаясь по группе признаков к последним, поэтому остатки водяных полевок из микулинских местонахождений мы описываем как *Arvicola* ex gr. *terrestris*.

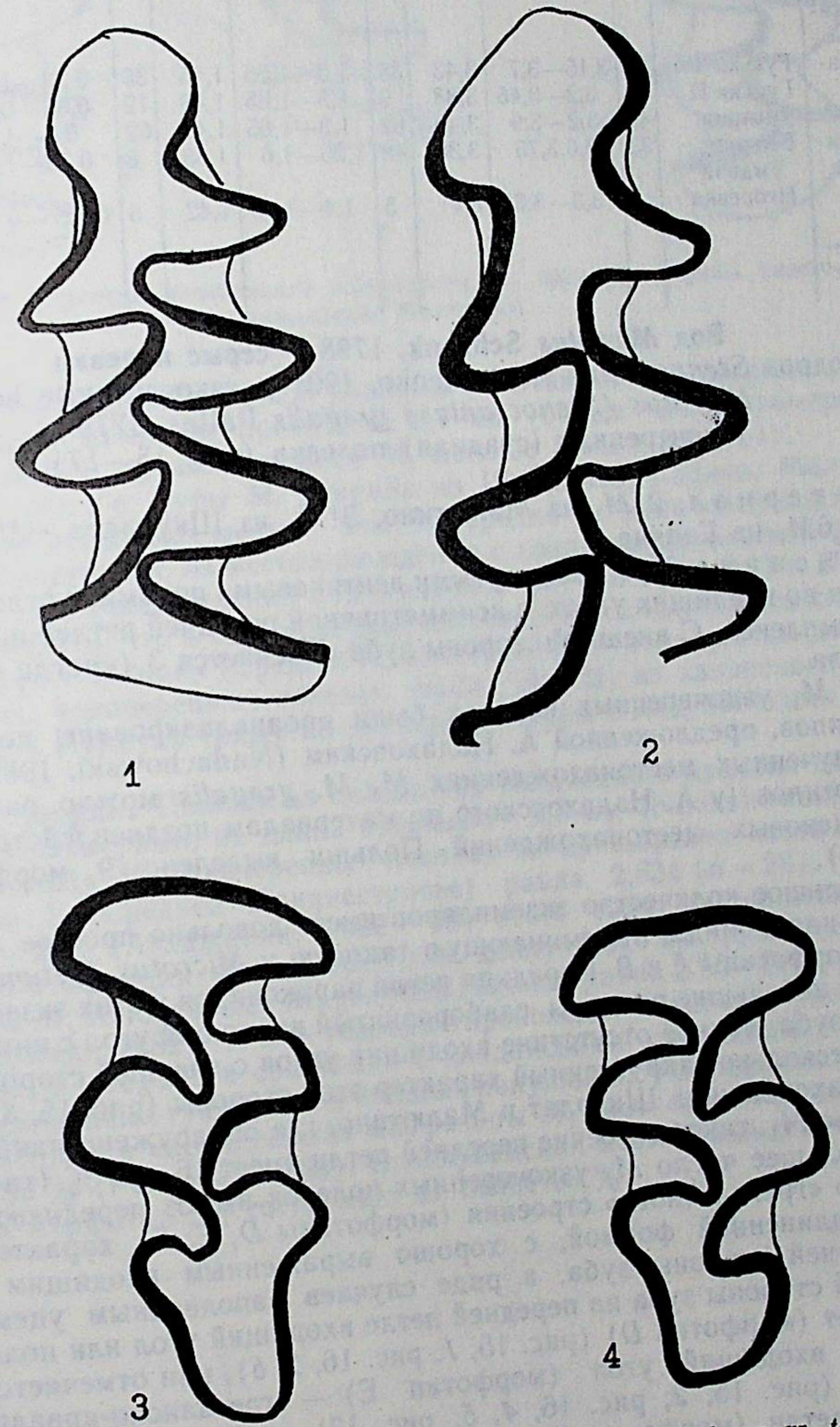
Рис. 14. Строение жевательной поверхности зубов *Arvicola* ex gr. *terrestris* из местонахождения Шкурлат.
1, 2 — M_1 ; 3, 4 — M^3 .

Таблица 12
 Размеры M_1 водяных полевок рода *Arvicola* из разновозрастных местонахождений Русской равнины (мм)

Геохронология	Местонахождение	Длина			Ширина			Коэффициент эмали K		
		n	lim	\bar{x}	n	lim	\bar{x}	n	lim	\bar{x}
Поздний валдай	Троица II 32,500 ± 700 27,860 ± 30 27,700 ± 350	3	3,7—4,1	3,91	3	1,6—1,7	1,65	3	1,2—1,4	1,25
		3	3,5—4,0	3,716	3	1,5—1,8	1,65	3	1,667—2,5	1,929
Микулинское межледниковье	Шкурлат Малютино Чернянка	3	3,5—4,0	3,937	4	1,5—1,65	1,587	4	1,0—2,33	1,63
		4	3,75—4,2	4,0	5	1,5—1,6	1,55	4	0,9—1,11	1,002
Лихвинское межледниковье	Гуньки I Гуньки II	23	3,15—3,7	3,43	35	1,3—1,55	1,45	35	0,33—1,0	0,8
		12	3,2—3,45	3,38	9	1,3—1,65	1,49	12	0,33—0,83	0,47
Окское (?)	Чигирин Верхняя Еманча Игоревка	48	3,2—3,9	3,49	62	1,3—1,65	1,47	62	0,6—1,25	0,94
		33	3,0,3,75	3,38	48	1,25—1,6	1,35	8	0,75—1,0	0,96
оледенение	Игоревка	3	3,3—3,65	3,41	5	1,4—1,45	1,42	5	0,727—0,9	0,7908

Род *Microtus* Schrank, 1798 — серые полевки

Подрод *Stenocranius* Kastschenko, 1901 — узкочерепные полевки
Microtus (Stenocranius) gregalis Pallas, 1779 — узкочерепная (стадная) полевка (рис. 15—17).

Материал. 21 M_1 из Малютино, 31 M_1 из Шкурлата, 3 M_1 из Чернянки, 6 M_1 из Гадяча.

Описание. M_1 с 7 замкнутыми дентиновыми полями, с отложениями цемента во входящих углах, с асимметричной передней петлей параконидного комплекса. С внешней стороны зуба отмечается 3 (иногда 4) входящих угла.

Все M_1 узкочерепных полевок были проанализированы по системе морфотипов, предложенной А. Надаховским (Nadachowski, 1982).

В изученных местонахождениях M_1 *M. gregalis* можно разбить на 6 морфотипов (у А. Надаховского по материалам позднеплейстоценовых и голоценовых местонахождений Польши выделено 9 морфотипов) (рис. 18).

Небольшое количество экземпляров имеет довольно простое строение головки параконида, напоминающую таковую у *Microtus (Pitymys) hintoni* — морфотипы А и В. Передняя петля параконидов у этих экземпляров M_1 имеет небольшие размеры, слабо развитый входящий угол с внутренней стороны зуба, полное отсутствие входящих углов с внешней стороны зуба и даже несколько закругленный характер этой стороны (рис. 15, 3; 16, 3). В местонахождениях Шкурлат и Малютино, где обнаружено наибольшее количество M_1 , такое строение передней петли имеет 16—40 % (табл. 13).

Наибольшее число M_1 узкочерепных полевок имеют переднюю петлю типичного «грегалисного» строения (морфотипы D, E, F), характеризующуюся удлиненной формой, с хорошо выраженным входящим углом с внутренней стороны зуба, в ряде случаев заполненным цементом. С внешней стороны зуба на передней петле входящий угол или полностью отсутствует (морфотип D) (рис. 15, 1; рис. 16, 2, 6), или отмечается едва заметный входящий угол (морфотип E) — «грегалисно-арвалисний» морфотип (рис. 15, 2; рис. 16, 4, 5; рис. 17), угол с внешней стороны передней петли (морфотип F) (рис. 16, 1), не заполненный цементом («арвалисний» морфотип).

Наконец, обнаружен лишь один M_1 (местонахождение Шкурлат) с более сложным строением передней петли параконида (морфотип H), для которого характерно наличие глубокого входящего угла с внешней стороны зуба, заполненного цементом. Размеры M_1 *M. gregalis* по микулин-

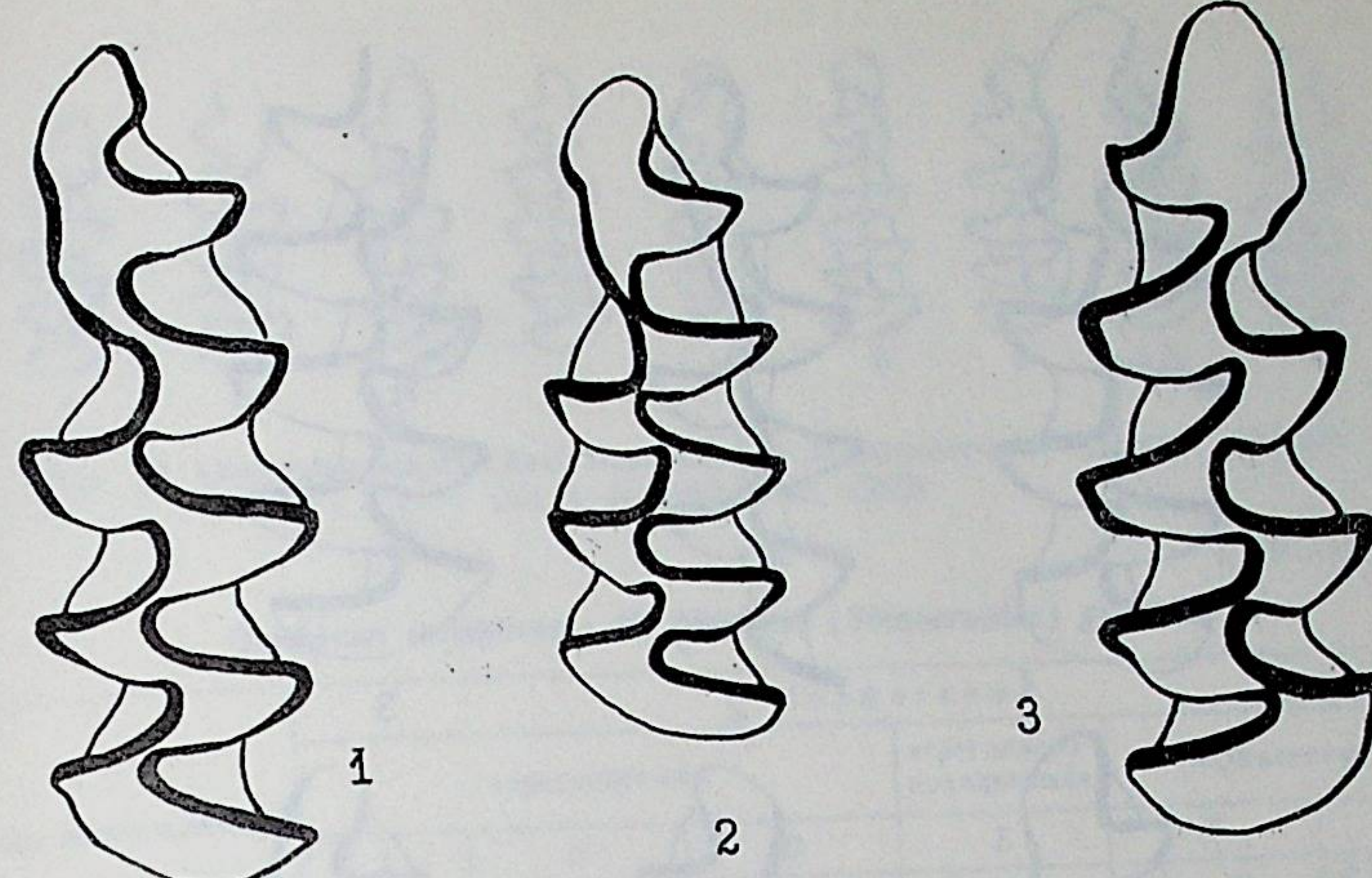


Рис. 15. Строение жевательной поверхности M_1 *Microtus gregalis* (местонахождение Малютино).

ских местонахождений Русской равнины отличаются небольшими размерами. Средняя длина не превышает 2,7 мм (общее число промеренных экземпляров 47); средняя ширина M_1 меньше 1 мм (табл. 14).

Сравнение. Зубы *M. gregalis* из Шкурлата, Гадяча, Малютино и Чернянки несколько мельче, чем M_1 средне- и раннеплейстоценовых полевок, в частности, из местонахождения с позднемиргонской фауной Посевкино, местонахождений с сингильской фауной Гуньки II и Пивиха. Нужно отметить, что в одном из местонахождений, содержащем сингильскую фауну — Чигирин (Среднее Приднепровье) — обнаружены довольно крупные M_1 узкочерепных полевок (табл. 15). M_1 из казарского местонахождения Прилуки также по размерам сходны с микулинскими находками.

M_1 *M. gregalis* Польши из отложений валдайского времени обладали крупными размерами, их длина превышает 2,7 мм (Nadachowski, 1982). Средняя длина M_1 узкочерепных полевок из мустьерских слоев стоянки Молодово I (Среднее Приднестровье) равна 2,634 ($n=26$), ширина 0,994 ($n=26$) (Агаджанян, 1982). M_1 этого вида из ранневюрмских отложений Франции имеют среднюю длину 2,82 мм (Chaline, 1972). Длина M_1 голоценовых *M. gregalis* Польши равна 2,52—2,68—2,92 мм (Nadachowski, 1982), т. е. в голоцене происходит некоторое уменьшение размеров *M. gregalis* в сравнении с валдайскими (вюрмскими).

В современных тундровых и степных популяциях узкочерепных полевок «грегалисний» и «арвалисний» морфотипы M_1 соотносятся в отношениих 50 % к 50 % (Рековец, 1978а). В микулинских местонахождениях «арвалисний» морфотип M_1 составляет не более 33 %.

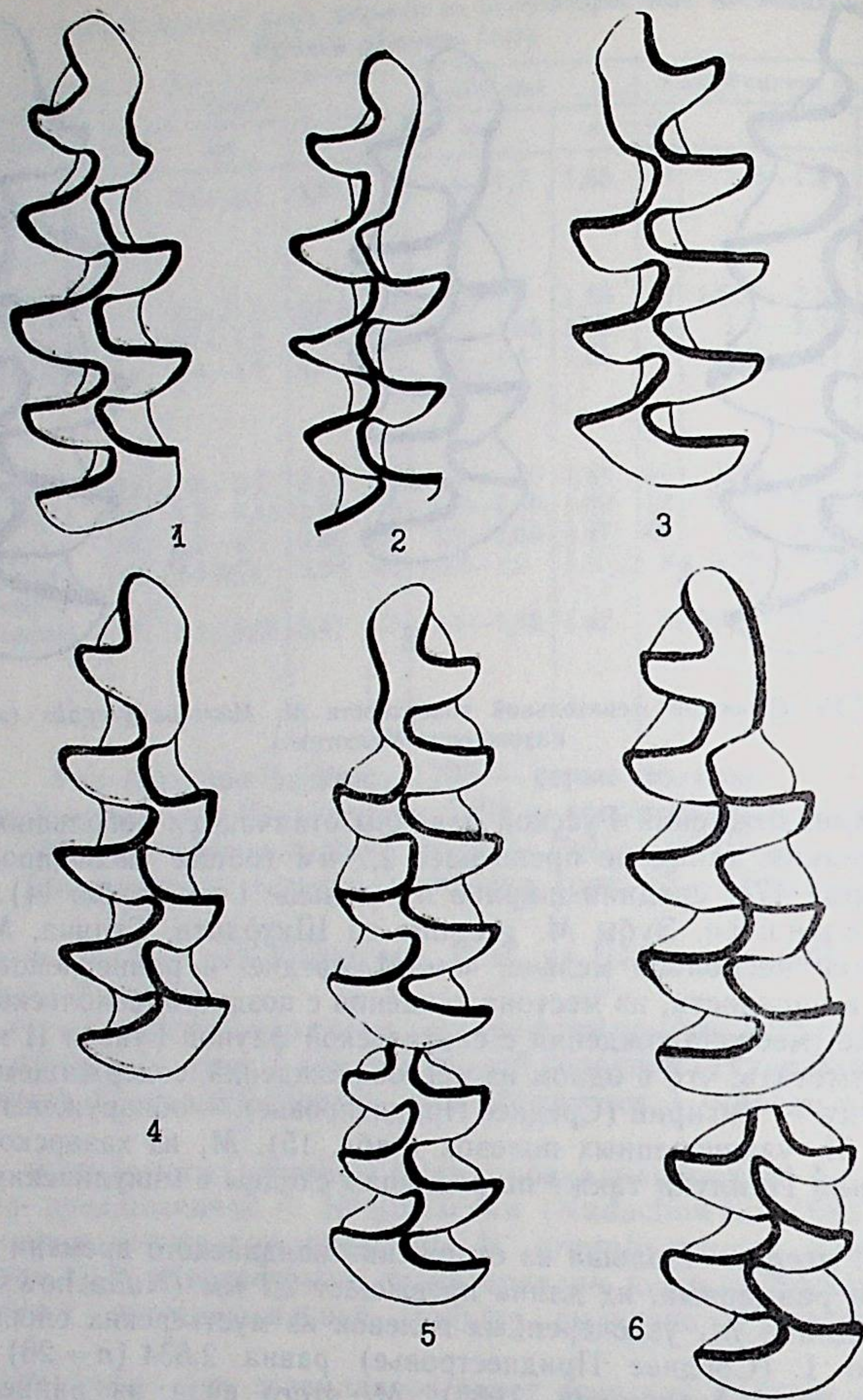


Рис. 16. Строение жевательной поверхности зубов *Microtus gregalis* из местонахождения Шкурлат.
1, 2, 3, 4 — M_1 ; 5, 6 — M_1 и M_2 .

