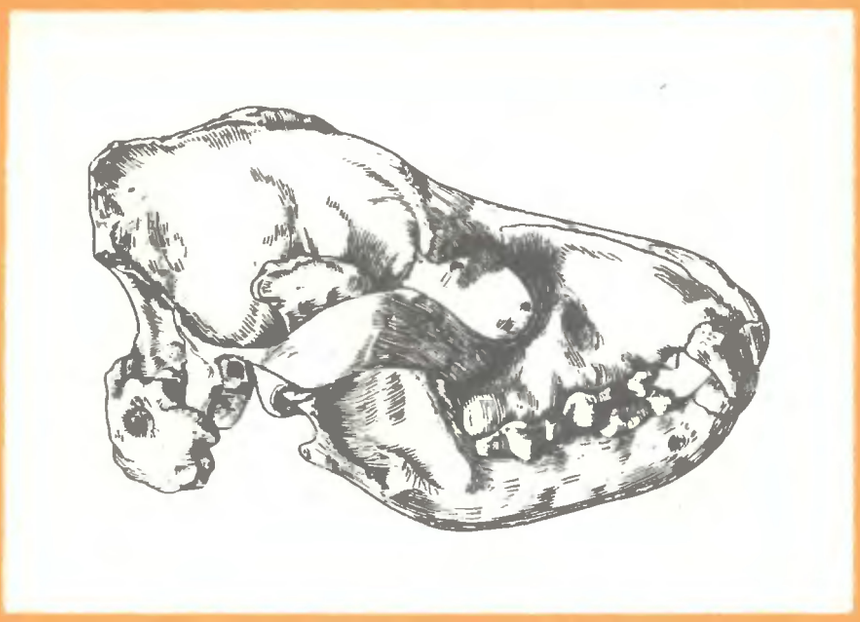
1904876

ISSN 0002-3272

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР

М.В.Сотникова

ХИЩНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПЛИОЦЕНА–РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА



• НАУКА •

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Труды, вып. 440
Основаны в 1932 г.

М.В. СОТНИКОВА

ХИЩНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПЛИОЦЕНА-РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА

Стратиграфическое значение

Ответственный редактор
доктор геолого-минералогических наук
Э.А. Вангенгейм

МОСКВА "НАУКА" 1989

93

П

УДК 569:742:551.782-791

Academy of Sciences of the USSR
Orden of the Red Banner of Labour Geologocal Institute
M.V.Sotnikova

LATE PLIOCENE - EARLY PLEISTOCENE CARNIVORA STRATIGRAPHIC SIGNIFICANCE

Transactions, vol. 440

Хищные млекопитающие позднего плиоцена - раннего плейстоцена: стратиграфическое значение /М.В.Сотникова - М.:Наука, 1989. - 123 с. - ISBN 5-02-004595-0

В книге приведены результаты изучения комплексов хищных млекопитающих и особенностей их смены в плио-плейстоцене Евразии. На материале из Таджикистана выделены разновозрастные ассоциации хищников, в составе которых описаны представители 13 родов Carnivora. Дан стратиграфический анализ изученных форм и комплексов хищников. Рассмотрены вопросы эволюции Carnivora, уточнены представления об их ареалах.

Для геологов, палеонтологов и зоологов

Табл. 8. илл. 19, библиогр. назв. 191

Редакционная коллегия:

член-корреспондент АН СССР П.П.Тимофеев (главный редактор), В.Г.Гербова, член-корреспондент АН СССР А.Л.Книппер, В.А.Крашенинников

The book contains the results of studying Carnivora complexes and their specific changes throughout the Pilo-Pleistocene in Eurasia. On the basis of the materials, obtained in Tadjikistan, Carnivora complexes of various ages have been indentified, among them representatives of 13 Carnivora genera have been described. The studied Carnivora forms and complexes have been stratigraphically analyzed. Problems of Carnivora evolution have been discussed and our conceptions on their areals have been precised.