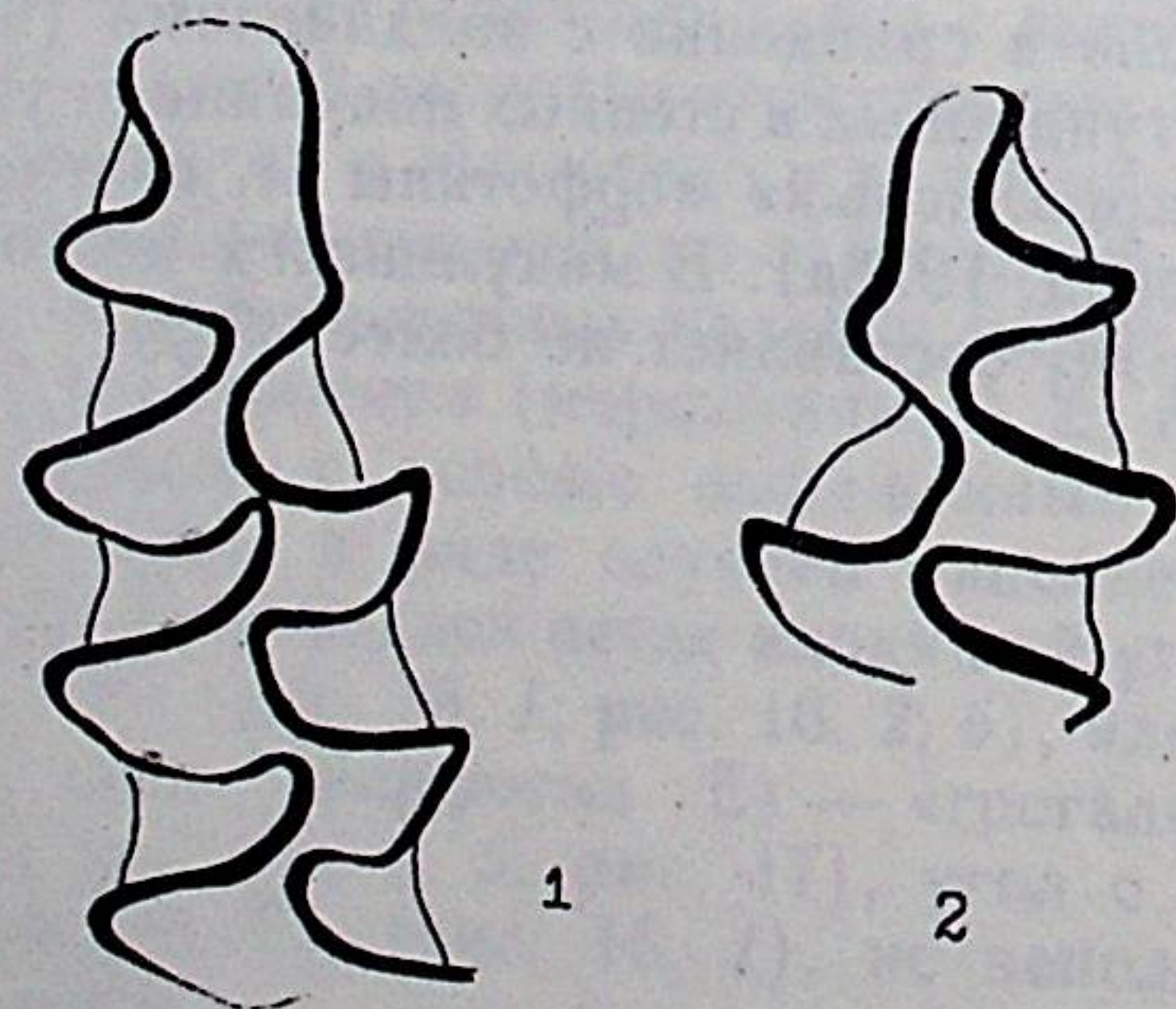


Рис. 17. Строение жевательной поверхности M_1 *Microtus gregalis* (местонахождение Чернянка).

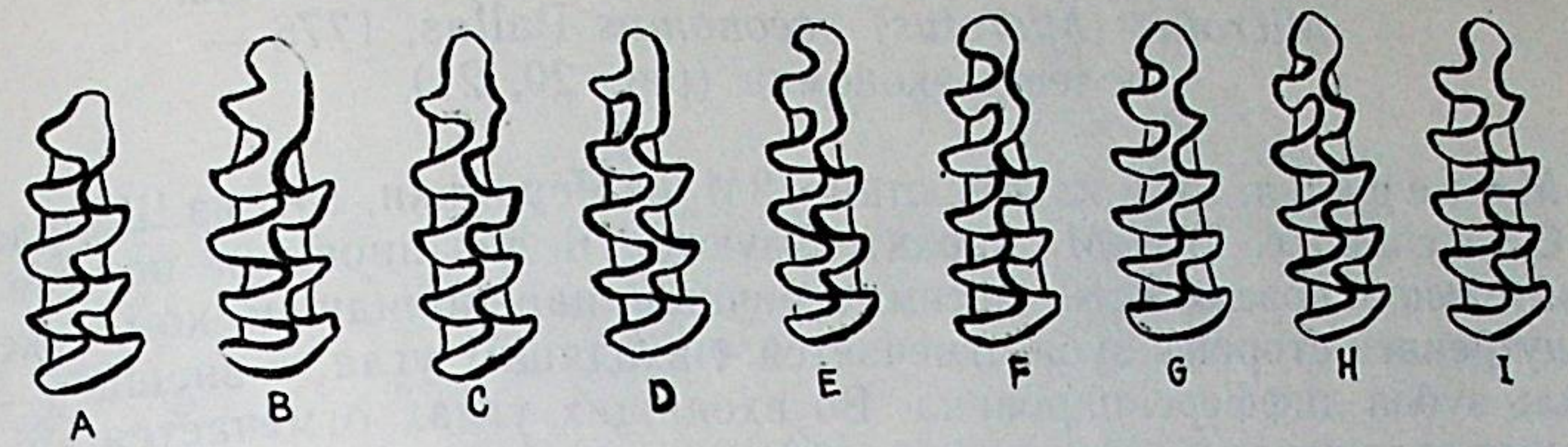


Рис. 18. Основные морфотипы жевательной поверхности M_1 *Microtus gregalis* (по А. Nadachowski, 1982).

Таблица 13
Основные морфотипы M_1 *Microtus (Stenocranius) gregalis*

Местонахождения	Морфотипы											
	«грегалинский»						«грегалисно-арвалитский»		«арвалитский»			
	A		B		D		E		H			
	№	%	№	%	№	%	№	%	№	%		
Шкурлат	3	9,66	5	16,10	3	9,66	11	13,42	8	25,94	1	3,22
Малютино	3	14,28	5	23,80			8	38,90	5	23,80		
Гадяч			1	16,665	2	33,335	3	50,00				
Чернянка					1	33,333	1	33,333	3	33,333		

Таблица 14

Размеры M_1 *Microtus (Stenocranius) gregalis* из микулинских местонахождений (мм)

Местонахождение	Длина			Ширина		
	n	lim	\bar{x}	n	lim	\bar{x}
	Шкурлат	22	2,25—2,95	2,635	22	0,75—1,05
Малютино	20	2,35—3,0	2,6975	21	0,75—1,05	0,926
Гадяч	3	2,20—3,0	2,683	4	0,70—1,10	0,975
Чернянка	2	2,50; 2,60	2,55	3	0,90—1,00	0,933

Таблица 15

Размеры M_1 *Microtus gregalis* из разновозрастных местонахождений Русской равнины (мм)

Геохронология	Местонахождение	Длина M_1			Ширина M_1		
		n	lim	\bar{x}	n	lim	\bar{x}
		40	2,35—3,0	2,76	42	0,9—1,1	1,03
Поздний плейстоцен, вторая половина	Хотылево II 23 660 ± 270 ЛУ-359	22	2,25—2,95	2,635	22	0,75—1,05	0,904
Поздний плейстоцен, первая половина	Шкурлат	20	2,35—3,0	2,6975	21	0,75—1,05	0,926
	Малютино	3	2,2—3,0	2,683	4	0,7—1,1	0,975
	Гадяч	2	2,5; 2,6	2,55	3	0,9—1,0	0,933
	Чернянка	2	2,6; 2,75	2,675	2	0,7; 0,9	0,8
Средний плейстоцен	Прилуки	2			24	0,7—1,0	0,85
Ранний плейстоцен	Пивиха	16	2,35—2,80	2,55	70	0,7—1,0	0,90
	Гуныки II	61	2,25—3,15	2,59	24	0,9—1,15	1,04
	Чигирин	24	2,35—3,10	2,71	6	0,8—1,0	0,94
	Посевкино	5	2,4—2,5	2,45			

Материал. 15M₁ из Малютино, 2M₁ из Чернянки, 1M₁ из Шкурлата.
 Описание. Все M₁ характеризуются 6 дентиновыми полями на жевательной поверхности, ассиметричным параконидным комплексом. С внутренней стороны зуба отмечается 4 входящих угла, с внешней — 3. Эмаль зубов дифференцирована. Во входящих углах отмечается значительные отложения цемента (табл. 16).

Строение M₁ *M. oeconomus* довольно разнообразно. Можно выделить за А. Надаховским (1982) следующие морфотипы M₁ (рис. 19).

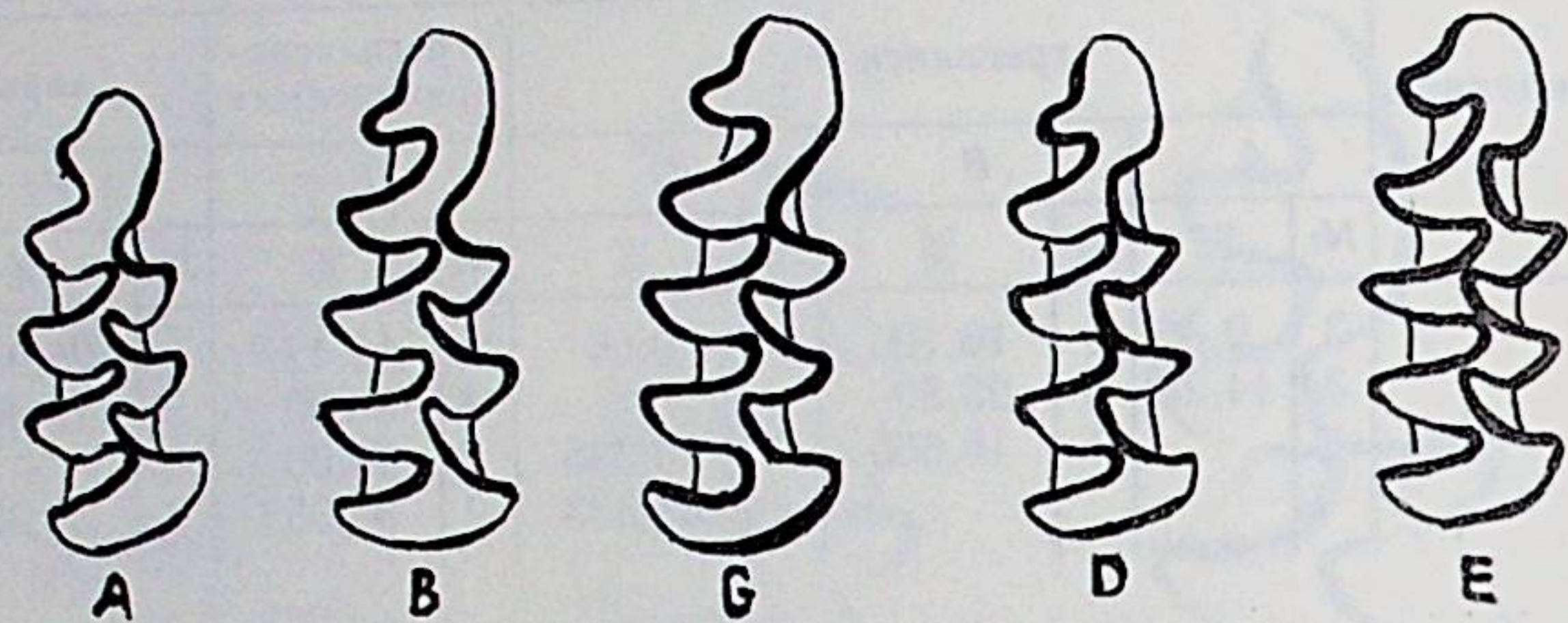


Рис. 19. Основные морфотипы жевательной поверхности M₁ *Microtus oeconomus* (по А. Nadachowski, 1982).

В местонахождениях Чернянка и Шкурлат обнаружено очень небольшое количество M₁ *M. oeconomus*. Наиболее представительное количество остатков этого вида определено из местонахождения Малютино. В этом местонахождении большинство экземпляров M₁ (7) не имеют добавочного входящего угла с наружной стороны передней петли параконида — морфотип В (рис. 20, 1—4). У 6M₁ отмечен слабо выраженный добавочный входящий угол на внешней стороне передней петли (морфотип С). Эти морфотипы особенно характерны для полевок-экономок. Лишь один M₁ из Малютино имеет мощную «грибовидную» переднюю петлю, хорошо отчлененную от остальной части зуба — морфотип Е (рис. 20, 5). Этот морфотип характерен для *M. nivalis* и является крайней вариацией для полевок-экономок.

1M₁ из месторождения Шкурлат имеет простое строение, без усложнения передней непарной петли — морфотип «экономус». 2 M₁ из Чернянки характеризуются разным строением: один из них имеет морфотип С — «экономус», другой — Е («нивалис») (рис. 21).

С р а в н е н и е. Полевки-экономки из микулинских местонахождений Русской равнины имеют относительно некрупные размеры (табл. 17), более мелкие, чем у валдайских *M. oeconomus*. Так, длина M₁ полевок-экономок из позднепалеолитической стоянки Новгород-Северская равна 2,6—2,9—3,2 (Рековец, 19786), длина M₁ позднеюрмских *Microtus oeconomus* Польши равна 2,64—2,84—2,96 (n = 16) (Nadachowski, 1982).

У полевок-экономок из раннеплейстоценовых местонахождений Русской равнины размеры M₁ мало отличаются от размеров микулинских *M. oeconomus* (табл. 18). Исключение составляют наиболее древние эоплейстоценовые *M. ex gr. oeconomus* из местонахождения Карай-Дубина, у которых средняя длина M₁ равна всего 2,59 мм (n = 9) (табл. 17).

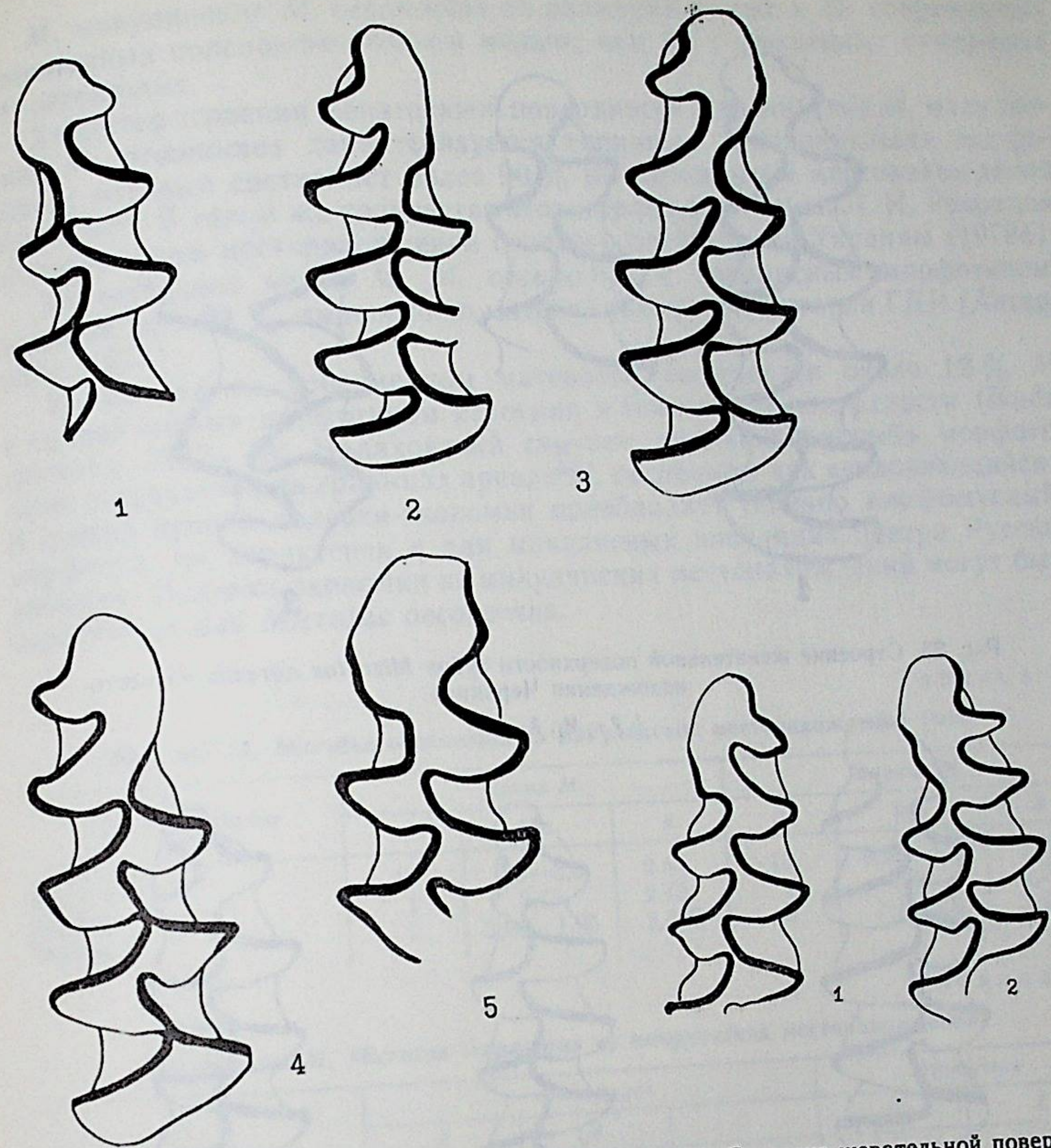


Рис. 20. Строение жевательной поверхности M₁ *Microtus oeconomus* (местонахождение Малютино).

Рис. 21. Строение жевательной поверхности M₁ *Microtus oeconomus* (местонахождение Чернянка).