For geologists, paleontologists and zoologists

Editorial Board:

corr. member of the USSR Ac. Sci. P.P.Timofeev (editor-in-chief), V.G.Gerbova, corr. member of the USSR Ac. Sci. A.L.Knipper, V.A.Krasheninnikov

С-1804040000-083 / 055(02) - 89 354-89, кн. 2

ISBN 5-02-004595-0

ISSN 0002-3272

© Издательство "Наука",1989

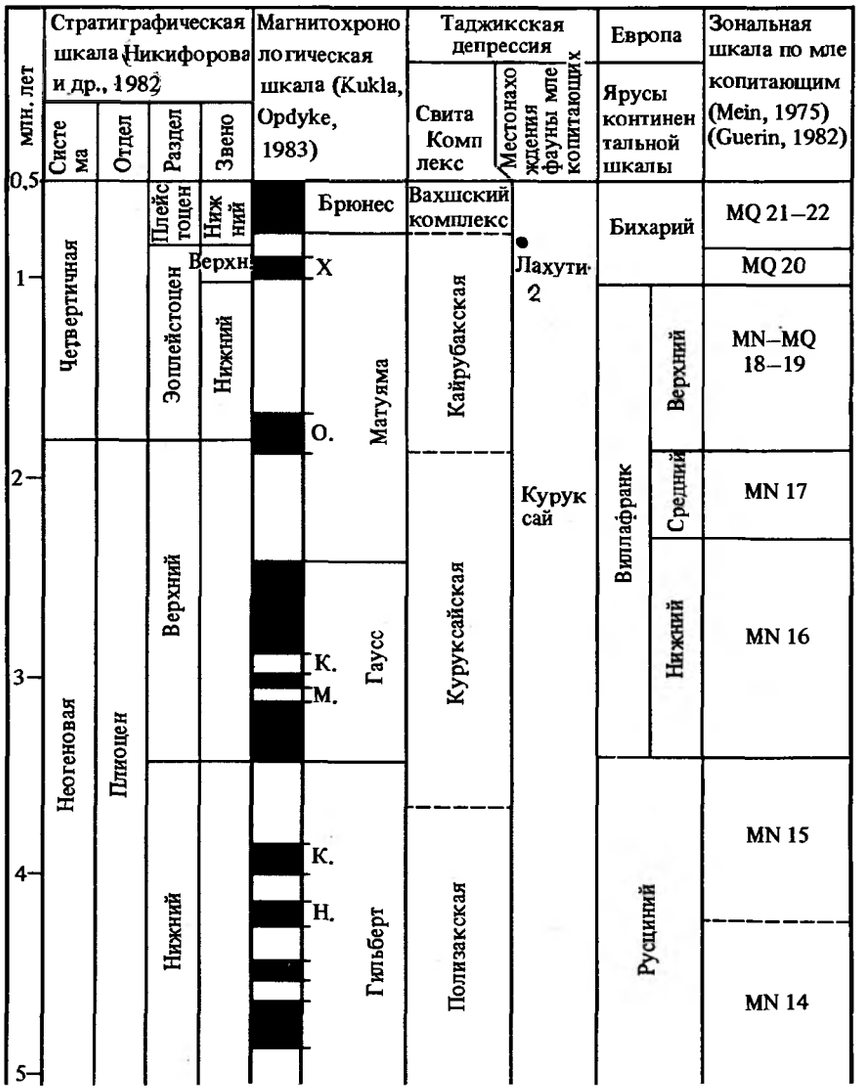
Введение

Млекопитающие играют исключительно важную роль при биостратиграфическом расчленении и широком сопоставлении континентальных отложений кайнозоя. Высокие темпы эволюции, большие скорости расселения и значительные ареалы млекопитающих позволяют одинаково успешно использовать их как для разработки детальных региональных стратиграфических схем, так и для межрегиональных корреляций разнофациальных отложений, синхронизации геологических событий разных климатических зон.

Обычно для обоснования биостратиграфических подразделений четвертичной системы использовались наиболее изученные группы млекопитающих, имеющие высокую численность и быстро эволюционирующие (хоботные, лошадиные, грызуны). Хищные млекопитающие на территории СССР практически не учитывались при биостратиграфических исследованиях. В отечественной литературе были известны в основном описания единичных находок. Изучение закономерностей смены комплексов хищных млекопитающих до сих пор не проводилось.

В последние годы в связи с развертыванием работ по корреляции континентальных отложений географически удаленных регионов повысился интерес к изучению представителей отряда Carnivora. Этот интерес в значительной степени обусловлен биологическими особенностями хищных млекопитающих, у которых больше, чем у других животных, развита способность к быстрому расселению и приспособлению к различным условиям существования, что обеспечивает им широкое распространение. Изучение подобной группы млекопитающих, имеющей обширные ареалы на разных этапах истории плиоценовой и четвертичной фауны, важно как для решения вопросов детального биостратиграфического расчленения позднекайнозойских отложений разных регионов, так и для межрегиональных и межзональных корреляций континентальных отложений.

Настоящая работа была предпринята с целью выяснения стратиграфического значения хищных млекопитающих позднего кайнозоя Евразии. Анализ состояния этой проблемы показал необходимость изучения отряда Carnivora в нескольких аспектах, а именно: установление состава разновозрастных плио-плейстоценовых ассоциаций хищных млекопитающих, что было сделано в основном по материалам из Южного Таджикистана; выяснение стратиграфических интервалов распространения и плиоцен-плейстоценовых ареалов изученных групп хищных млекопитающих; определение центров возникновения родов и видов Carnivora и путей их миграции; изучение направлений эволюционных преобразований в отдельных группах хищников; выявление ассоциаций хищных млекопитающих и процессов их формирования, а также изучение их палеозоогеографических особенностей, сравнение изученных ассоциаций Европы и западного сектора Азии; выявление основных этапов развития хищных млекопитающих в плиоцене, эоплейстоцене и раннем плейстоцене Евразии.



Р и с. I. Стратиграфическое положение фауны Куруксая и Лахути-2

Основой для работы послужила фауна из двух местонахождений (Куруксай и Лахути-2) в Южном Таджикистане. Изучение этой фауны особенно интересно тем, что по своему географическому положению она может рассматриваться как одно из звеньев, посредством которого можно связать и сопоставить фауны разных зоогеографических (в частности, Средиземноморской и Центральноазиатской) подобластей Палеарктики. Изученные остатки млекопитающих принадлежат хищникам, относящимся к пяти семействам (Canidae, Ursidae , Mustelidae, Hyaenidae, Felidae) и I3 родам Carnivora.

Основные материалы были собраны в Таджикистане начиная с I969 г. сотрудниками экспедиций ИФЗ АН СССР, ПИН АН СССР, ГИН АН СССР А.А.Никоновым, Б.А.Трофимовым, В.Ю.Решетовым, А.Е.Додоновым и автором. В работе также учтены материалы, изученные Ш.Шараповым (I986) из местонахождения Куруксай на этой же территории. Кроме того, использовались материалы из Забайкалья и МНР, полученные экспедициями ГИН и ПИН АН СССР. Были также просмотрены материалы по миоплиоценовым хищным млекопитающим Евразии из коллекций ПИН АН СССР, Палеонтологического музея ОГУ им. И.И.Мечникова, Палеонтологического музея МГРИ. Для сравнения использованы коллекции Зоологического музея МГУ, Зоологического института АН СССР, Института четвертичной палеонтологии ГДР.

Изучение этой фауны позволило проследить плиопен-плейстоценовую историю всех описанных в работе родов Carnivora, выявить эволюционные стадии в отдельных филетических линиях хищников, установить очень широкие ареалы для большинства родов и видов Carnivora. Привлечение дополнительных материалов из известных на территории СССР местонахождений млекопитающих дало возможность провести анализ, а в некоторых случаях ревизию состава хищных млекопитающих, существовавших в плио-плейстоцене на территории СССР. Эти исследования помогли проследить последовательность смены ассоциаций хищных млекопитающих и показать единую направленность в развитии этой группы в Европе и западном секторе Азии, что имеет практическую ценность для биостратиграфии позднего кайнозоя и особенно важно для межрегиональных и межзональных корреляций.

В работе использована стратиграфическая схема К.В.Никифоровой и др. (1982). Наряду с подразделениями этой схемы для удобства изложения применялась европейская номенклатура, в частности ярусы континентальной шкалы позднего кайнозоя - русциний (ранний плиоцен), виллафранк (поздний плиоцен-ранний эоплейстоцен), бихарий, который соответствует интервалу, следующему за виллафранком (поздний эоплейстоцен-ранний плейстоцен). В работе также использовались схемы зонального деления плиоцена-плейстоцена по млекопитающим (Mein, 1975; Guerin, 1982) (рис. I).

Автор выражает глубокую признательность Э.А.Вангенгейм за постоянную помощь в процессе написания работы. За ценные советы и консультации автор благодарен В.С.Зажигину и В.И.Жегалло, за большую помощь в оформлении работы - сотрудникам лаборатории Т.Р.Рубцовой, И.В.Молевой, Т.А.Синяковой. Автор благодарит всех коллег, участвовавших в раскопках и предоставивших материалы для исследования, а также художников В.Д.Калганова и Т.А.Ракову. Особую благодарность автор выражает И.А.Одинцову и К.К.Пронину за предоставление для обработки материалов из Одесских катакомб (коллекция ОГУ), ранее не публиковавшихся.