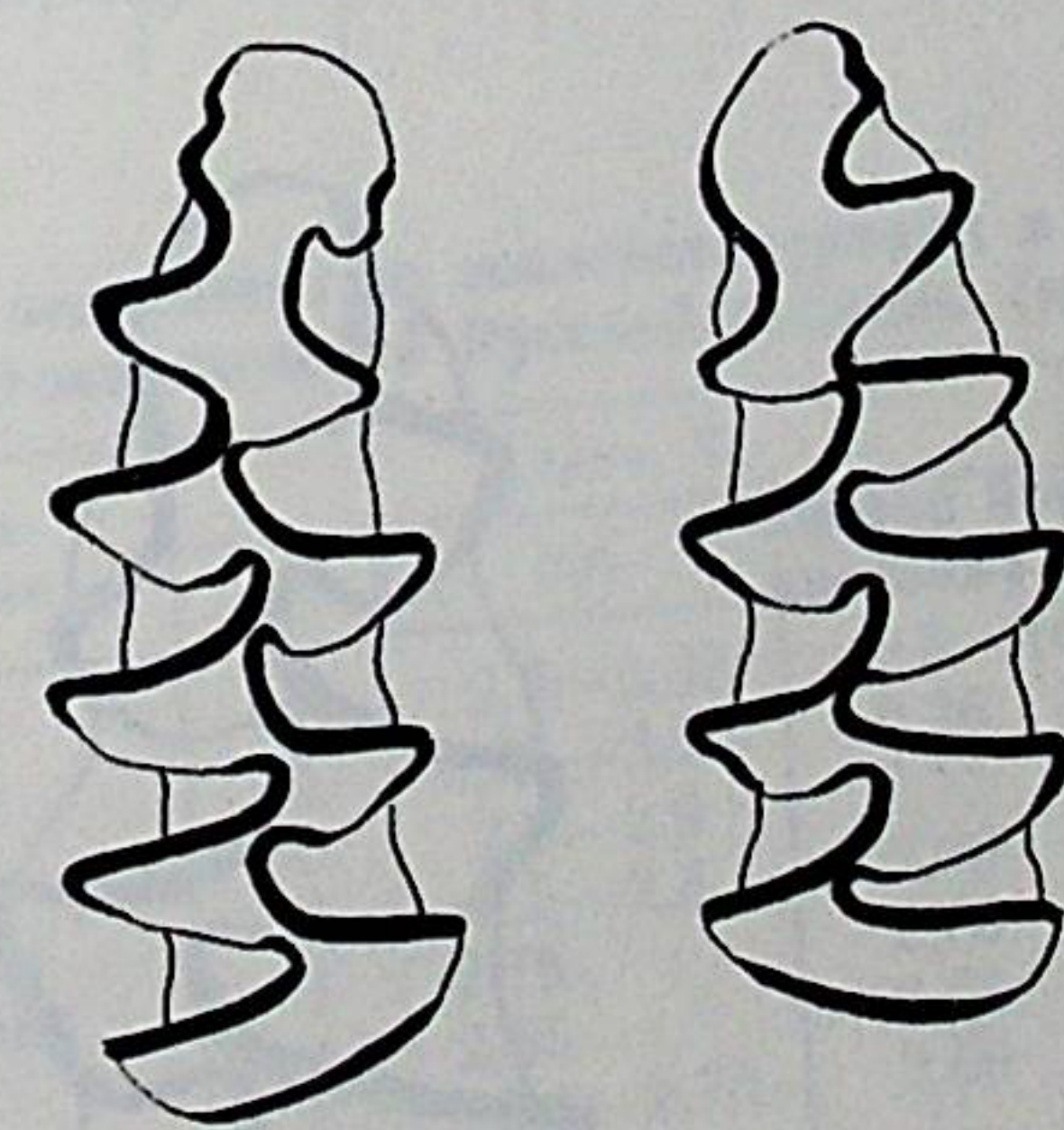


Рис. 22. Строение жевательной поверхности M₁ *Microtus agrestis* (местонахождение Гадяч).

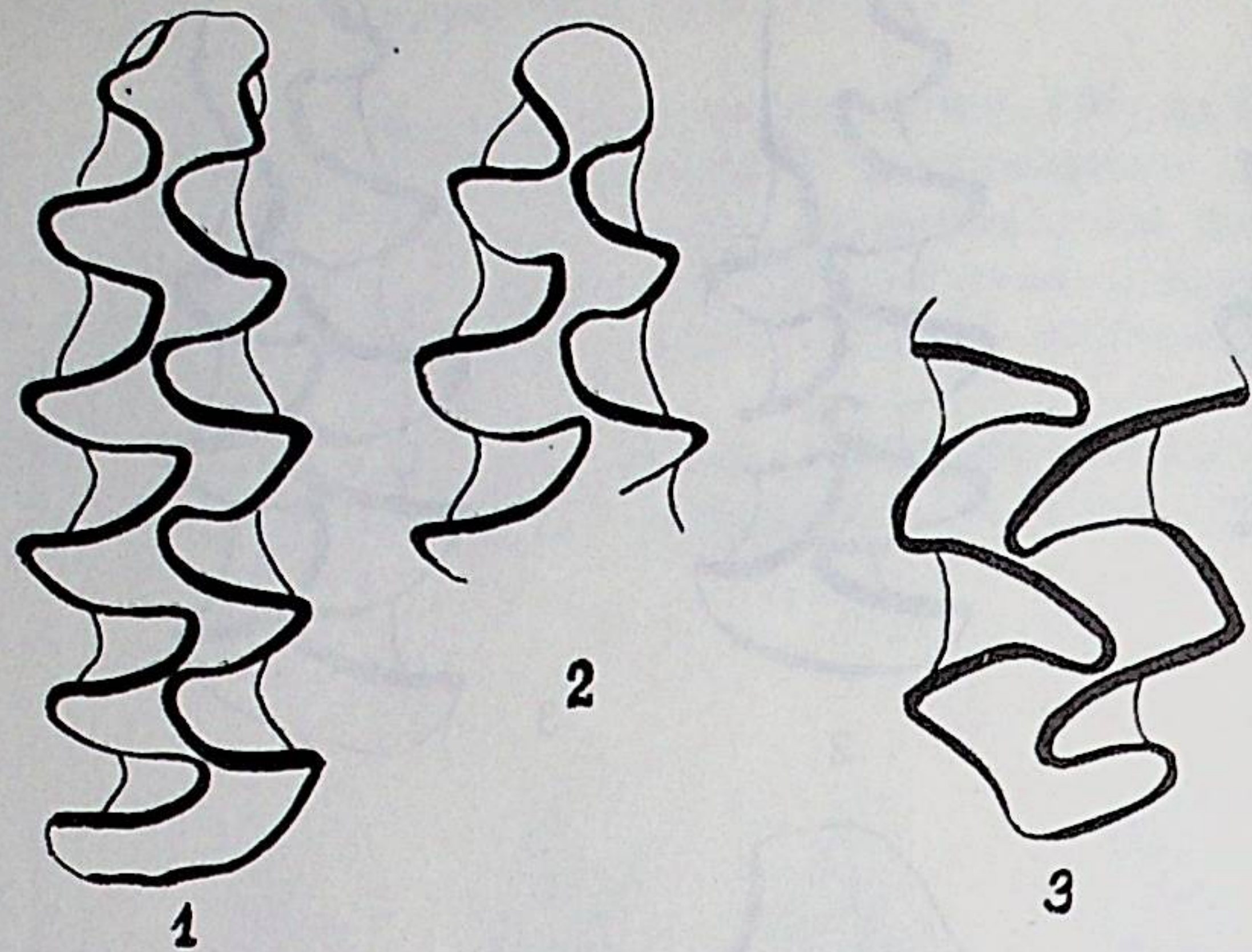


Рис. 23. Строение жевательной поверхности зубов *Microtus agrestis* из местонахождения Чернянка.

1, 2 — M_1 ; 3 — M^2 .

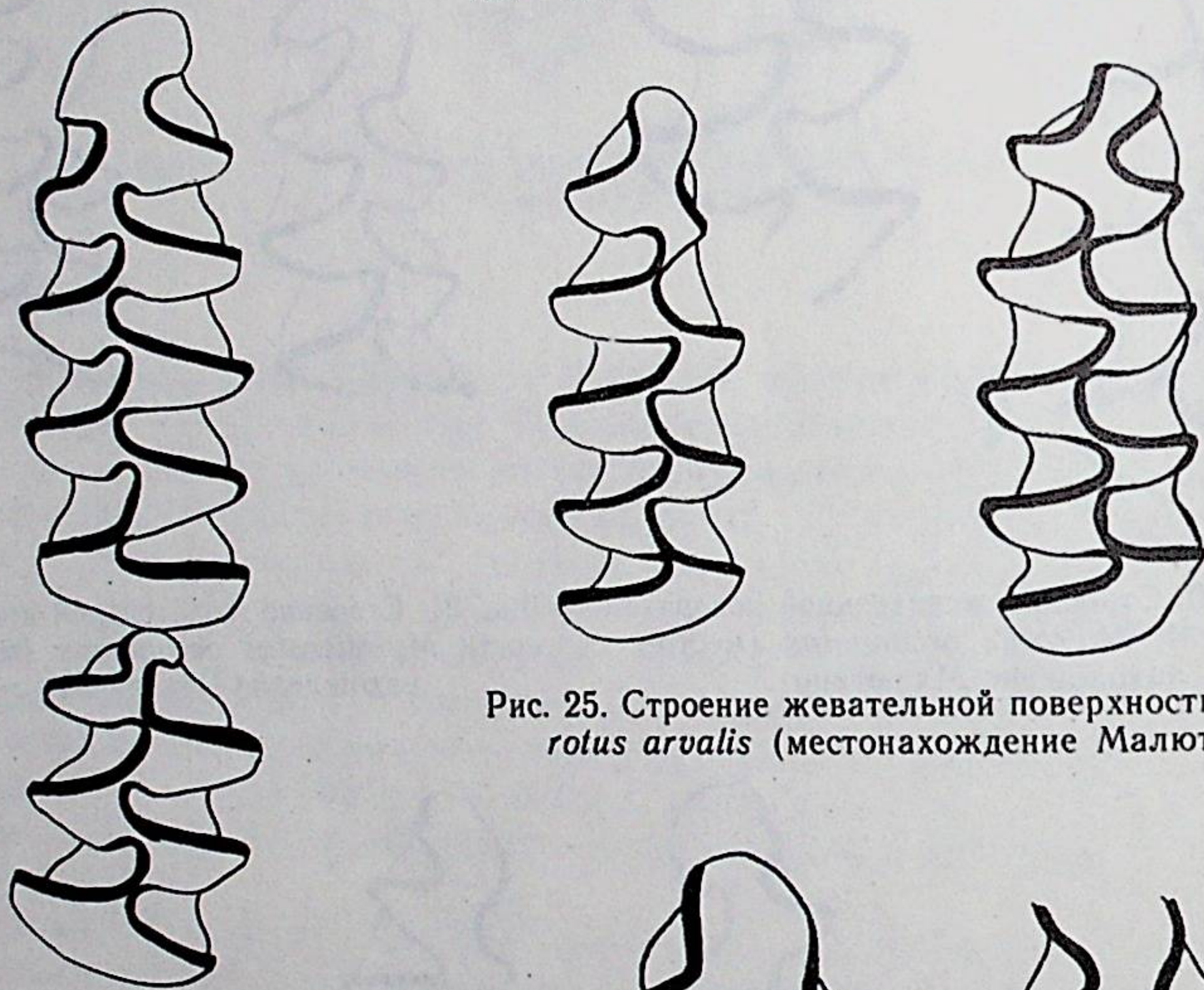


Рис. 24. Строение жевательной поверхности M_1 *Microtus agrestis* (местонахождение Малютино).

Рис. 25. Строение жевательной поверхности M_1 *Microtus arvalis* (местонахождение Малютино).



Рис. 26. Строение жевательной поверхности M_1 *Microtus arvalis* (местонахождение Чернянка).

M_1 микулинских *M. oesonotus* по размерам ближе к M_1 современных лесостепных полевок-экономок и мельче, чем M_1 современных тундровых *M. oesonotus*.

Характер строения жевательной поверхности большинства M_1 микулинских *M. oesonotus* характеризуется типичным «экономусным» морфотипом, который составляет более 90 % по материалам местонахождения Малютино. В таком же количестве этот морфотип отмечен Л. И. Рековцом по материалам местонахождений позднего плейстоцена Украины (19786).

Значительное число M_1 *M. oesonotus* с нивалисным морфотипом, достигающим 24 %, выделено по материалам для территории ГДР (Ангерманн, 1973).

В Польше на современном материале выделяется около 12 % M_1 с «нивалисным» морфотипом строения жевательной поверхности (Nada-chowski, 1982). А. Надаховский считает, что «нивалисный» морфотип чаще встречается на границах ареала *M. oesonotus* как «уклоняющийся». В центре ареала полевок-экономки преобладает типично «экономусный» морфотип, он характерен и для микулинских популяций центра Русской равнины. Полевки-экономки из микулинских местонахождений могут быть определены как *Microtus oesonotus*.

Таблица 16

Размеры M_1 *Microtus oesonotus* из микулинских местонахождений (мм)

Местонахождение	Длина M_1			Ширина M_1		
	n	lim	\bar{x}	n	lim	\bar{x}
Малютино	11	2,4—3,0	2,64	13	0,95—1,1	1,01
Шкурлат	1	2,75	2,75	1	1,00	1,00
Чернянка	2	2,80; 1,95	2,875	2	1,1; 1,1	1,10

Таблица 17

Морфотипы M_1 *Microtus oesonotus* из микулинских местонахождений

Местонахождение	«Экономус»						«Нивалис»			
	A		B		C		D		E	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Чернянка	1	100	7	50	6	42,86			1	50
Шкурлат									1	7,14
Малютино										

Таблица 18

Размеры M_1 *Microtus oesonotus* из эоплейстоценовых и раннеплейстоценовых местонахождений Русской равнины (мм)

Геохронология	Местонахождение	Длина M_1			Ширина M_1		
		n	lim	\bar{x}	n	lim	\bar{x}
Ранний плейстоцен	Пивиха	22	2,6—3,35	2,8	40	0,6—1,2	0,91
	Гуньки II	56	2,25—3,25	2,76	63	0,8—1,2	0,99
	Чигирин	10	2,6—2,9	2,75	12	0,9—1,1	1,0
	Посевкино	6	2,5—2,8	2,69	6	1,0—1,2	1,09
	Богдановка	1	2,75	2,75	2	1,0: 1,1	1,05
	Клепки	1	2,65	2,65	2	1,0: 1,0	1,0
Эоплейстоцен	Карай-Дубина	9	2,4—2,75	2,59	14	0,9—1,1	1,01

Microtus (Microtus) agrestis Linnaeus, 1761 —
темная (пашенная) полевка (рис. 22—24)

М а т е р и а л. $2M_1$ из местонахождения Гадяч, $5M_1$ из местонахождения Малютино, $2M_1$ из местонахождения Чернянка.

О п и с а н и е. M_1 с 7 или 8 дентиновыми полями на жевательной поверхности с 5 входящими углами с внутренней стороны зуба, с 4 входящими углами с внешней стороны зуба. Во входящих углах отмечается значительные отложения цемента. Передняя петля параконида M_1 из Гадяча имеет форму трилистника, с хорошо выраженными углублениями с внешней и внутренней стороны зуба, с добавочным едва заметным входящим углом с внутренней стороны зуба (рис. 22). $2M_1$ из Чернянки характеризуется 8 дентиновыми полями на жевательной поверхности, с сильно отчлененной вершиной передней непарной петли: $1M_1$ имеет 2 добавочных углубления с внешней и внутренней стороны «головки» (рис. 23, 1), другой — с почти полностью отчлененной округлой «головкой» передней петли (рис. 23, 2). $5M_1$ из Малютино характеризуются 7—8 дентиновыми полями, сложным строением параконида, с почти полным отчленением передней петли (рис. 24).

Размеры M_1 *M. agrestis* из микулинских местонахождений отражены в табл. 19. Все M_1 — очень крупные, их длина превышает 2,8 мм.

Таблица 19

Размеры M_1 *M. agrestis* из микулинских местонахождений (мм)

Местонахождение	Длина			Ширина		
	n	lim	\bar{x}	n	lim	\bar{x}
Гадяч	2	2,85; 3,0	2,925	2	1,1; 1,1	1,1
Малютино	5	2,80—3,00	2,89	5	1,0—1,1	1,08
Чернянка	1	2,90	2,90	2	1,1; 1,1	1,1

С р а в н е н и е. Зубы темной полевки из микулинских местонахождений сходны с таковыми современных темных полевок. Это сходство заключается: 1) в крупных размерах зубов, заметно превышающих размеры зубов морфологически схожих обыкновенных полевок; 2) в сложном строении параконидного комплекса; 3) в асимметричном строении петель в основании параконида (что не характерно для обыкновенных полевок).

Длина M_1 современных *M. agrestis* из центральных районов Русской равнины равна 2,65—2,83—3,2 мм ($n = 30$), у M_1 *M. arvalis* длина равна 2,4—2,62—2,85 ($n = 30$) (промеры сделаны в Зоологическом музее МГУ). M_1 современных темных полевок из северных регионов (бассейн Печоры) следующие: длина 2,75—2,89—3,1 ($n = 10$), ширина M_1 1,0—1,067—1,1 ($n = 10$).

Крупные размеры характерны и для древних представителей этого вида. Так, раннеплейстоценовые (миндельские) *M. agrestis* Франции имеют среднюю длину M_1 — 2,87 мм и также характеризуются усложненным параконидом (Chaline, 1972).

Пока отсутствуют данные о *M. agrestis* среднего плейстоцена. В раннем вюрме по материалам Польши M_1 *M. agrestis* имеют длину (среднюю) 2,9—2,97 мм. В позднем вюрме по материалам Польши M_1 *M. agrestis* становятся крупнее и их длина превышает 3 мм.

В мустьерских слоях палеолитической стоянки Молодово I (Среднее Приднестровье) также обнаружены остатки *M. agrestis*. Длина всех M_1 больше 3,0 мм, ширина M_1 также значительна и превышает 1,1 мм (Агаджанян, 1982). Передняя петля параконида этих зубов имеет усложненный характер.

Таким образом, на протяжении всего плейстоцена (начиная с минделя) полевки *M. agrestis* характеризуются крупными размерами и сложным строением переднего нижнего зуба, причем размеры зубов увеличиваются у популяций, обитавших в суровых условиях валдайской эпохи и вновь несколько уменьшаются после отступления ледника.

Microtus (Microtus) arvalis Pallas, 1779 —
обыкновенная полевка (рис. 25, 26)

М а т е р и а л. $1M_1$ из местонахождения Шкурлат, $2M_1$ из местонахождения Малютино, $2M_1$ из местонахождения Чернянка.

О п и с а н и е. Все M_1 с 7 разобщенными дентиновыми полями на жевательной поверхности зуба, с 4 входящими углами с внешней стороны зуба и 5 — с внутренней стороны, со значительными отложениями цемента во входящих углах, с хорошо дифференцированной эмалью зуба. Характер строения параконидного комплекса довольно простой, без усложнения передней непарной петли параконида. Петли в основании параконида симметричны (рис. 25, 26).

Размеры зубов небольшие: $2M_1$ из Малютино имеют длину 2,40, 2,35 мм; ширину — 0,9, 0,8 мм; $1M_1$ из Чернянки обломан, ширина его — 1,0 мм. Длина $1M_1$ из Шкурлата — 2,75 мм, ширина — 1,05 мм.

С р а в н е н и е. Зубы *M. arvalis* из микулинских местонахождений по размерам и форме сходны с зубами современных обыкновенных полевок (табл. 20).

Таблица 20

Размеры M_1 *M. ex. gr. arvalis* и *M. arvalis* из разновозрастных местонахождений Русской равнины (мм)

Геохронология	Местонахождение	Длина			Ширина		
		n	lim	\bar{x}	n	lim	\bar{x}
Современность	Центр Русской равнины Юг Русской равнины	30	2,4—2,85	2,62	30	0,8—1,05	0,94
		10	2,3—2,75	2,58	10	0,85—1,0	0,935
Последний плейстоцен, вторая половина	Шкурлат Малютино	1	2,75	2,75	1	1,05	1,05
		2	2,4—2,35	2,375	2	0,9; 0,8	0,85
Поздний плейстоцен, первая половина	Чернянка	1	—	—	1	1,0	1,0
		3	2,5—2,75	2,61	11	0,7—1,1	0,86
Средний плейстоцен	Пивиха	8	2,5—2,8	2,64	12	0,75—1,0	0,8
		22	2,25—2,85	2,43	23	0,8—1,0	0,9
		25	2,25—2,85	2,43	25	0,6—1,1	0,9
		8	2,35—2,9	2,71	8	1,0—1,05	1,01
		1	2,85	2,85	3	1,0—1,1	1,067
Ранний плейстоцен	Гульки II Гульки I	8	2,35—2,9	2,71	8	1,0—1,05	1,01
		1	2,85	2,85	3	1,0—1,1	1,067
Ранний плейстоцен	Верхняя Еманча Посевкино	8	2,35—2,9	2,71	8	1,0—1,05	1,01
		1	2,85	2,85	3	1,0—1,1	1,067
Ранний плейстоцен	Клепки	8	2,35—2,9	2,71	8	1,0—1,05	1,01
		1	2,85	2,85	3	1,0—1,1	1,067

По материалам Франции *M. arvalis* впервые отмечается в отложениях финального ресса (местонахождение Лазарет) и описаны как *M. arvalis lazaretiensis* (Chaline, 1972). Этот подвид имеет крупные размеры (средняя длина M_1 — 2,75 мм). По материалам местонахождений раннего вюрма Шалин описал мелкий подвид обыкновенной полевки *M. arvalis santenayensis*, средняя длина которой равна 2,43 мм (Chaline, 1972).

Поздневюрмские обыкновенные полевки Польши имеют довольно крупные размеры M_1 : длина M_1 — 2,45—2,66—2,89 ($n = 10$). Еще более крупных размеров достигают M_1 *M. arvalis* в голоцене: длина — 2,66—2,83—3,00 ($n = 30$) (Nadachowski, 1982).

Остатки обыкновенных полевков практически не встречаются в валдайских местонахождениях центра Русской равнины, что, несомненно, явилось результатом ухудшения климатических условий в период последнего оледенения. Этот вид был, видимо, оттеснен в это время в более южные районы.

Все изученные остатки мелких млекопитающих получены из микулинских местонахождений, расположенных от 50° с. ш. до 52° с. ш. В настоящее время здесь находится зона лесостепи. По микротириологическим материалам из этих местонахождений фиксируется: 1) преобладание во всех местонахождениях остатков степных видов мелких млекопитающих (степной мышухи, сурка, суслика, серого хомячка, большого тушканчика, тарбоганчика, обыкновенного хомяка, обыкновенной слепушки, желтой и степной пеструшек, узкочерепной полевки); 2) в местонахождениях Малютино, Чернянка и Гадяч обнаружены остатки 3 лесных видов — желтогорлой мыши, рыжей и темной полевков; 3) ряд видов, определенных из микулинских местонахождений, обладают пластичной экологией и относятся к группе интразональных видов (водяная полевка и полевка-экономка). Эти животные по пойменным биотопам проникают на север до зоны тундр и на юг до полупустынной зоны.

Таким образом, по микротириологическим материалам из местонахождений Малютино, Чернянка и Гадяч реконструируются лесостепные условия, по находкам из местонахождения Шкурлат — степные ландшафты.

Севернее, на юго-западе Ростовской низины, в местонахождении у с. Черемошник, в микулинском торфе были обнаружены остатки рыжей, узкочерепной и водяной полевков (Агаджанян, Ербаева, 1983). Этот состав свидетельствует о наличии лесных и луговых ландшафтов во время обитания этой фауны.

В разрезе Тимошковици (Гродненская обл.) из микулинских слоев были отобраны костные остатки рыжей и темной полевков — типично лесных видов (Калиновский, 1979).

Из отложений погребенной почвы, коррелируемой с аллювием II надпойменной террасы р. Клязьмы у с. Уловка, отмыты кости белки и европейской подземной полевки, что, несомненно, указывает на наличие лесных ландшафтов (Александрова, Цейтлин, 1965).

Таким образом, к северу от изученных нами местонахождений, на 56°—57° с. ш., в микулинское межледниковье были распространены лесные ландшафты.

Приведенные выше данные позволяют говорить о зональной структуре природной обстановки микулинского времени. Даже по небольшим микротириологическим материалам из местонахождений Русской равнины фиксируются лесная, лесостепная и степная зоны.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаджанян А. К. Мелкие млекопитающие из разреза стоянки Молодова 1. — В кн.: Молодова 1. Уникальное мустьерское поселение на Среднем Днестре. М., Наука, 1982, с. 154—172.
- Агаджанян А. К., Ербаева М. А. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М., Наука, 1982, 187 с.
- Агаджанян А. К., Маркова А. К. Желтые пеструшки *Eolagurus* (Rodentia, Mammalia) плейстоцена Русской равнины. — Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода, 1984, № 53, с. 75—85.
- Александрова Л. П., Цейтлин С. М. Местонахождение ископаемых остатков мелких млекопитающих в четвертичных отложениях бассейна р. Нерли (Владимирская обл.). — В кн.: Стратиграфическое значение антропогенной фауны мелких млекопитающих. М., Наука, 1965, с. 158—161.
- Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевков (*Microtinae*). — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, Наука, 1973, т. 3, с. 104—118.
- Калиновский П. Ф. Ископаемые грызуны Белоруссии. — В кн.: Геология и геохимия земной коры Белоруссии. М., Наука и техника, 1978, с. 48—54.

- Малева А. Г. Об изменчивости зубов полевков (*Microtinae*). — Тр. Зоол. ин-та. АН СССР, 1976, с. 48—57.
- Маркова А. К. Изменение морфологии зубов водяных полевков на протяжении плейстоцена. — В кн.: Вопросы палеогеографии плейстоцена ледниковых и перигляциальных областей. М., Наука, 1981, с. 91—110.
- Маркова А. К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. М., Наука, 1982, 184 с.
- Рековец Л. И. Новый подвид узкочерепной полевки (*Mimomys gregalis* Pall.) из позднеплейстоценовых отложений Украины. — Докл. АН УССР, 1978а, сер. В, № 6, с. 563—567.
- Рековец Л. И. Новый ископаемый подвид полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) из позднего плейстоцена Украины. — Докл. АН УССР, 1978б, сер. Б., № 7, с. 653—656.
- Chaline J. Les rongeurs du Pleistocene Moyen et Superieur de France. Cahiers de paleont., Paris, 1972, 410 p.
- Nadachowski A. Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. Warszawa—Krakow, 1982, 108 p.

MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF TEETH OF THE VOLE GENERA MICROTUS, ARVICOLA, LAGURUS, EOLAGURUS (RODENTIA, CRICETIDAE) FROM THE MIKULINO SITES OF THE RUSSIAN PLAIN

A. K. Markova

SUMMARY

Remains of the 20 species of small mammals reported have been obtained from the Mikulino (Riss—Würm) sites of the central Russian Plain located from 50° up to 52° N, the area now occupied by forest-steppe zone. During the Mikulino interglacial forest landscapes were spread further northwards up to 56°—57° N. Remains of steppe living species were predominant in all localities.

А. К. Каспаров

ОСТАТКИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
ИЗ ПОЗДНЕПАЛЕОЛИТИЧЕСКОГО ПОСЕЛЕНИЯ СУХОТИНО 4
В ЗАБАЙКАЛЬЕ

Современная фауна Забайкалья обладает значительным разнообразием. Из-за большой мозаичности ландшафтов видовой состав ее неоднороден. Обитатели таежных и лесостепных формаций присутствуют здесь наряду с обитателями степей и даже полупустынь. Материалом к познанию позднейшей истории формирования этого интересного териокомплекса служат фаунистические остатки из позднепалеолитических стоянок древнего человека в Забайкалье. Наиболее значительными из этих памятников, содержащими фаунистические остатки, являются Варварина Гора, Санный Мыс, Толбага и Сухотино 4.

Сухотино 4 расположено на окраине г. Читы. Памятник был открыт И. И. Кирилловым в 1972 г. Раскопки производились в 1973, 1979 и 1984 гг. Культурный слой был отнесен археологами к концу позднего палеолита. Вскрыто около 350 м². Культурные слои прослежены на протяжении почти всей толщи второй надпойменной террасы р. Ингоды и заключены в основном в мелкозернистых песках аллювиального происхождения (Кириллов, 1975). Выделяются 11 слоев. Первый из них расположен непосредственно под гумусом, а последний — на глубине 12—15 м, почти на русловом аллювии. Все слои содержали фаунистические остатки и разделены прослойками иловатых тонкозернистых песков светло-коричневого тона. Датировка по углю, собранному из 2-го слоя, дала возраст 26 110 ± 200 лет до наших дней (СО АН СССР — 1138). Возраст 11-го слоя предположительно около 30 000 лет, что соответствует времени образования второй террасы в регионе.

Сухотино 4 является долговременной стоянкой кроманьонского человека, относящейся ко времени конца позднего плейстоцена. По типологии каменной индустрии она занимает промежуточное положение между ранними памятниками Сибири с мустьерско-леваллуазской техникой обработки камня и стоянками с более прогрессивной технологией, характеризующейся наличием мелкого каменного инвентаря (Кириллов, 1973).

Определение фаунистических материалов из этого памятника проводилось ранее Н. К. Верещагиным и Н. Д. Оводовым (1975). Н. К. Верещагиным по материалам раскопок 1979 г. выделены сурок, лисица, волк, пещерная гиена, мамонт, шерстистый носорог, кулан, лошадь, северный и благородный олени, лось, бизон, сайга, газель, винторогая антилопа, баран. Однако на момент этих определений вскрытые слои 1, 2, 3 объединялись археологами в один, и материал оказался перемешан. Теперь ошибка исправлена и новые материалы из первых трех слоев уже разделены. В 1984 г. вскрыты также новые слои 4—11. Площадь вскрытия слоев была различной. Основной материал поступал из слоев 2, 3 и 6, раскопанных на наибольших площадях. Слои 4 и 9 брались очень малыми площадями и достоверно определяемых костных остатков не дали. Слой 11 обнаружен при шурфовке. Из других сделаны пока лишь единичные находки. Опре-

делено 1200 костных остатков, принадлежащих 21 виду млекопитающих (табл. 1). По видовому составу слои почти не различаются. Следует лишь отметить незначительное количество остатков косули в слое 2, отсутствующих в других слоях.

Таблица 1

Видовой состав остатков млекопитающих из поселения Сухотино 4

Виды	Слой									Всего
	1	2	3	5	6	7	8	10		
<i>Lepus tolai</i> Pall.		2/1*								2/1
<i>Ochotona daurica</i> Pall.			1/1							1/1
<i>Marmota</i> sp.				5/1						5/1
<i>Microtus gregalis</i> Pall.			1/1							1/1
<i>Microtus fortis</i> Büchner		1/1	5/1		3/1			2/1		11/4
<i>Canis lupus</i> L.		2/1		1/1						3/2
<i>Felis lynx</i> L.		1/1								1/1
<i>Equus</i> sp.	4/1	29/3	43/4		8/2	1/1		3/1		88/12
<i>Equus przewalskii</i> Pol.		4/1	2/1							6/2
<i>Equus hemionus</i> Pall.			1/1							1/1
<i>Coelodonta antiquitatis</i> Blum.	1/1	2/1	1/1	1/1						5/4
<i>Cervus elaphus</i> L.		40/3	14/2		7/1			1/1		62/7
<i>Capreolus pygargus</i> Pall.		2/1								2/1
<i>Alces alces</i> L.		3/1	4/2		3/1					10/4
<i>Rangifer tarandus</i> L.	2/1	134/4	91/5		110/5	7/1				344/16
<i>Bos baicalensis</i> N. Ver.		2/1								2/1
<i>Bison priscus</i> Boj.	17/2	113/4	35/3	2/1	15/1	4/1	1/1	3/1		190/14
<i>Spirocerus kiakh-tensis</i> M. Pavl.	1/1	7/2	3/2	1/1						12/6
<i>Gazella gutturosa</i> Pall.		14/2	7/1		22/3					43/6
<i>Saiga cf. tatarica</i> L.	1/1	16/1	7/1		15/2	1/1				40/6
<i>Capra sibirica</i> Pall.		3/1	2/1							5/2
<i>Ovis ammon</i> L.	24/2	271/7	161/5		20/2	5/1		4/1		474/18
Итого	50/9	646/33	381/32	10/5	203/18	18/5	1/1	13/5		1307/111

* В числителе указано количество костей, в знаменателе — особей

Кости сильно фрагментированы и практически непригодны для какой-либо морфометрической обработки, поэтому мы остановимся на описании массовых для этой стоянки видов: лошади, северного оленя, первобытного бизона и барана.

Выделяя позднеплейстоценовый (поздний мамонтовый) фаунистический комплекс для западного Забайкалья, Э. А. Вангенгейм (1977) указывает на присутствие в это время здесь 2 форм эквид: *Equus* sp. (мелкая форма) и *Equus hemionus* Pall. В памятнике определено небольшое количество остатков кулана — обломки костей посткраниального скелета, значительно уступающие по величине лошадиным. Кроме того, среди небольшого количества верхних зубов из слоев 2 и 3 можно отчетливо различить зубы двух типов строения: первый со средней величины средней складчатости зубами с 2—3 хорошо выраженными складками на задней стенке передней марки, средней величины протоконом, хорошо заметной шпорой. Зубы второго типа крупные, слабо складчатые, на задней стенке передней марки и на передней стенке задней здесь не более одной складки, протокон заметно вытянут вдоль оси зуба, шпора слабо выражена. Нижние зубы не имеют столь характерных отличий, но хорошо разделяются по

величине на крупные и более мелкие. На основании вышеизложенного мы считаем возможным предположить, что в материалах со стоянки Сухотино-4 присутствует еще и лошадь Пржевальского *Equus przewalskii* Pol. Так, из слоя 2 три нижних зуба и из слоя 3 два верхних можно отнести к мелкой лошади *Equus sp.*, а два верхних и два нижних зуба из слоя 2 и два верхних с обломком нижней челюсти из слоя 3 — к лошади Пржевальского. К сожалению, разделить эти две формы по костям посткраниального скелета не удалось. Примеры зубов приведены в табл. 2.

Таблица 2

Абсолютные размеры (мм) по коронке зубов лошади из Сухотино 4

Промеры	<i>Equus sp.</i>		<i>Equus przewalskii</i>	
	сл. 2	сл. 3	сл. 2	сл. 3
P^1				
Ширина	—	—	24,4	—
Длина протокона	—	—	18,8	—
P^3				
Длина	—	—	—	30,0
Ширина	—	—	—	28,6
Длина протокона	—	—	—	11,9
M^2				
Длина	—	24,3	31,5	28,2
Ширина	—	28,2	28,4	28,4
Длина протокона	—	13,8	12,8	11,3
P_2				
Длина	—	30,0	—	—
Длина задней долилки	—	15,5	—	—
M_1				
Длина	25,0; 25,0	26,5	—	—
Ширина	12,2; 12,7	13,8	—	—
Длина задней долилки	10,0; 8,9	12,2	—	—

Остатки северного оленя обращают на себя внимание своими небольшими размерами. Некоторые промеры, которые все же удалось сделать, при сравнении с такими же у северного оленя из позднего плейстоцена Северного и Среднего Урала (Кузьмина, 1971, 1975) оказываются заметно меньше (табл. 3). По размерам забайкальский северный олень приближается к оленю Северного Урала, однако, последний и сам был меньше, чем олени современной тундровой популяции (Кузьмина, 1971).

При определении остатков бизона обращалось внимание на возможность присутствия среди них остатков байкальского яка, который был распространен в Забайкалье в позднем плейстоцене (Верещагин, 1954; Бибилова, Верещагин и др., 1953). По морфологии суставных поверхностей и расположению гребней для прикрепления мышц кости бизона и яка значительно сходны. Учитывая значительную индивидуальную изменчивость, уверенно различить их можно лишь по общим пропорциям целых костей, однако таковых в наших сборах не оказалось, а потому и вычисление каких-либо индексов, отражающих эти пропорции, было невозможным. Лишь две первые и две вторые целые фаланги из слоя 2 и первая и вторая фаланги из слоя 3 оказались пригодны для таких измерений (табл. 4). Как видно из таблицы, имеется два типа фаланг: одни более короткие и массивные (первая и вторая передние фаланги из слоя 2), другие более грацильного склада (остальные из слоев 2 и 3). Для костей конечностей яка характерна большая массивность, нежели для таковых бизона (Дуброво, 1957). Вероятно, фаланги первого типа принадлежат байкальскому яку. Среди обломков прочих костей также возможно присутствие остатков этого вида.

При разделении остатков козлов и баранов мы руководствовались методикой, описанной В. И. Громовой (1953). Почти все остатки оказались принадлежащими крупному барану. Козлу принадлежали лишь несколько ниже перечисленных костей. В слое 2 это — обломки плечевой, пясти и

Таблица 3
Абсолютные размеры (мм) костей плейстоценового северного оленя из Забайкалья

Кости и промеры	Сухотино			Средний Урал		Северный Урал			
	N	LIM	M	(по Кузьминой, 1975)					
				n	lim	M	n	lim	M
Лопатка	2	42,7—43,0	42,9	3	47,0—53,5	50,2	—	—	—
Ширина через шишковидный бугор									
Плечевая	3	37,8—42,0	40,5	1	—	49,0	27	41,0—51,2	45,1
Ширина нижнего эпифиза									
Лучевая	2	42,2—40,1	41,2	5	46,0—53,0	50,7	14	44,0—48,7	45,6
Ширина верхнего эпифиза									
Ширина нижнего эпифиза	1	—	41,3	6	40,0—49,0	45,8	14	39,0—47,0	42,0
Пястная	1	—	41,8	3	42,5—46,5	44,7	14	37,5—44,0	41,6
Ширина нижнего эпифиза									
Передняя копытная фаланга	1	—	38,8	—	—	—	—	—	—
Максимальная ширина									
Большая берцовая	2	38,3—39,1	38,7	5	40,0—43,0	41,2	30	36,0—47,0	40,2
Ширина нижнего эпифиза									
Таранная	4	43,3—47,8	45,0	—	—	—	—	—	—
Максимальная длина кости	4	22,3—27,8	26,2	—	—	—	—	—	—
Ширина нижнего блока									
Плюсневая	1	—	24,3	5	31,0—33,0	31,8	12	25,7—34,2	30,8
Ширина верхнего эпифиза									
Ширина нижнего эпифиза	1	—	38,3	3	42,0—43,0	42,5	3	40,5—45,4	42,6
Задняя копытная фаланга									
Максимальная длина	1	—	37,3	—	—	—	—	—	—

Таблица 4

Абсолютные размеры (мм) и индексы (%) фаланг бизонов и яков

Виды	Передняя конечность						Задняя конечность					
	первая фаланга			вторая фаланга			первая фаланга			вторая фаланга		
	максимальн. длина	ширина диафиза	отношение ширины к длине, %	максимальн. длина	ширина диафиза	отношение ширины к длине, %	максимальн. длина	ширина диафиза	отношение ширины к длине, %	максимальн. длина	ширина диафиза	отношение ширины к длине, %
<i>Bison bonasus</i> , ЗИН, № 19823 Беловежская пуша	70,0	35,0	50	47,5	30,0	63	63,5	32,4	51	46,1	26,5	57
<i>Bos mutus</i> , ЗИН, № 8984 Тибет	64,0	36,7	57	38,6	35,0	90	64,2	34,1	53	43,4	29,4	68
<i>Bos baicalensis</i> Забайкалье, Сухотино 4	73,0	51,0	69	48,0	38,8	80	—	—	—	—	—	—
<i>Bison prisca</i> Забайкалье, Сухотино 4	62,5	32,0	51	44,0	29,7	67	70,0	32,0	46	46,2	24,0	52

плюсны. Отношение поперечника блока в срединном перехвате к ширине блока оказалось у обломка плеча равным 44,2 %. Для сибирского козла В. И. Громова приводит цифры 44,4—45,8 %. Для баранов подобная величина составляет 45,2—51,3 %. У обломка пясти отношение диаметра медиального отдела нижних суставных валиков к таковому на гребне равняется 60,1 %. Для сибирского козла оно составляет 58,5—60,8 %. У баранов это значение не бывает ниже 64 %. Обломок плюсны определен по характерным ребрам, образованным краями срединного желоба за нижним питательным отверстием. У баранов на этом уровне края желоба сглаживаются и рельеф кости уплощается.