Глава I

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И МЕТОДИКА ОБРАБОТКИ ИСКОПАЕМЫХ ХИЩНИКОВ

Изучение позднеплиоцен-раннеплейстоценовых хищников на территории СССР начато сравнительно недавно. Первые сведения имеются в работах В.И.Громова (1933), В.В.Богачева (1938), Т.Г.Грицая (1939). Более полные данные со списками форм по местонахождениям и описаниями отдельных остатков приведены в работах В.И.Громова (1948) и Н.К.Верещагина (1959). Первые детальные описания различных представителей отряда Carnivora из одного местонахождения сделаны в работах А.К.Алексеева (1945), А.Д.Рощина (1948, 1956), И.Я.Яцко (1956), И.А.Одинцова (1965, 1967) по фауне Одесских катакомб.

Систематическое изучение местонахождений фауны позднеплиоцен-раннеплейстоценовых млекопитающих, начатое в 60-е годы, позволило накопить довольно большой материал по ископаемым хищным как с европейской, так и с азиатской части территории СССР.

Первая крупная сводка по позднеплиоценовым хищникам Грузии дана в работе А.К.Векуа (1972), интересные данные о хищниках Молдавии и юга Украины приведены в работе Л.И.Алексеевой (1977). Хищные млекопитающие из стратотипа тираспольского фаунистического комплекса описаны А.И.Давидом (1971), а из хапровского - В.С.Байгушевой (1971).

В Центральной Азии фауной хищных млекопитающих богаты такие опорные местонахождения, как Береговая, Засухино, Кижинга, Тологой (Западное Забайкалье). Материал по этим местонахождениям находится в стадии обработки. Описания отдельных форм приведены в работах М.А.Ербаевой и др. (1977), М.В.Сотниковой (1976, 1979, 1980а), Э.А.Вангенгейм и М.В.Сотниковой (1981).

В Средней Азии сведения о хищных млекопитающих появились с открытием в 1962 г. геологами Южно-Таджикской геологоразведочной экспедиции богатейших местонахождений фауны млекопитающих в долине р. Куруксай (Кожамкулова, 1969).

В 1968 г. А.А.Никонов обнаружил богатые скопления костных остатков млекопитающих в нескольких точках в верховьях р.Куруксай и в бассейне р. Оби-Мазар, в районе кишлака Лахути. В 1971 г. были опубликованы результаты геологического изучения разрезов этих местонахождений, их палеомагнитная характеристика и первые предварительные результаты определения остатков млекопитающих (Никонов и др., 1971).