В слое 3 выделена таранная и обломок пяточной кости. Таранная кость отнесена к роду *Capra* по характерной форме выступа на внутреннем крае задневерхнего конца медиального гребня верхнего блока, что является (по указанию В. И. Громовой) очень надежным признаком. На обломке пяточной кости, несмотря на большую величину его, хорошо видно, что гребень, идущий по переднему краю тела, в нижней своей части почти не выражен и поверхность кости над коракоидным отростком уплощена и выровнена, что является характерным признаком принадлежности к роду *Capra*. У баранов кость в этом месте имеет выпуклую форму.

Козел, вероятно, является сибирским, известным из палеолита Прибайкалья (Ермолова, 1978) и из позднепалеолитических слоев стоянок Санний Мыс и Студеное-1 в Западном Забайкалье (Базаров, Константинов и др., 1982).

Обломки костей барана свидетельствуют о том, что это была крупная форма. Снежный баран, обитающий в настоящее время севернее, в периоды похолоданий вполне мог проникать в Забайкалье. Самые мелкие из найденных остатков заметно превосходят по величине аналогичные кости этого вида. Видимо, здесь мы имеем дело с остатками горного барана-аргали, который обитал в Забайкалье уже в плейстоцене (Верещагин, 1960, Павлова, 1910) и исчез отсюда только в 30-х годах прошлого века (Фетисов, 1950).

Следует отметить находку в слоях 2 и 3 двух позвонков и в слое 5 эпистрофея, представляющих значительный интерес. Позвонки крупные (табл. 5, 6) и по особенностям строения видна принадлежность обоих к одному виду. Судя по пропорциям тела позвонков (они довольно удлиненные) и наличию межпоперечного отверстия при отсутствии вентральной пластины на поперечно-реберном отростке, можно считать, что это третий и четвертый шейные позвонки. Приостренное продольное ребро, идущее по вентральной стороне тела позвонков, и их величина говорят о принадлежности крупному копытному. У позвонка из слоя 3 имеется вполне развитый остистый отросток (у позвонка из слоя 2 нервная дуга обломана). Аналогичные позвонки гигантского оленя и, вообще, крупных cervid выглядят совершенно иначе: они менее массивны, межпоперечное отверстие большое и хорошо выраженное, в отличие от найденных сзади оно открывается, примерно, на уровне середины тела позвонка, далеко от края ямки. Очевидно, это остатки крупного полорогого. Из последних в наших материалах встречаются первобытный бизон, байкальский як и кяхтинский винторог.

Описываемые позвонки массивны, межпоперечный проход чрезвычайно малого диаметра и, начинаясь от головки, открывается сзади почти у самого края ямки. Головка позвонка слабовыпуклая, суставная поверхность ее частично продолжается на краниальных ветвях поперечно-реберных отростков, прирастающих к ней. Они коротки и массивны. Соответствующие им характерные вырезки имеются сзади, на краях ямки позвонка. На суставной поверхности головки у правого и левого латеральных краев имеются небольшие углубления, соединенные между собой слабым поперечным вдавлением, проходящим через центр головки позвонка. Вентральный гребень выражен, однако развит слабо.

Таблица 5

Абсолютные размеры (мм) эпистрофея кяхтинского винторога

Промеры	Сухотино 4, слой 5
Наибольшая длина тела (1) *	90,3
Длина зубовидного отростка (5)	18,2
Наибольшая ширина краниальной суставной поверхности, (9)	75,8
Наименьшая ширина позвонка (12)	58,5
Наибольшая ширина каудальной суставной поверхности (13)	61,0
Высота краниальной суставной поверхности (18)	49,0
Высота позвоночной ямки (19)	44,6

* Здесь и далее в скобках даны номера промеров по Дюрсту (Duerst, 1926).

Таблица 6

Абсолютные размеры (мм) шейных позвонков кяхтинского винторога из Сухотино 4

Промеры	III позвонок, слой 3	IV позвонок, слой 2
Максимальная длина тела позвонка (1)	75,6	71,1
Длина спинномозгового канала (3)	53,9	43,8
Наибольшая длина невральная дуги (4)	76,5	—
Длина суставной поверхности краниальных отростков (7)	13,6	—
Длина суставной поверхности каудальных отростков (8)	14,8	—
Наибольшая ширина в краниальных отростках (9)	63,3	—
Наибольшая ширина в каудальных отростках (17)	58,8	—
Ширина головки позвонка у межпоперечных отверстий (10)	44,7	42,5
Краниальная ширина спинномозгового канала (11)	0,97	10,0
Ширина тела на уровне межпоперечного канала (14)	54,6	—
Наибольшая ширина ямки позвонка (15)	63,1	59,2
Наибольшая высота без остистого отростка (20)	73,4	—
Высота головки позвонка (21)	43,8	36,5
Высота ямки позвонка (35)	38,4	33,8
Краниальная высота спинномозгового канала (24)	18,1	—
Сагиттальная длина дуги (26)	46,5	—

Третий и четвертый позвонки бизона имеют менее массивное тело, межпоперечный проход большого диаметра, выпуклую, полушаровидной формы головку и глубокую ямку с острыми краями без каких-либо вырезок или углублений на них. Краниальные ветви межпоперечных отростков сравнительно тонкие, уплощенные, вытянутые далеко вперед. Они отделены от головки позвонка заметной вырезкой и не несут на себе суставных поверхностей. Вентральный гребень сильно развит, образует на нижней стороне позвонка хорошо заметное ребро. Те же признаки характерны и для позвонков яка и овцебыка.

Вышеперечисленные особенности указывают на то, что найденные позвонки никак не могут принадлежать кому-нибудь из этих животных. Отдаленное сходство они имеют лишь с позвонками козла или архара, значительно превосходя их по величине. Остается предположить, что найдены позвонки кяхтинского винторога, *Spirocerus kiakhtensis* М. Пав., в строении которого, как указывал И. И. Соколов, «удивительно сочетались черты строения антилопы и быка или очень крупного козла» (Соколов, 1961, стр. 180).

Найденный эпистрофей сильно обломан. Сохранились лишь «зуб», окружающая его суставная поверхность и тело позвонка, поврежденное в области задней ямки. Он принадлежит крупному парнокопытному. От оленей он отличается значительной массивностью, иными размерами и положением зубовидного отростка, чрезвычайно слабым развитием вентрального гребня. Данный второй позвонок имеет некоторое сходство с эпистрофеем бычьих, однако имеет свои специфические черты строения. Сегментальная суставная поверхность его, простирающаяся с зубовидного отростка, расположена здесь под углом 90° к продольной оси позвонка, а у бычьих примерно 75°. У найденного позвонка в плане она представляет из себя правильный полукруг с зубовидным отростком в центре, а у полорогих это — как бы два сегмента, расположенные латерально и разделенные внизу хорошо заметной вырезкой. Такое строение позвонка говорит о малой подвижности и тяжелом складе головы животного, что как раз было свойственно винторогу (Соколов, 1961). В связи с этим следует обратить внимание на уже упоминавшиеся краниальные части поперечно-реберных отростков, входящих в специальные выемки на краях ямки предыдущего позвонка. Это дает дополнительное сочленение, подобное сочленению суставных отростков невральных дуг и, существенно повышая прочность соединения позвонков, явно ограничивает их подвижность. Вообще же подобное строение эпистрофея и шейных позвонков говорит о мощной, короткой, малоподвижной шее, поддерживавшей тяжелую массивную голову. Все это удивительно согласуется с представлениями И. И. Соколова о конституции кяхтинского винторога. Данная находка интересна тем, что до сих пор позвонки этого животного не были описаны (Калмыков, 1981).

Основную охотничью добычу обитателей стоянки составляли крупные копытные. Почти во всех слоях наиболее многочисленными были остатки барана аргали. В слое 6 остатков северного оленя было заметно больше, чем барана. Костные обломки благородного оленя чаще всего встречались в слое 2.

Комплекс фауны Сухотино 4 является «смешанным». На наличие подобных фаун не раз обращали внимание такие исследователи, как В. И. Громов, И. Г. Пидопличко, А. Н. Формозов, Э. А. Вангенгейм. Здесь в составе одного тафоценоза присутствуют обитатели лесов и лесостепей, представители мамонтовой фауны и животные аридных областей. Это шерстистый носорог, северный олень, первобытный бизон, сайга. Наряду с ними здесь присутствует дзерен, типичный обитатель монгольских аридных ландшафтов, даурская пищуха, лошадь Пржевальского, кулан, заяц-толай. Эмигрантом с юга можно считать и кяхтинского винторога, сформировавшегося как вид, вероятно, в конце плиоцена на территории Центральной Азии. Встречаются и виды умеренных таежных и лесостепных стадий, что говорит о несколько более мягких здесь условиях обитания, чем в центральных областях обширной перигляциальной степи. Это лось, изюбрь, косуля, волк, рысь, узкочерепная полевка. Крупный баран аргали может быть причислен к обитателям горно-степных ландшафтов, так как предпочитает места со слабопересеченным рельефом и остепненной растительностью в нижних поясах гор.

Обращает на себя внимание полное отсутствие в сборах остатков мамонта и чрезвычайно малое их количество в других сборах с этого памятника и из иных мест. Следует согласиться с Э. А. Вангенгейм и

признать, что данный регион характеризовался в то время значительной аридностью, и, являясь зоной экологического оптимума для шерстистого носорога, был почти неприемлем для мамонта. В данном памятнике остатки носорога присутствуют в незначительном количестве (видимо, первобытные охотники мало охотились на этого зверя), однако в местных музеях кости и черепа шерстистого носорога многочисленны. На недавно обнаруженной стоянке Кодахта (район станции Карымская), носорог обнаружен во всех трех слоях. Это позволяет заключить, что он обитал здесь, по крайней мере, с конца каргинского потепления до начала голоцена, т. е. примерно 22—10 тыс. лет тому назад.

В конце плейстоцена Забайкалье входило в состав южной части обширной перигляциальной зоны. Изучение спорово-пыльцевых спектров при раскопках палеолитических поселений показывает, что мозаичное сочетание ландшафтов, характерное для Забайкалья, сохранялось от позднего плейстоцена до наших дней (Базаров, Константинов и др., 1982). Под влиянием климатических колебаний менялся лишь «удельный вес» различных ландшафтов: в определенный момент преобладали степные, а южно-таежные и лесостепные сокращались, но никогда не исчезали совсем. Юго-восточное Забайкалье, где находится описываемая стоянка, могло, кроме того, испытывать влияние обширных открытых пространств Монголии, не входивших в перигляциальную зону.

Указанные причины привели к образованию своеобразной «смешанной фауны» на территории Забайкалья, что еще раз подтверждается находками на Сухотино 4.

ЛИТЕРАТУРА

- Базаров Д. Б., Константинов М. В., Иметхенов А. Б. Геология и культура древних поселений Западного Забайкалья. Новосибирск, Наука, 1982. 161 с.
- Бибикова В. И., Верещагин Н. К., Гарутт В. Е., Юрьев К. Б. Новые материалы по четвертичной фауне Забайкалья (Ошурково, Тологой). — Матер. и исслед. по археологии СССР, М.—Л., изд. АН СССР, 1953, № 39, с. 463—475.
- Верещагин Н. К. Байкальский як (*Poephagus baikalensis* N. Ver., sp. nova, Mammalia) из плейстоценовой фауны восточной Сибири. — Докл. АН СССР, М., 1954, т. 99, № 3, с. 455—458.
- Верещагин Н. К., Иваньев Л. Н., Кузнецов М. Ф. К истории фауны млекопитающих и стратиграфии кайнозойских отложений Западного Забайкалья. — Тр. Бурят. компл. НИИ, сер. геол.-геогр., Улан-Удэ, 1960, вып. 2, с. 51—66.
- Громова В. И. Остеологические отличия родов *Sariga* козлы и *Ovis* бараны. — Тр. Комис. по изуч. четверт. периода, 1953, т. 10, вып. 1, 124 с.
- Дуброво И. А. Первая находка ископаемого яка (*Poephagus* sp.) в Якутии. — *Vertebrata Palasiatica*, 1957, т. 1, № 4, с. 293—300.
- Ермолова Н. М. Териофауна долины Ангары в позднем антропогене. Новосибирск, Наука, 1978, 220 с.
- Калмыков Н. П. К истории рода *Spirocerus* Boule et Teilhard de Chardin в Забайкалье. — Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода, М., 1981, № 51, с. 149—157.
- Кириллов М. И., Рижский М. И. Очерки древней истории Забайкалья. — Чита, изд. Чит. гос. пед. ин-та, 1973. 136 с.
- Кириллов И. И., Константинов М. В. Палеолит Восточного Забайкалья в свете новых археологических исследований. — В кн.: Соотношение древних культур Сибири и сопредельных территорий. Новосибирск, Наука, 1975, с. 78—86.
- Кузьмина И. Е. Формирование териофауны северного Урала в позднем антропогене. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1971, т. 49, с. 44—122.
- Кузьмина И. Е. Некоторые данные о млекопитающих Среднего Урала в позднем плейстоцене. — Бюл. Комис. по изуч. четверт. периода, 1975, № 43, с. 63—77.
- Кузьмина И. Е. О происхождении и истории териофауны сибирской Арктики. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Л., 1977, т. 63, с. 18—55.
- Оводов Н. Д. Фауна палеолитических стоянок Сибири и проблема хронологических и палео-ландшафтных толкований. — В кн.: Соотношение древних культур Сибири с культурами сопредельных территорий. Новосибирск, Наука, 1975, с. 35—50.
- Павлова М. В. Описание ископаемых остатков млекопитающих Троицкосавско-Кяхтинского музея. — Тр. Троицкосавско-Кяхтинского отделения Приамурского отдела Импер. русск. геогр. о-ва, СПб., 1910, т. 13, вып. 1, с. 21—64.
- Соколов И. И. Винторогие антилопы рода *Spirocerus* Boule et Teilhard de Chardin. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1961, т. 29, с. 156—182.
- Фетисов А. С. К вопросу о происхождении и формировании фауны млекопитающих Забайкалья. — Изв. биол.-географ. НИИ при Иркут. гос. ун-те, Иркутск, 1950, т. 10, вып. 3, с. 12—25.

REMAINS OF MAMMALS FROM THE LATE PALEOLITHIC SITE SUKHOTINO 4 IN THE TRANSBAIKALIA

A. K. Kasparov

SUMMARY

1200 bone remains reported from the long-term site of late Paleolithic hunters from Sukhotino 4 have been found to belong to 21 species of mammals. These include *Ovis ammon*, reindeer, protobison, three species of horses, red deer. The animals must have been the essential prey of the primitive hunters inhabiting the site dated by the end of the late Pleistocene and boundary of the Holocene. The paper describes for the first time epistropheus; third and fourth vertebrae of *Spirocerus kiakhtensis*.

Species composition of the fauna suggests milder climate conditions in the eastern Transbaikalia in the end of the late Pleistocene than in the more northern regions of East Siberia.

Н. Д. Праслов

СКУЛЬПТУРНОЕ ИЗОБРАЖЕНИЕ МАМОНТА ИЗ РАСКОПОК КОСТЕНОК 1 В 1985 г.

Среди многочисленных и разнообразных сюжетов в искусстве палеолитического человека видное место занимают изображения мамонтов (Гарутт, 1960, с. 150). Они представлены в гравюре, в наскальных красочных росписях и в скульптуре малых форм. На территории Западной Европы преобладают плоские или барельефные изображения, в Центральной и Восточной Европе доминирует мелкая пластика. Особенно значительные серии скульптурных изображений мамонта известны из раскопок в Костенках (Ефименко, 1958, с. 385—388; Абрамова, 1962, с. 59; Рогачев, 1962, с. 78—80). Маленькие фигурки, выполненные в условно-схематической манере из плотных кусков мела или мелоподобного известняка, найдены в верхнем культурном слое Костенок 1, в верхнем горизонте Костенок 4 и во втором культурном слое Костенок 11. Почти все они имеют плоское ровное основание, удобное для того, чтобы их можно было поставить. Шишковидная голова слегка возвышается над массивным корпусом с горбатой спиной. Такие характерные черты видел первобытный охотник у своего исполинского современника, и ни у кого из тех, кто смотрит на эти фигурки теперь, не возникает сомнения, что изображен именно мамонт. У некоторых фигурок имеется изображение хобота, ног, но в большинстве случаев моделированы только голова и корпус. Правда, сделано это с таким мастерством, что сразу же узнается мамонт. В Костенках 1 и особенно в Костенках 11 имеется много миниатюрных полусферических фигурок, которые еще в большей условной манере передают, по-видимому, изображения мамонтов (Рогачев, 1962, с. 79). Не будь рядом более реалистических скульптурок, мы вряд ли смогли их трактовать как изображения мамонтов, но здесь мы всегда должны учитывать разное восприятие и разные ассоциации, возникающие у современного человека, никогда не видевшего живого мамонта, и у палеолитического охотника, постоянно с ним сталкивавшегося.

В целом же, несмотря на некоторые индивидуальные различия, можно считать, что все скульптурные изображения мамонта в Костенках выполнены, как указывалось выше, по одному канону. Поэтому неожиданной и не вписывающейся в этот канон явилась находка нового скульптурного изображения мамонта в верхнем культурном слое Костенок 1 в 1985 г.

Новая фигурка мамонта встречена в нижней части мощного культурного слоя на кв. М-73. Здесь рядом с крупной лопаткой мамонта, лежащей гребнем вниз и как бы прикрывавшей толщу культурного слоя, окрашенного в черный цвет мелкими частицами костного угля, лежало несколько крупных обломков черепа и других костей мамонта. Как позднее выяснилось, лопатка прикрывала небольшую ямочку, вырытую в суглинке на глубину в 20 см от древней дневной поверхности. На краю этой ямочки на поверхности суглинка слегка наклонно в восточную сторону лежала плоская фигурка мамонта.

Изображение мамонта (см. рис., вклейка) выполнено из плоской, слегка асимметричной по толщине плитки плотного известняка. Подобная порода часто встречается на Костенках 1 в виде щебенки, но изделий

и нее не находили. Плоские стороны плитки почти не обработаны, они лишь слегка подправлены скоблением или шлифовкой. Максимальная толщина фигурки у задних ног 13 мм, минимальная около головы — 8 мм. Длина фигурки 40 мм, высота в холке — 35 мм.

Контур мамонта, по-видимому, вырезан кремневым орудием по всему периметру, а затем задняя его часть, спина и голова дополнительно обработаны абразивом, что придало изображению более законченный облик. Массивные ноги разделены глубокой полукруглой выемкой на передние и задние, а на ровной плоской поверхности ног имеется пропилен, который членит их на правые и левые.

Судя по грубой резьбе, оставившей четкие следы обработки, известняк очень плотный, кремнистый. Да и скол спереди, на месте хобота, также указывает на значительную плотность породы.

Силуэт мамонта передан в характерной для палеолитического художника манере. Голова слегка отделена от массивного корпуса прорезанной и пришлифованной выемкой. Неглубокими канавками с обеих сторон низко опущенный хобот отчленен от передних ног. Фигурка хорошо стоит на плоскости и по типу оформления ног и брюшной выемки напоминает скульптуры мамонта из песчаника в Авдеевской стоянке (Гвоздовер, Григорьев, 1976) и из бивня мамонта в Чехословацкой стоянке Пшедмость. Но между ними имеются и существенные различия в передаче формы головы и хобота, а также и в том, что у костенковской фигурки хорошо выражено разделение передних и задних ног на правые и левые. В Авдеево и в Пшедмости подобного нет.

На нижней части новой костенковской фигурки хорошо сохранились следы интенсивной темно-вишневой краски. На остальной поверхности имеются лишь следы былой окрашенности. Причем, надо особо подчеркнуть, что фигурка залегала в неокрашенном слое. Следовательно, можно с уверенностью говорить о том, что скульптура мамонта была окрашена в красный цвет после завершения ее создания.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова З. А. Палеолитическое искусство на территории СССР. — Свод археологических источников, вып. А 4—3, 1962, 84 с.
- Гарутт В. Е. Мамонт в изображении человека верхнего палеолита. — Материалы и исследования по археологии СССР, № 79, 1960, с. 150—163.
- Гвоздовер М. Д., Григорьев Г. П. Работы Авдеевской палеолитической экспедиции. — Археологические открытия 1975 г., М., 1976, с. 59.
- Ефименко П. П. Костенки I. М.—Л., изд-во АН СССР, 1958, 451 с.
- Рогачев А. Н. Схематичные скульптуры животных из Костенок. — Свод археологических источников, вып. А 4—3, 1962, с. 78—80.

A MAMMOTH FIGURINE FROM SITE KOSTENKI I FOUND IN 1985

N. D. Praslov

SUMMARY

An original mammoth figurine made of calcareous slab was found in the upper cultural layer of the site Kostenki I in 1985. Length of the figure is 40 mm, height 35 mm. Contour of the mammoth was cut out by a silicon artefact and improved by abrasive treatment. Massive legs of the mammoth were divided not only into fore and hind, but also into right and left ones. The figurine mammoth traces of intensive dark cherry colour.

УДК 569.614

Исследование бивней мамонтов. Верещагин Н. К., Тихонов А. Н. — В кн.: Млекопитающие четвертичной фауны СССР. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 3—14 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 149).

Изучение серии бивней (187 экз.), собранных в арктической зоне Сибири, позволило впервые установить характер и темп роста бивней на протяжении всей жизни особей (рис. 5, 6), а также ряд жизненных особенностей мамонтов: соотношение полов — 1:1; наступление половой зрелости к 20 годам; предельную продолжительность жизни — 75—80 лет. Окраска поверхностей бивней фосфатами (азовским, либо виванитом в осадках) служит критерием тафономических и хронологических датировок захоронений. Характерстирования концов бивней и случаи их прижизненных переломов (4.3 %) указывают на важную функцию этих зубов — вспарывание коры деревьев летом и выламывание льда из трещин для утоления жажды зимой. Отмечены случаи заболеваний и уродливые разрастания ткани бивней. Библ. 9 назв., табл. 2, ил. 17.

УДК 569.614

Происхождение слонов Elephantidae и пути их филогении. Гарутт В. Е. — В кн.: Млекопитающие четвертичной фауны СССР. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 15—32 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 149).

Анализируются вопросы происхождения слонов и их прародины. В качестве вероятных предков указаны бугорчатозубые мастодонты. Древнейшим настоящим слоном является *Primelephas gomphothroides* из миоцена восточной части экваториальной Африки. В начале плиоцена происходит разделение единого ствола слонов на 4 ветви — подсемейства. В конце плиоцена слоны широко распространяются по всему африканскому континенту, а затем проникают в Евразию. Подсемейство Mammuthinae достигает американского континента. В конце плейстоцена ареал слонов резко сокращается. В настоящее время они сохраняются лишь в Африке и тропической Азии. В статье даются основные морфологические характеристики отдельных подсемейств, родов и видов. Библ. 74 назв., ил. 5.

УДК 599.742.1 (551.791)

Плейстоценовые волки (род *Canis*) Большого Кавказа. Барышников Г. Ф. — В кн.: Млекопитающие четвертичной фауны СССР. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 33—52 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 149).

Изучение ископаемых остатков псовых рода *Canis* из пещер Кударо 1, Кударо 3, Малая Воронцовская показало присутствие в плейстоцене Кавказа 2 видов волков: *Canis cf. etruscus* (ашель), *C. lupus* (от позднего ашеля до современности) и койота *C. ex gr. latrans* (ашель). Находка койота — первая в Закавказье и одна из наиболее поздних на евроазиатском материке. Библ. 50 назв., табл. 4, ил. 9.

УДК 569.723

Основные направления эволюции и расселения лошадей подсемейства Equinae. Кузьмина И. Е. — В кн.: Млекопитающие четвертичной фауны СССР. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 53—61 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 149).

Представители подсемейства Equinae известны с плиоцена. Исходным видом считается *Dinohippus leidianus*. Подроды лошадей сформировались около 3 млн. лет назад. Тогда же, видимо, произошло их проникновение в Евразию и расселение до Африки. С учетом новейших палеонтологических работ американских и европейских авторов составлена схема филогенетических связей внутри подсемейства. Библ. 48 назв., ил. 1.

УДК 569.722 (551.791)

Остатки носорога *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* из ашельского слоя пещеры Кударо 1 (Большой Кавказ). Барышников Г. Ф., Герен К. — В кн.: Млекопитающие четвертичной фауны СССР. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 62—73. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 149).

Детально описываются остатки носорога (молочные и постоянные зубы, кости конечностей) из базальной части ашельских отложений пещеры Кударо 1. Они отнесены к поздней форме этрусского носорога *Dicerorhinus etruscus brachycephalus*, обитавшем в раннем плейстоцене и исчезнувшем в Европе в минделе. Возможно, что на Кавказе он жил и позднее. Проведенное сравнение с бинагадинским носорогом *D. binagadensis* показало близость последнего к европейскому *D. hemitoechus*. Библ. 14 назв., табл. 8, ил. 7.

УДК 599.323.4

Морфологические особенности зубов полевок родов *Microtus*, *Arvicola*, *Lagurus* и *Eolagurus* (*Rodentia*, *Cricetidae*) из микулинских местонахождений Русской равнины. Маркова А. К. — В кн.: Млекопитающие четвертичной фауны СССР. Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 74—97 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 149).

Все изученные остатки 20 видов млекопитающих получены из микулинских (рисс-вюрмских) местонахождений центра Русской равнины, расположенных от 50° до 52° с. ш. В настоящее время здесь находится зона лесостепи. В микулинское межледниковье севернее, на 56°2'—57° с. ш., были распространены лесные ландшафты. Преобладающими во всех местонахождениях были остатки степных видов. Библ. 13 назв., табл. 20, ил. 26.

УДК 569.6(119:235.35)

Остатки млекопитающих из позднепалеолитического поселения Сухотино 4 в Забайкалье. Каспаров А. К. — В кн.: Млекопитающие четвертичной фауны СССР. Л., Зоол. ин-т АН СССР, с. 98—106 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 149).

На основании определения 1200 костных остатков из долговременной стоянки позднепалеолитических охотников Сухотино 4 отмечен 21 вид млекопитающих. Среди них баран-аргали, северный олень, первобытный бизон, 3 вида лошадей, благородный олень. Эти животные в основном составляли охотничью добычу первобытного населения стоянки, которая датируется концом позднего плейстоцена—рубежом голоцена. В статье впервые описываются эпистрофей, III и IV шейные позвонки кяхтинского винторога. Видовой состав фауны говорит о более мягких климатических условиях в Восточном Забайкалье в конце позднего плейстоцена, чем в более северных областях Восточной Сибири. Библ. 18 назв., табл. 6.

УДК 599.61(470.324.57.66)

Скульптурное изображение мамонта из раскопок Костенок 1 в 1985 г. Праслов Н. Д. — В кн.: Млекопитающие четвертичной фауны СССР, Л., Зоол. ин-т АН СССР, 1986, с. 107—108 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 149).

Летом 1985 г. при раскопках верхнего культурного слоя Костенок 1 было найдено оригинальное скульптурное изображение мамонта, выполненное из плитки известняка. Длина фигурки 40 мм, высота — 35 мм. Контур мамонта вырезан кремневым орудием и подправлен абразивной обработкой. Массивные ноги мамонта расчленены не только на передние и задние, но и на правые и левые. На скульптуре сохранились следы интенсивной окраски в темно-вишневый цвет. Библ. 5 назв., ил. 2.

СОДЕРЖАНИЕ

Верещагин Н. К., Тихонов А. Н. Исследование бивней мамонтов	3
Гарутт В. Е. Происхождение слонов Elephantidae и пути их филогении	15
Барышников Г. Ф. Плейстоценовые волки (род <i>Canis</i>) Большого Кавказа	33
Кузьмина И. Е. Основные направления эволюции и расселения лошадей подсемейства Equinae	53
Барышников Г. Ф., Герен К. Остатки носорога <i>Dicerorhinus etruscus brachycephalus</i> из ашельского слоя пещеры Кударо 1 (Большой Кавказ)	62
Маркова А. К. Морфологические особенности зубов полевок родов <i>Microtus</i> , <i>Arvicola</i> , <i>Lagurus</i> и <i>Eolagurus</i> (<i>Rodentia</i> , <i>Cricetidae</i>) из микулинских местонахождений Русской равнины	74
Каспаров А. К. Остатки млекопитающих из позднепалеолитического поселения Сухотино 4 в Забайкалье	98
Праслов Н. Д. Скульптурное изображение мамонта из раскопок Костенок 1 в 1985 г.	107
Рефераты	109

CONTENTS

Vereshchagin N. K., Tikhonov A. N. A Study of Mammoth Tusks	3
Garutt V. E. Origin of Elephants Elephantidae and Their Phylogeny	15
Baryshnikov G. F. Pleistocene Wolves (genus <i>Canis</i>) of the Greater Caucasus	33
Kuzmina I. E. The Main Trends of Evolution and Distribution of Horses of the Equinae Subfamily	53
Baryshnikov G. F., Gueren K. Remains of Rhinoceros <i>Dicerorhinus etruscus brachycephalus</i> from the Acheulean Layer of the Cave Kudaro 1 (Greater Caucasus)	62
Markova A. K. Morphological Characteristics of Teeth of the Vole Genera <i>Microtus</i> , <i>Arvicola</i> , <i>Lagurus</i> , <i>Eolagurus</i> , (<i>Rodentia Cricetidae</i>) from the Mikulino Sites of the Russian Plain	74
Kasparov A. K. Remains of mammals from the Late Paleolithic Site Sukhotino 4 in the Transbaikalia	98
Praslov N. D. A Mammoth Figurine from site Kostenki 1 found in 1985	107
Summaries	109

**МЛЕКОПИТАЮЩИЕ
ЧЕТВЕРТИЧНОЙ ФАУНЫ СССР**

Труды Зоологического института АН СССР

Том 149

Утверждено к печати
Зоологическим институтом АН СССР
План 1986 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *С. Е. Станкевич*

ИЛЛЮСТРАЦИИ

Подписано к печати 18.07.86. М-18791. Формат 70×108¹/₁₆. Печать офсетная.
Бумага тип. Гарнитура литер. Объем 9,80 усл.-печ. л., 10 уч.-изд. л., 7 печ. л. +
+1 п. л. вклейки. Тираж 800 экз. Заказ № 662. Цена 1 р. 80 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, 9 линия, 12

К статье Н. К. Верещагина и А. Н. Тихонова, стр. 3—14



Рис. 3. Постоянный бивень i^{1st} прорезался из челюсти полуторогодовалого мамонтенка.



Рис. 4. Основание бивня у 75-летнего мамонта.

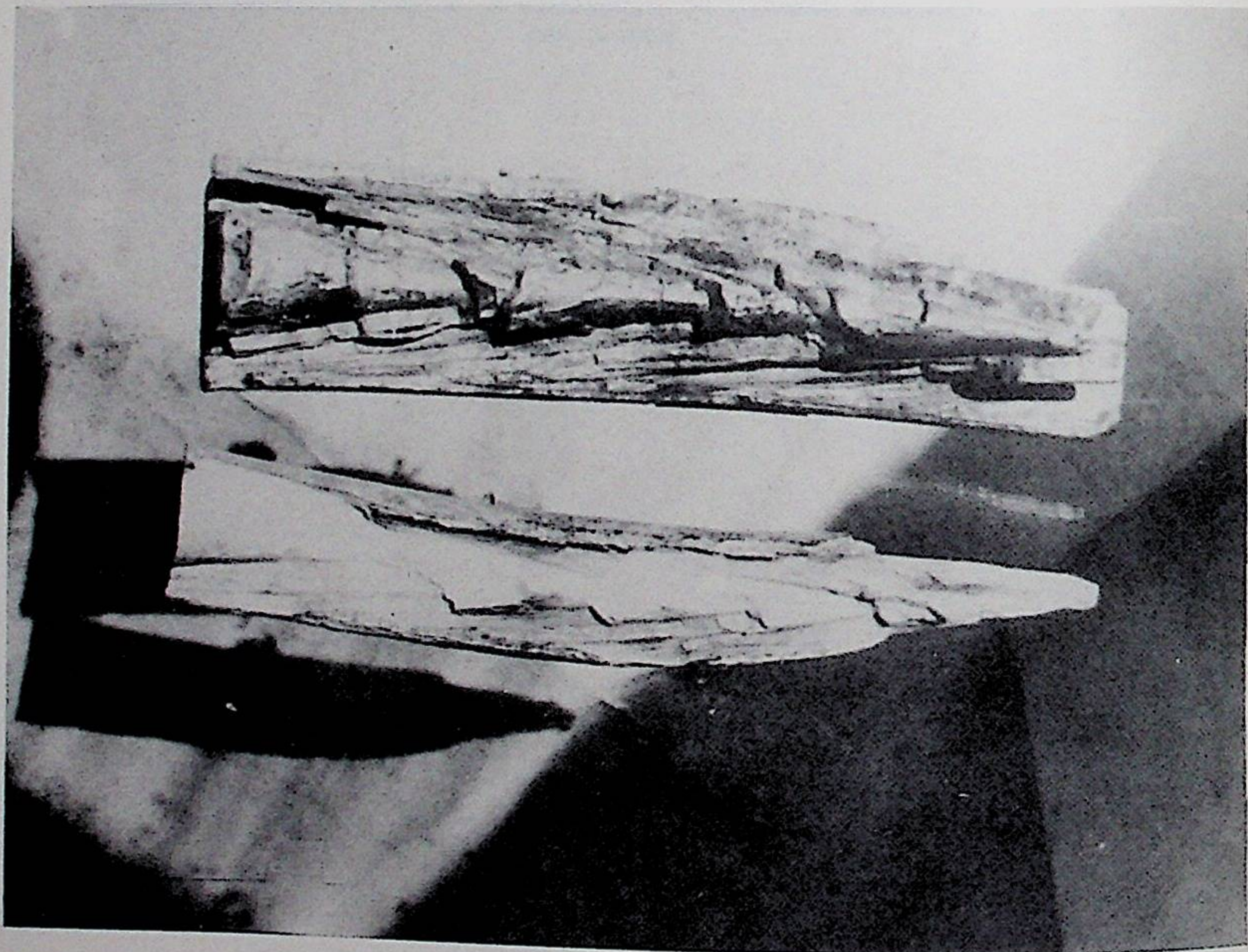


Рис. 7. Годовые этапы нарастания массы бивня.

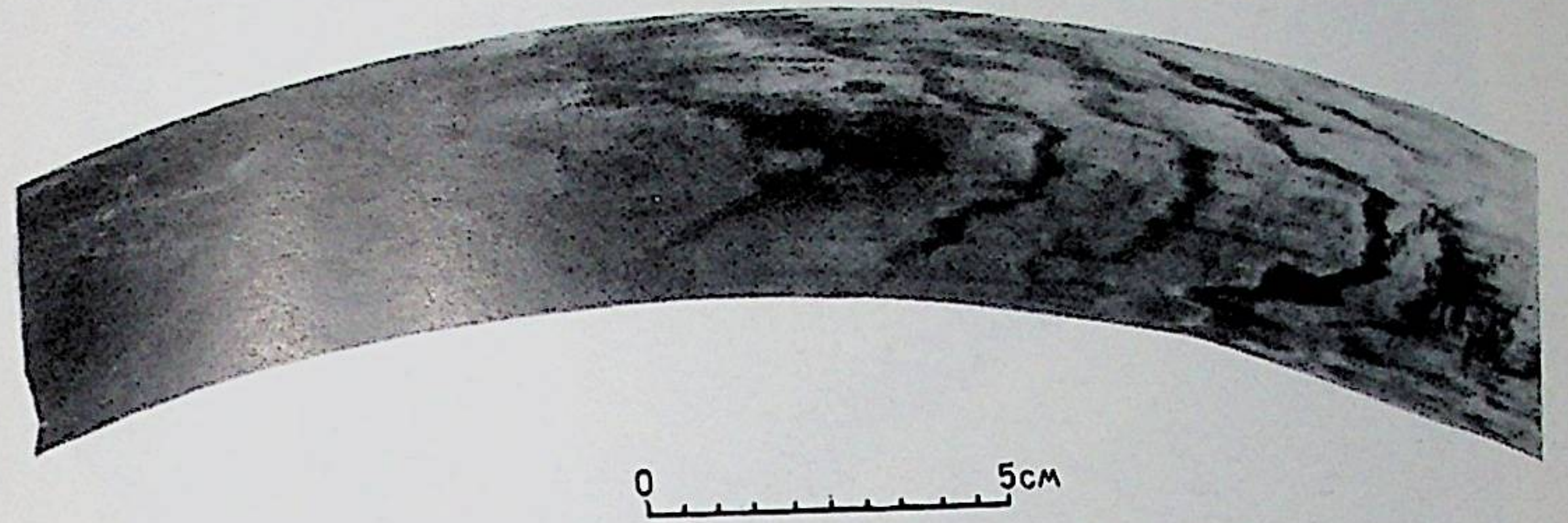


Рис. 8. Поперечная годовая полосатость у бивня мамонтихи.