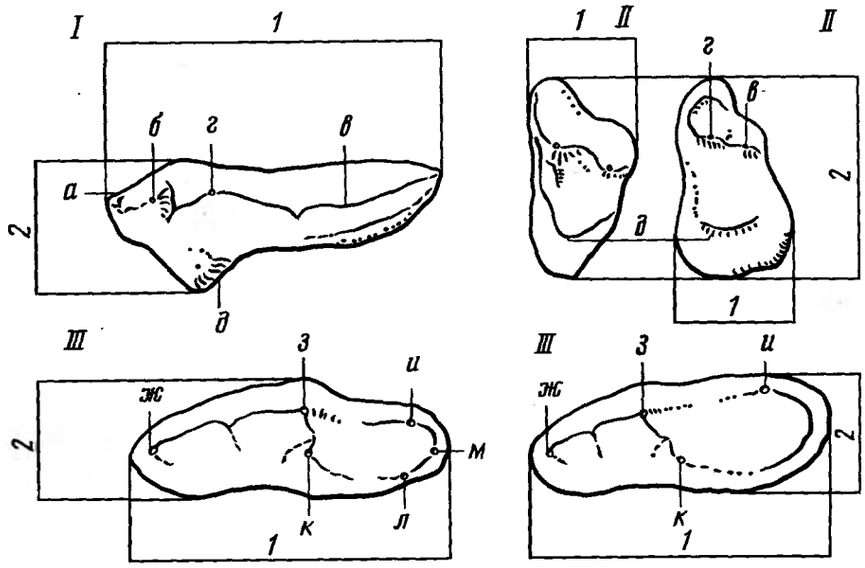
Систематические раскопки фауны млекопитающих начались в 1968 г. Они проводились А.А.Никоновым (ИФЗ АН СССР), М.В.Сотниковой, А.Е.Додоновым (ГИН АН СССР), Б.А.Трофимовым и В.Ю.Решетовым (ПИН АН СССР), Ш.Шараповым (ИЗИП АН ТаджССР). Работы этих экспедиций позволили собрать огромный материал по плиоцен-раннеплейстоценовым млекопитающим Южного Таджикистана. Предварительные результаты изучения фауны из местонахождений Куруксай и Лахути-2 были опубликованы по отдельным группам: грызуны - В.С.Зажигин (1980), хищные - М.В.Сотникова (1980), слоны - Л.И.Алексеева и В.Е.Гарутт (1980), лошади - Э.А.Вангенгейм и В.И.Жегалло (1980), олени - И.А.Вислобокова (1980), мастодонты, медведи, носороги - Ш.Шарапов (1980). Более детально материал из Таджикистана был обобщен в ряде статей и монографий (Дмитриева, 1977; Trofimov, 1977; Godina, 1977; Шарапов, 1974, 1975, 1986). Палеонтологическое обоснование стратиграфии позднего плиоцена и раннего плейстоцена Таджикистана по фауне млекопитающих из Куруксая и Лахути-2 дано в монографии коллектива исследователей (Биостратиграфия..., 1988). На основе монографического исследования различных групп млекопитающих, проведенного Э.А.Вангенгейм, Л.И.Алексеевой, И.А.Вислобоковой, В.И.Жегалло, В.С.Зажигиным, М.В.Сотниковой и Н.С.Шевыревой, дано обоснование геологического возраста отложений, вмещающих фауну, приведен подробный палеозоогеографический и экологический анализ фаунистических комплексов Таджикистана и их корреляция с опорными фаунами других районов Палеарктики.

Первые сведения о хищниках из местонахождения Куруксай имеются в работах Б.С.Кожамкуловой (1969) и М.В.Сотниковой (Никонов и др., 1971). Первое обобщение по фауне хищных млекопитающих Таджикистана опубликовано М.В.Сотниковой (1974а, б, 1976). Отдельные формы хищных из местонахождения Куруксай монографически описаны Ш.Шараповым (1981, 1986).

Изученный в настоящей работе материал представлен в основном черепами, их фрагментами, нижними челюстями и отдельными зубами. В основе систематики ископаемых хищников лежит строение зубов, поскольку зубы наиболее информативны и чаще встречаются в захоронении. Черепной материал, несущий основную информацию, довольно редко находится в ископаемом состоянии, он большей частью настолько разрушен и деформирован, что самые интересные для систематики морфологические характеристики и промеры отдельных частей черепа не могут быть использованы для изучения с достаточной степенью достоверности. Сказанное целиком относится к черепному материалу из местонахождения Куруксай. Черепа хищников из этого местонахождения, как правило, сильно деформированы. Деформации, по-видимому, происходили под действием тектонических процессов. Куруксайские черепа сплющены, вытянуты, смещены по черепным швам, поэтому отдельные морфологические характеристики и черепные промеры в работе не освещаются.

Кости посткраниального скелета ископаемых хищников, за исключением нескольких форм, настолько мало изучены, что практически не дают никакой информации. Находок целых скелетов известно очень мало, отнесение той или иной кости к определенному виду всегда условно, поэтому изучение посткраниальных остатков в данной работе не проводилось.

Основное внимание уделялось изучению зубов хищных млекопитающих. Использовалась методика детального морфометрического анализа, предложенная для Hyaenidae К.Хауэллом и Г.Петтером (Howell, Petter, 1980), а для Felidae - Е.Шмид (Schmid, 1940). Терминология и промеры зубов ископаемых хищников взяты из работы (Schmidt-Kittler, 1976) (рис. 2).



Р и с. 2. Терминология и промеры зубов (Schmidt-Kittler, 1976)

I. Верхний хищнический зуб P^4: а – препарастиль, б – парастиль, в – метакон, г – паракон, д – протокон; II Первый верхний моляр M^I: г – паракон, в – метакон, д – протокон; III Нижний хищнический зуб M_I: ж – параконид, з – протоконид, и – гипоконид, к – метаконид, л – энтоконид, м – гипоконулид; I – длина, 2 – ширина

Диагностика зубов основана на изучении как морфологических, так и морфометрических характеристик. При анализе зубов хищников наиболее существенными показателями являются длина и ширина зуба, а также процентное соотношение длин отдельных зубов и их элементов. Высота премоляров и моляров, как правило, не используется, так как часто мы имеем дело с особями различного индивидуального возраста, имеющими разную степень стертости зубов.