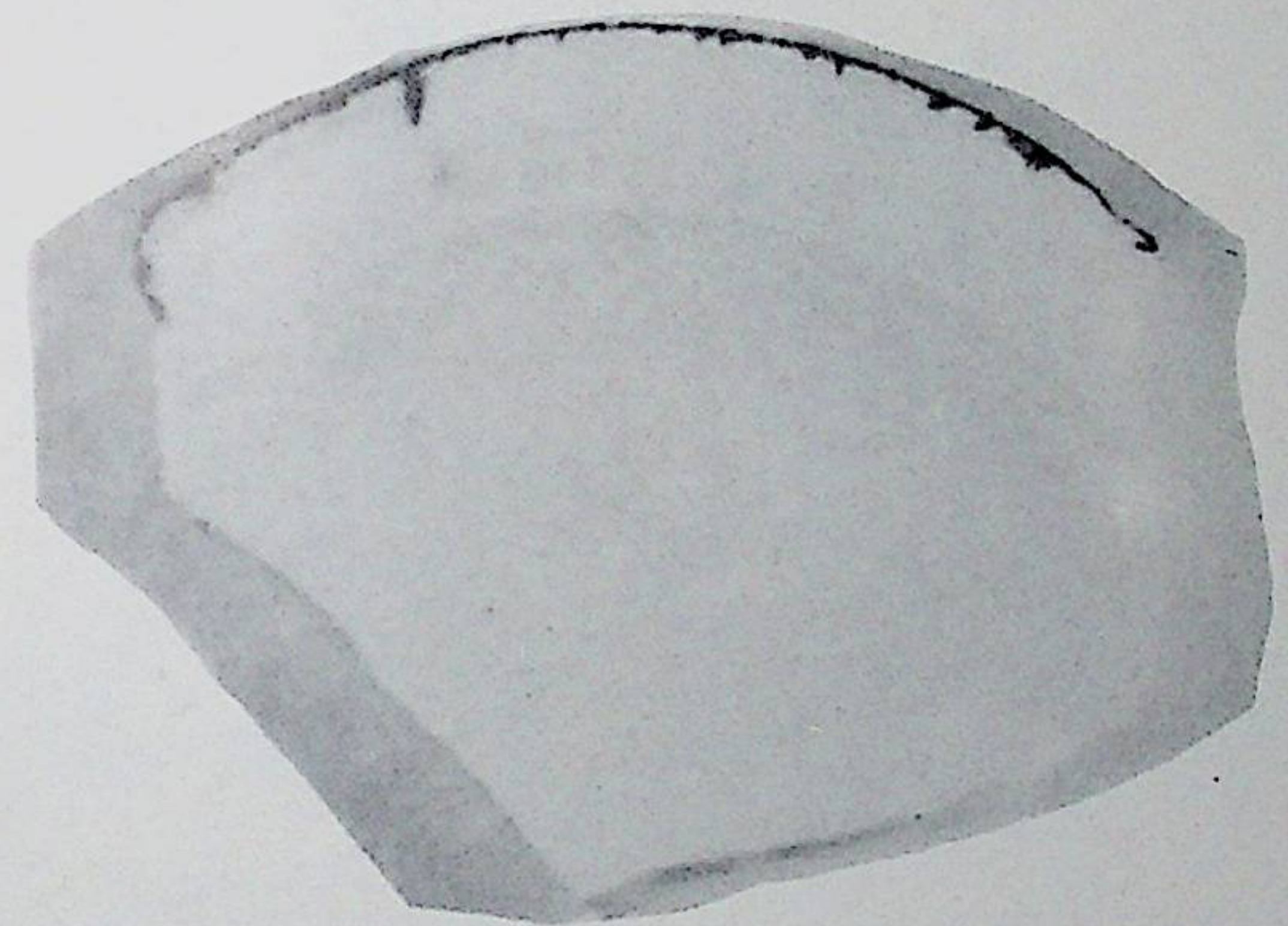


Рис. 9. Строение наружного и внутреннего слоя бивня.



Рис. 10. Относительно прямой бивень самца с Ойягосского яра.

0 5 см



Рис. 11. Уродливое разрастание бивня с о. Б. Ляховский.



Рис. 12. Бивни африканских слонов стачивались равномерно на конус, Найроби, Кения.
Фото Дуглас Гамильтон.

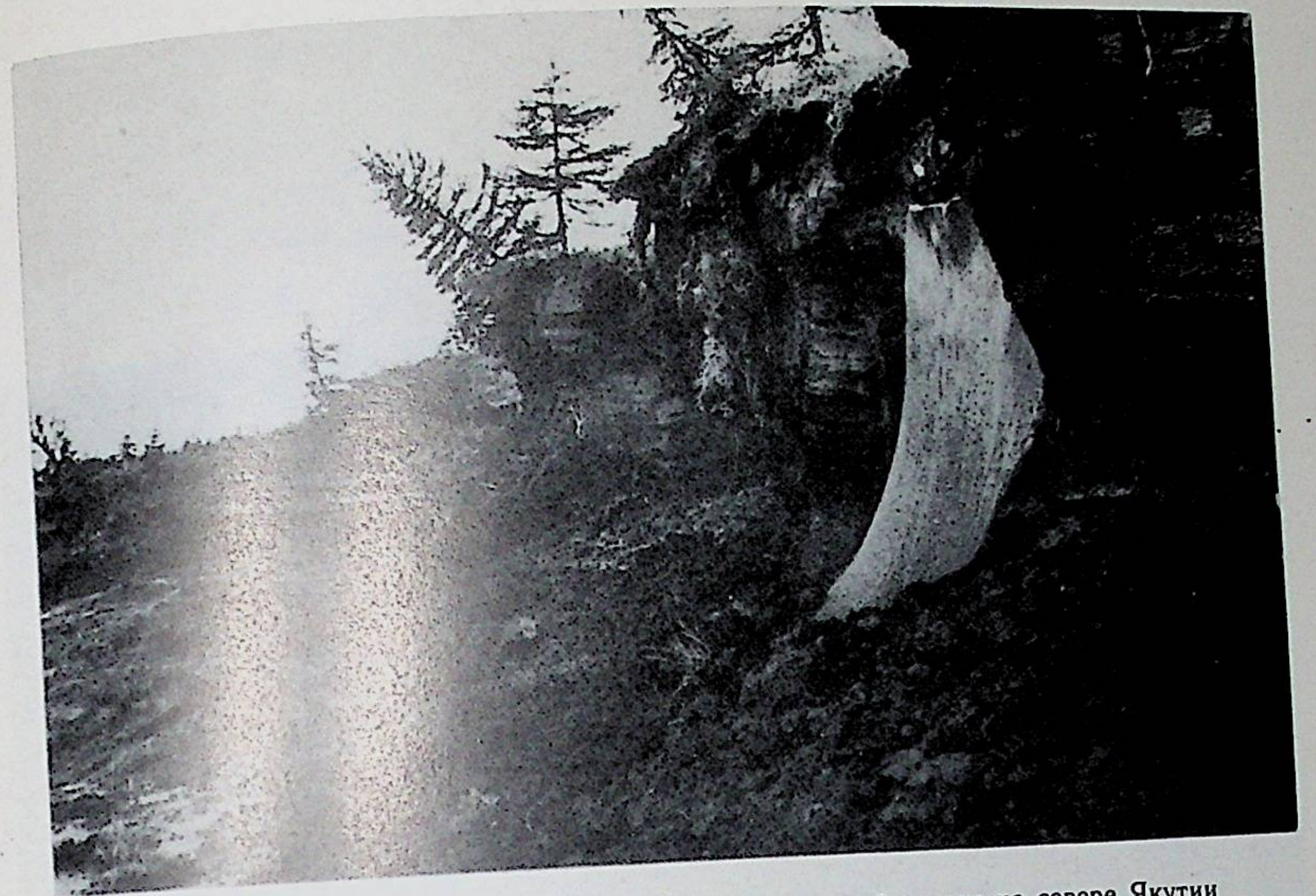


Рис. 14. Вертикальная тающая стенка Аллаиховской едомы на севере Якутии с ледовыми жилами.

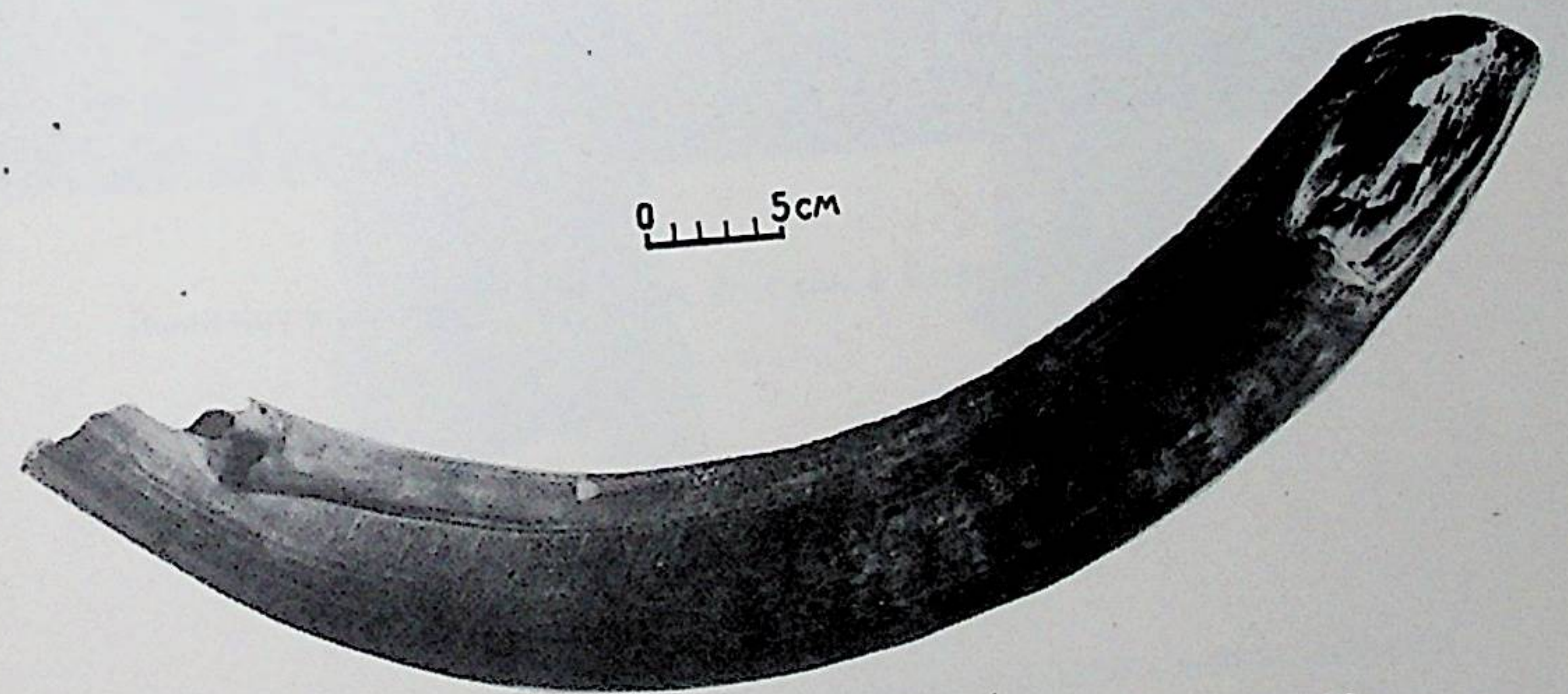


Рис. 16. Сломанный двойной бивень с вторично затертым концом.

К статье Н. К. Верещагина и А. Н. Тихонова, стр. 3—14



Рис. 17. Бивень, разорванный в ледовой жиле и позднее разрушенный.

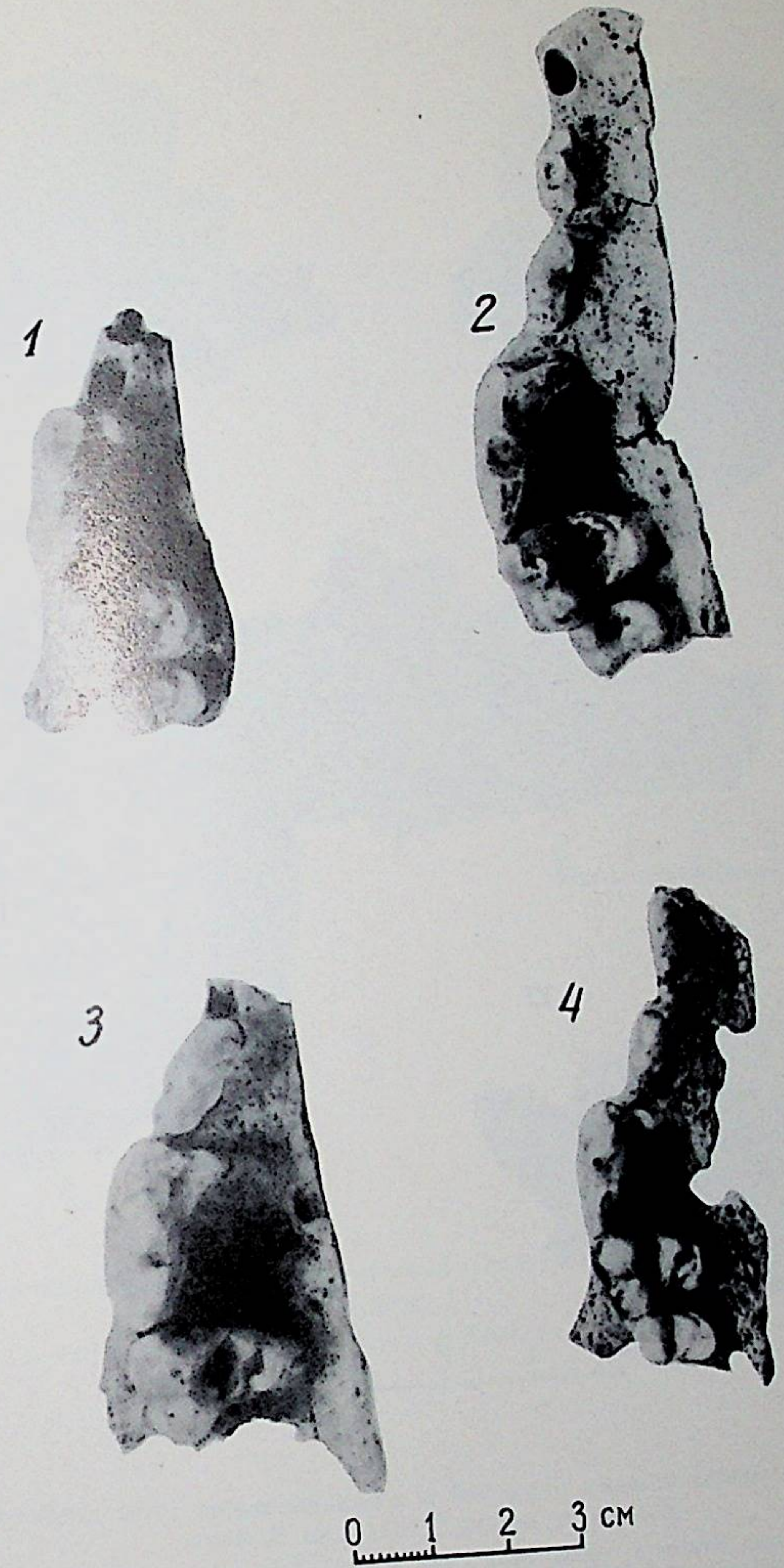


Рис. 5. Фрагменты верхних челюстей плейстоценовых волков и койота из пещер Кударо на Кавказе.
C. lupus: 1 — Кударо 3, ашель, слой 7, колл. ЗИН АН СССР, 0.№31885(1); 2 — Кударо 3, ашель, слой 6, №31884(1); 3 — Кударо 3, мустье, слой 3 гор. 2, №31880; 4 — *C. ex gr. latrans*, Кударо 1, ашель, слой 5 гор. 3, №31889.

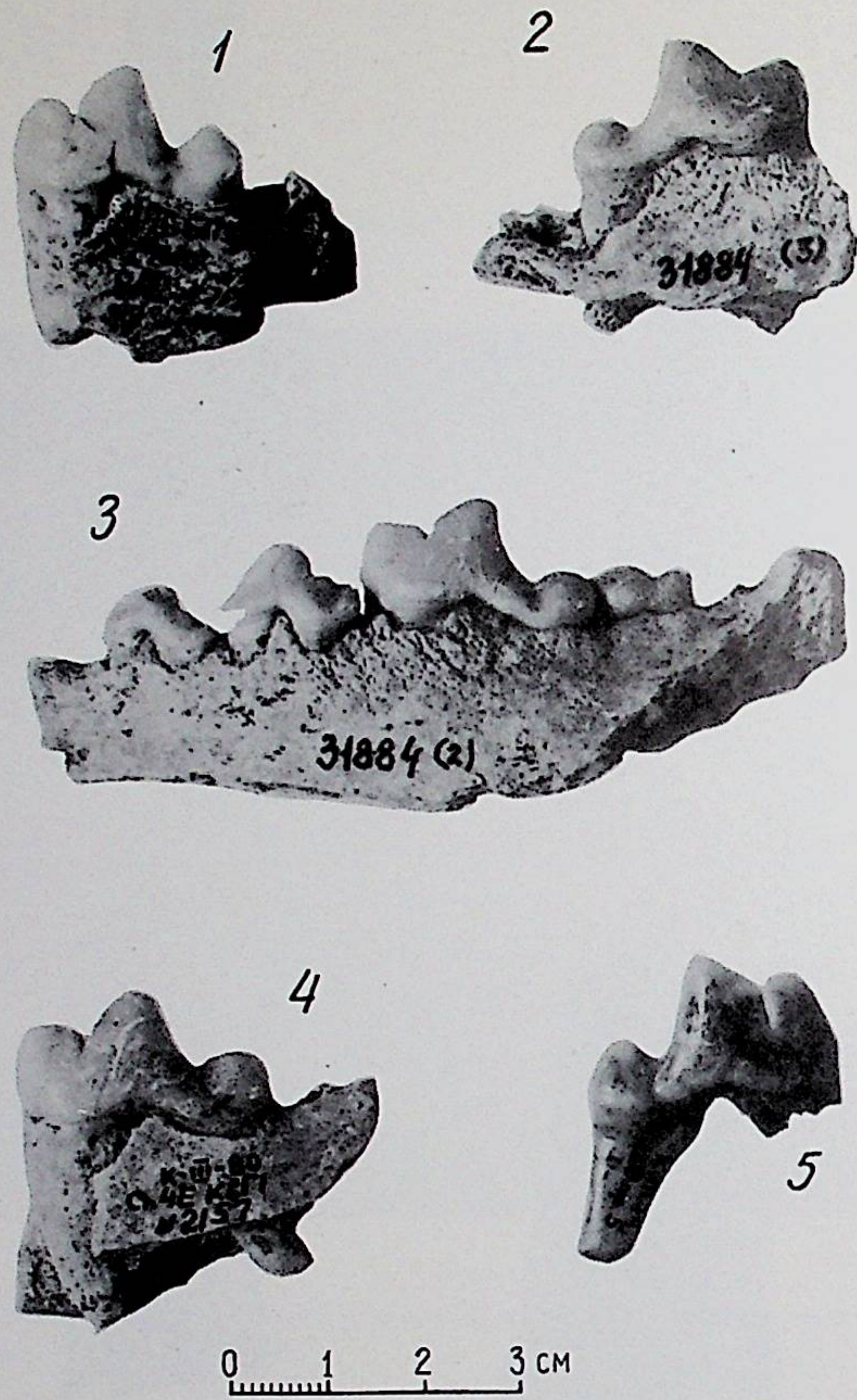


Рис. 6. Фрагменты нижних челюстей и нижнекоренные зубы плейстоценовых волков из пещер Кударо на Кавказе.

1 — *C. cf. etruscus*, Кударо 1, ашель, слой 5 гор. 8, колл. ЗИН АН СССР, о. №31886; *C. lupus*:
2 — Кударо 3, ашель, слой 6, №31884 (3); 3 — там же, №31884 (2); 4 — Кударо 3, мустье, слой 4е,
№31883; 5 — Кударо 3, мустье, слой 4 гор. 5, №31881.

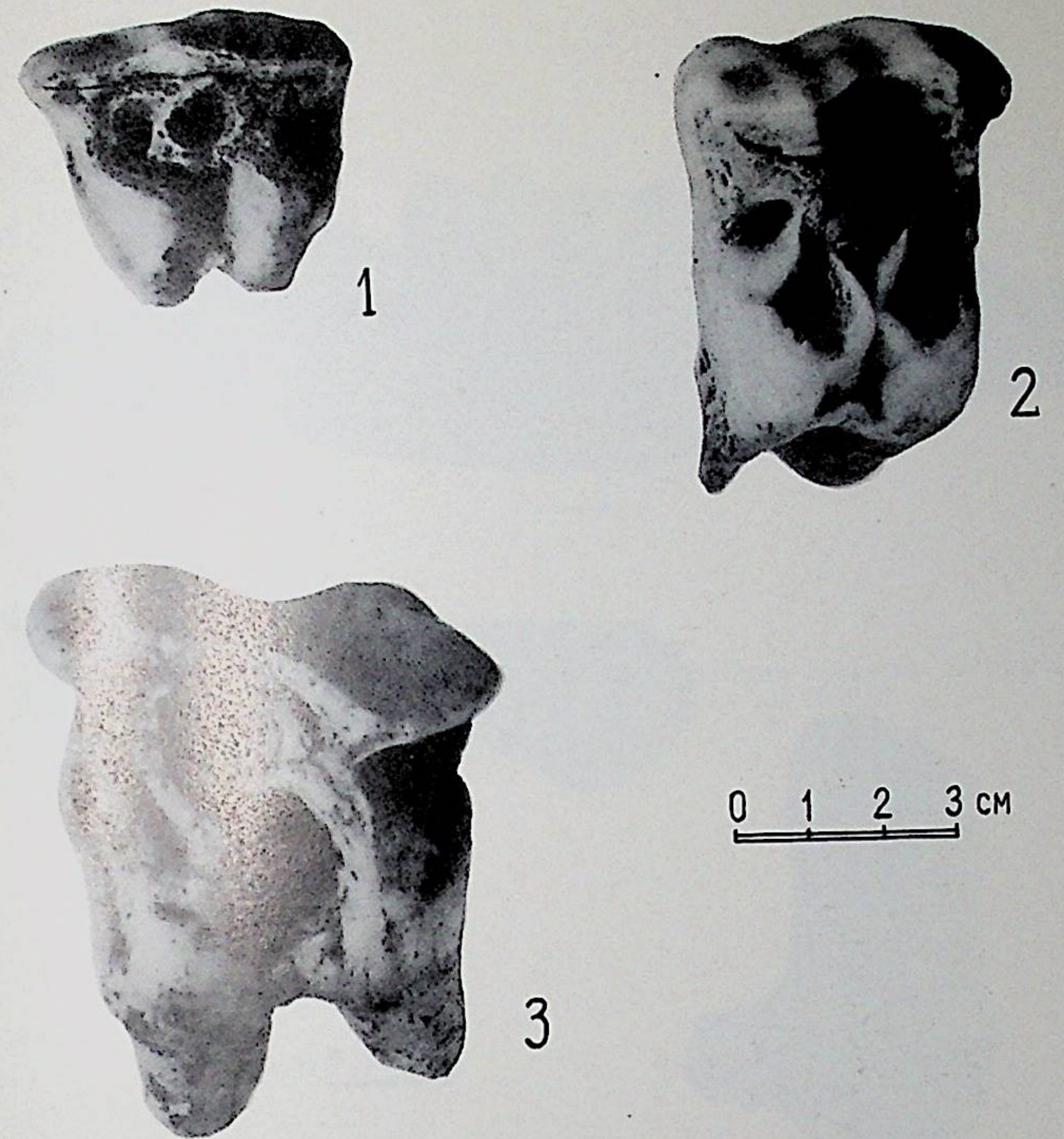


Рис. 4. Верхние зубы носорога *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* из пещеры Кударо 1.

1 — D^2 sin., о. № 31898; 2 — P^3 dex., № 31897; 3 — M^2 sin., № 31902.

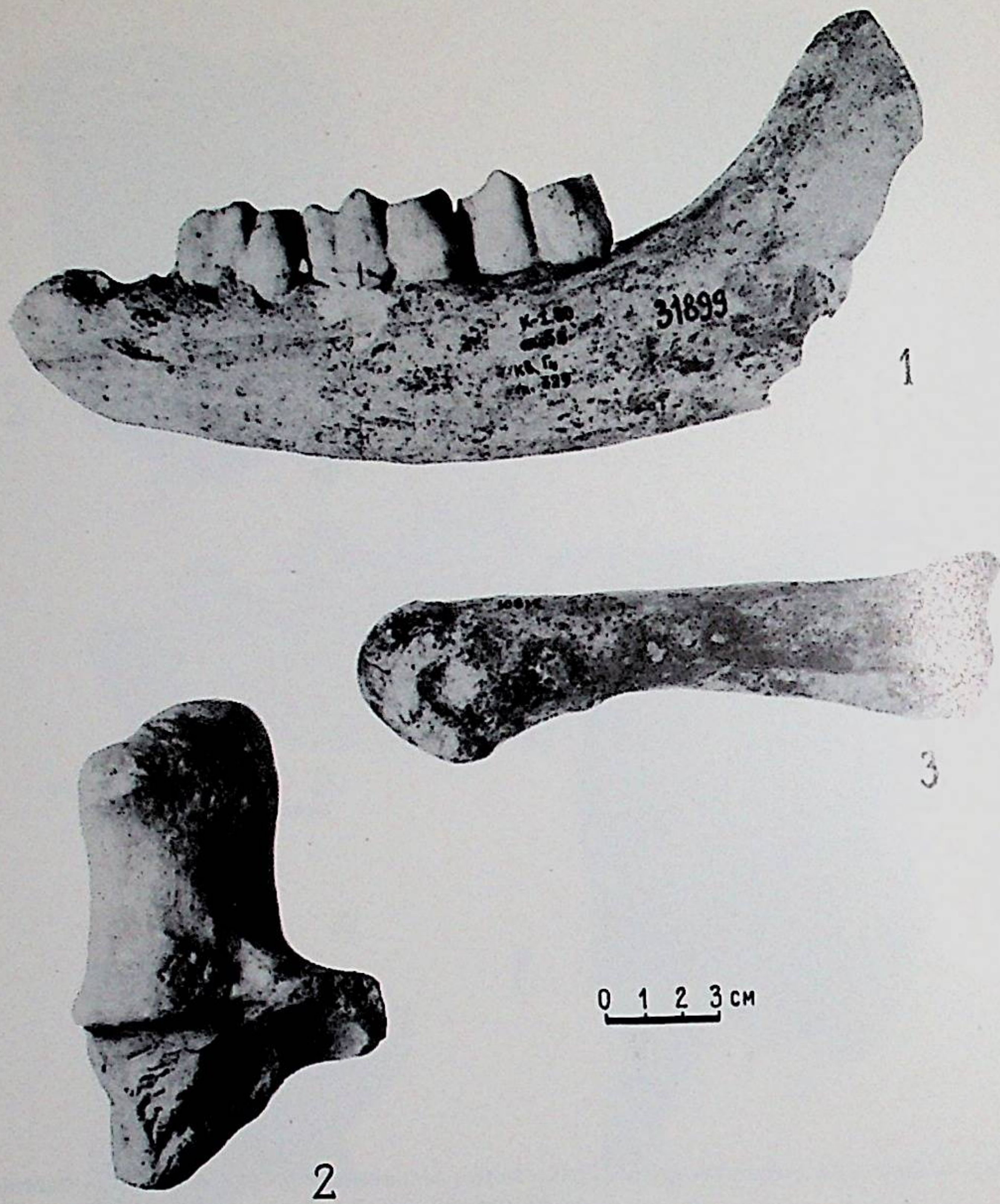


Рис. 5. Остатки носорога *D. etruscus brachycephalus* из пещеры Кударо 1.
1 — левая нижнечелюстная ветвь с D_2-D_4 , № 31889; 2 — правая пяточная, № 31900; 3 — правая
вторая плюсневая, № 31901.

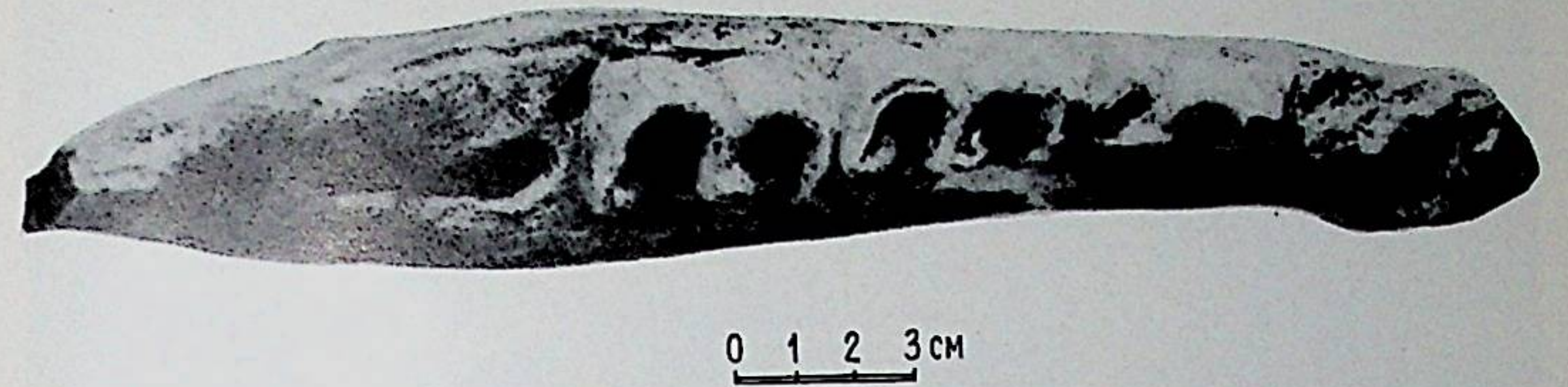
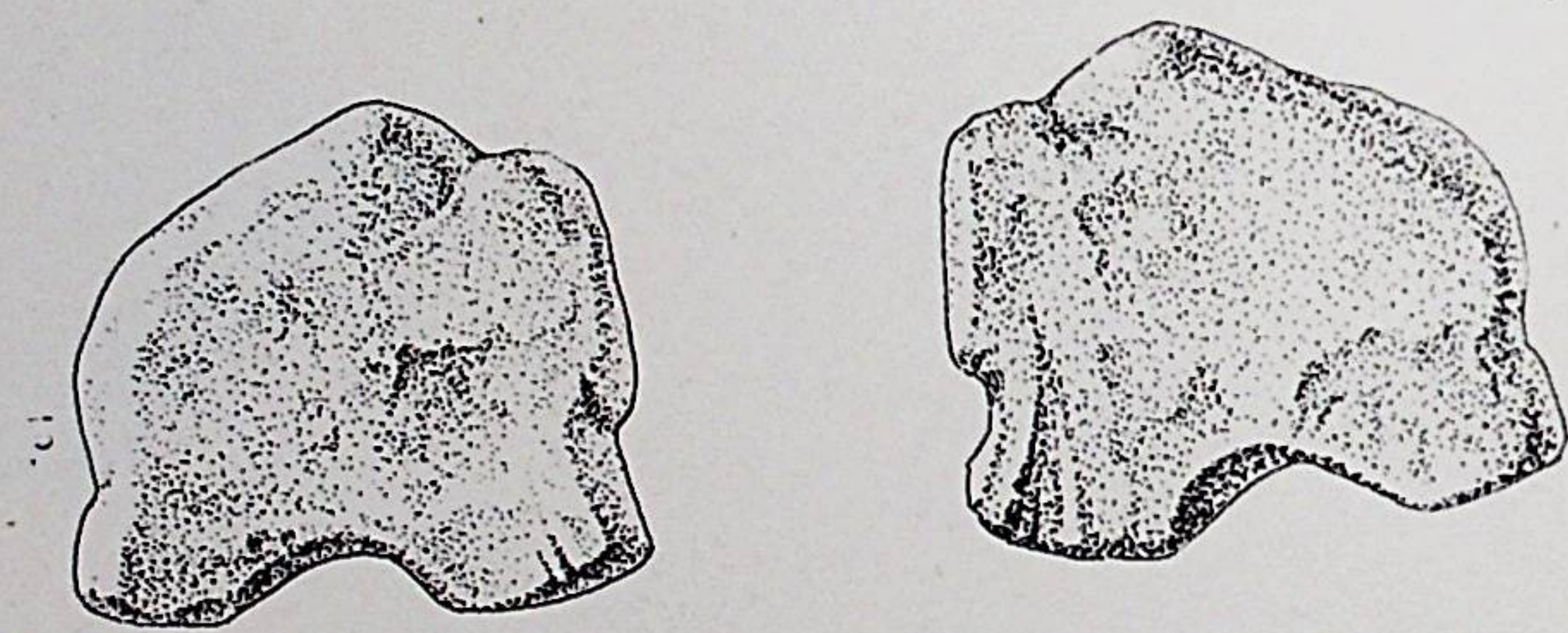
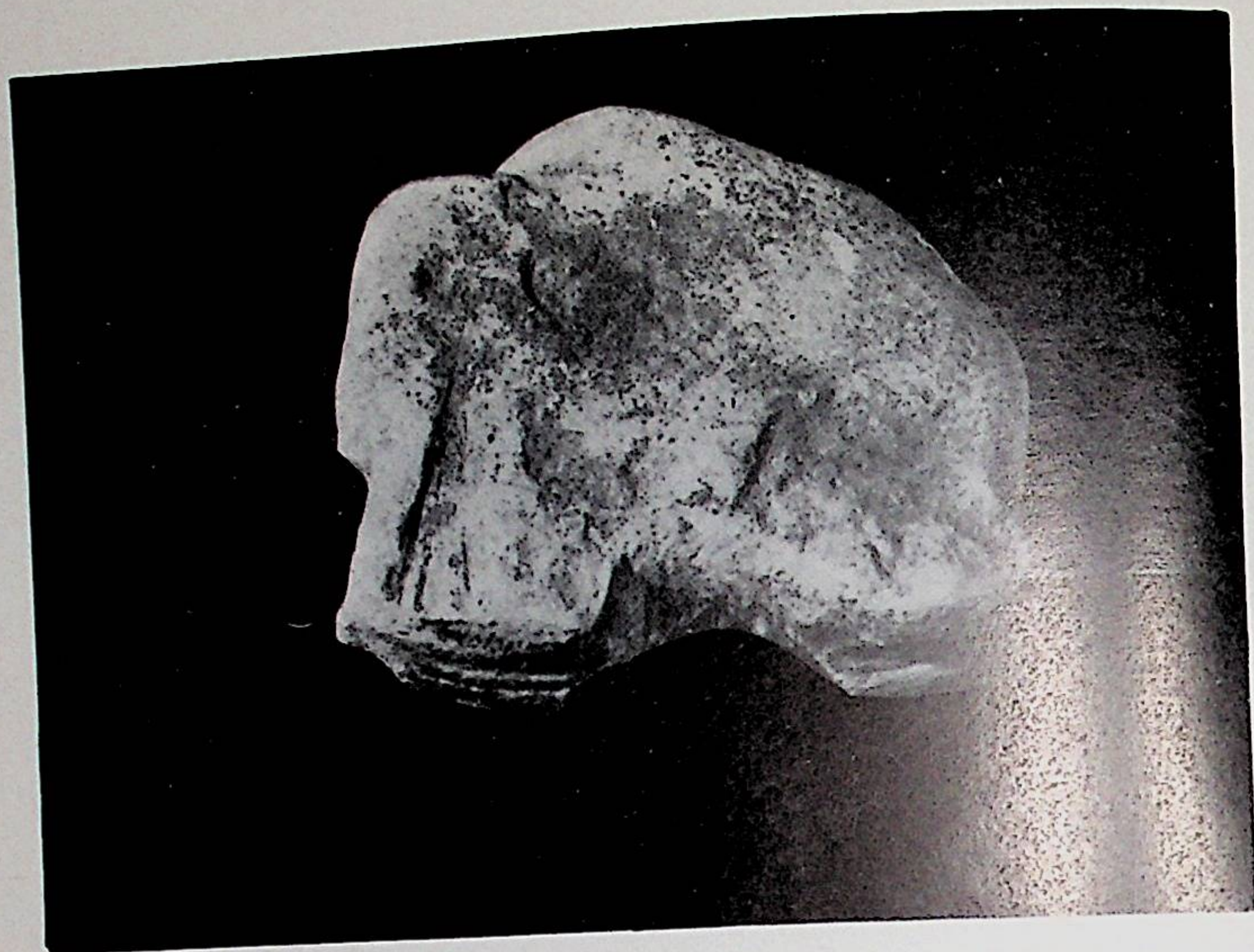


Рис. 6. Нижнечелюстная ветвь с молочными зубами носорога *D. etruscus brachycephalus* из пещеры Кударо 1 (№ 31889).



Скульптурное изображение мамонта, Костенки 1.