Изучение зубной системы в целом дает большой объем информации, среди наиболее важных показателей можно отметить:

1) соотношение режущей и давящей частей зубного ряда, которое является показателем степени хищничества;

2) форма и расположение резцов, а также форма, длина и массивность клыка указывают на способ захвата пищи и способ охоты хищника;

3) показательны также изменения, происходящие в морфологии, размерах и положении в зубном ряду P^3_4, т.е. в зубах, предшествующих хищническим;

4) наиболее важны и информативны хищнические зубы (P^4 и M_I). При смыкании челюстей они служат основным режущим или давящим механизмом, и на них в первую очередь отражаются все изменения, происходящие в пищевых адаптациях хищных млекопитающих.

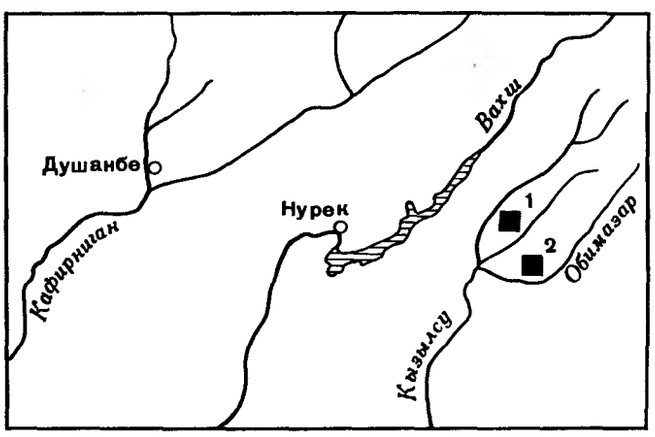
Г л а в а II

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ИХ КРАТКАЯ ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ И ТАФОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ

На юге Таджикистана в пределах Таджикской депрессии широко распространены разнофациальные неогеновые и четвертичные отложения. К верхнему плиоцену здесь относятся отложения нижней части кулябской серии, выделенной Б.А.Борнеманом в качестве свиты. Первоначально кулябская свита рассматривалось как нижнечетвертичная, после находок остатков плиоценовых млекопитающих она была возведена в ранг серии. В дальнейшем в составе клябской серии были выделены две свиты - куруксайская и кайрубакская (Лоскутов и др., 1971). Отложения кулябской серии широко представлены в бассейне р. Кызылсу, где они охарактеризованы фаунистически. Разработке стратиграфии этих отложений с использованием данных по млекопитающим посвящена целая серия работ (Лозиев, Лим, 1962; Костенко, Кожамкулова, 1964). Наиболее богатые местонахождения остатков млекопитающих обнаружены в бассейнах притоков р.Кызылсу-р.Куруксай(местонахождение Куруксай) и р. Обимазар (местонахождение Лахути-2) (рис. 3). Детальная геология этих местонахождений изучалась А.А.Никоновым (1972), С.А. Несмеяновым (Дмитриева, Несмеянов, 1982), А.Е.Додоновым (1973, 1986).

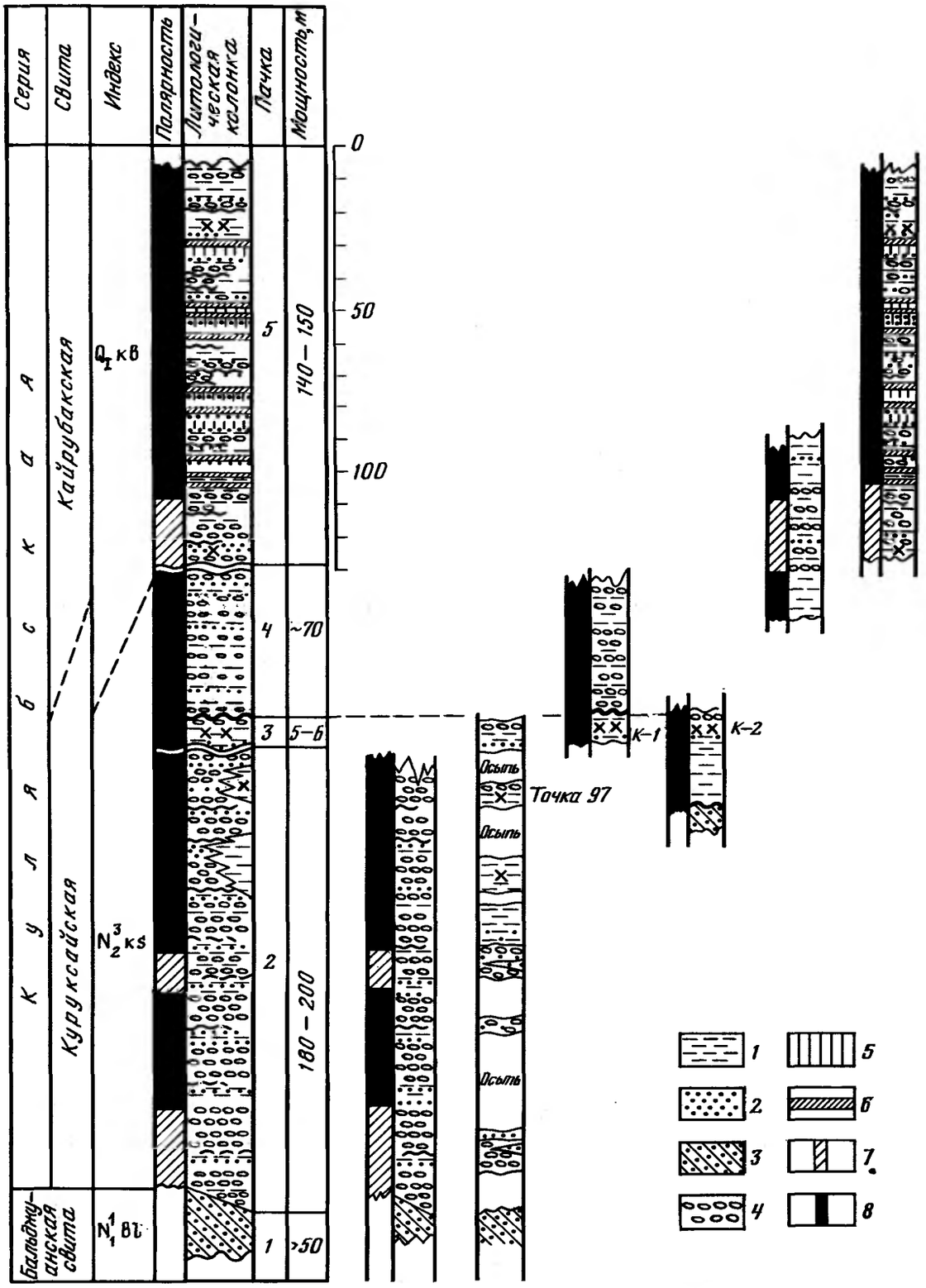
Местонахождение Куруксай приурочено к нижней части отложений кулябской серии. В бассейне р.Куруксай они залегают с резким несогласием на красноцветных олигоцен-миоценовых песчаниках и представлены чередованием конгломератовых и алевритовых пачек. Нижняя часть разреза относится к куруксайской, а верхняя (алевритовая) - к кайрубакской свите.

Палеомагнитные исследования отложений в бассейне р.Куруксай показали, что граница палеомагнитных



Р и с. 3. Схема расположения местонахождений млекопитающих в Таджикистане

I - Куруксай (Наврухо, Лагерная, точка 97); 2 - Лахути-2


Серия
Свита
Индекс
Полярность
Литологическая колонка
Пачка
Мощность, м
Кулайская
Кайрубакская
Курукасайская
Балыктинская свиты
Q_I кв
N_2^3 ks
N_1^1 bl
0
50
100
140 – 150
~70
5–6
180 – 200
>50
5
4
3
2
1
Осыпь
Точка 97
К–1
К–2
1
2
3
4
5
6
7
8

Р и с. 4. Сводный разрез Куруксай (по Додонову , 1986)

К-1 – Наврухо, К-2 – Лагерная, Л-2 – Лахути-2. 1 – алеврит, 2 – песок, 3 – песчаник, 4 – галечник, 5 – лёсс, 6 – погребенная почва; полярность: 7 – прямая, 8 – обратная; свиты: N_2^1 bl – бальджуанская, N_2^1 km – каранакская N_2^3 ks – куруксайская, $_2Q_1$ kb – кайрубакская; комплексы: Q_{II}^1 – вахшский, Q_{II}^2 – илякский, Q_{II}^3 – душанбинский

эпох Гильберт–Гаусс проходит, вероятно, в самой нижней части куруксайской свиты. Инверсия Гаусс–Матуяма отмечается внутри этой свиты (Пеньков, Гамов, 1976; Пеньков, Гамов, 1980).

В верховьях р. Куруксай располагается несколько обнажений с остатками млекопитающих. Эти обнажения в настоящее время объединены под общим названием – местонахождение Куруксай (рис. 4). Фауна местонахождения Куруксай происходит из трех точек – Наврухо, Лагерная и точка 97. Костные остатки во всех этих обнажениях приурочены к алевритовым слоям куруксайской свиты. Геологичес – кие взаимоотношения между точками Наврухо и Лагерная не могут быть точно установлены из–за разлома, проходящего по руслу р.Куруксай.

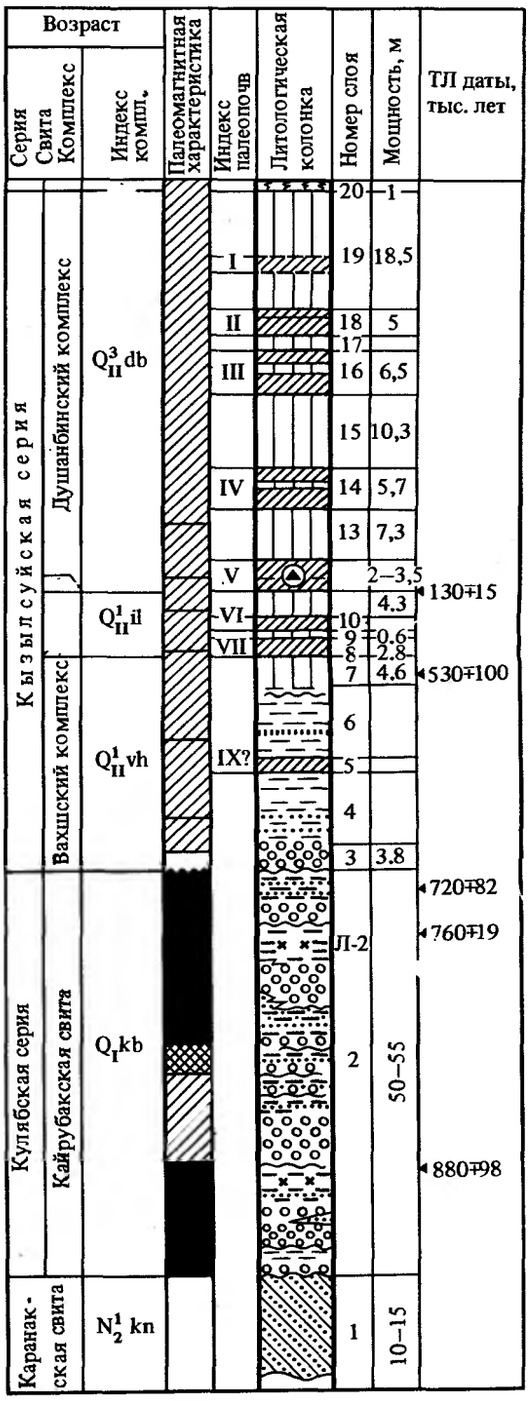
Присутствие во всех трех точках общих форм, в частности одного и того же подвида лошади, свидетельствует о том, что эти фауны близки между собой по геологическому возрасту и могут рассматриваться как единый комплекс. Список хищных млекопитающих по точкам представлен в табл. I.

Таблица I

Куруксай			Лахути-2
Наврухо	Лагерная	точка 97	
Семейство Canidae			Семейство Canidae
Nyctereutes megamastoides	+	–	Canis cf. mosbachensis
Canis kuruksaensis sp.n.	–	–	
Canis ex gr. lepophagus	–	–	Xenocyon lycaonoides
Canis sp.	–	–	
Семейство Ursidae			Семейство Mustelidae
Ursus cf.etruscus	–	–	Meles ex gr. meles
Семейство Hyaenidae			Семейство Hyaenidae
Pachycrocuta perrieri	–	–	Pachycrocuta brevi-
Chasmaporthetes lunensis	–	–	rostris
Семейство Felidae			Семейство Felidae
Lynx ex gr. issiodorensis	–	+	Panthera gombaszoegen-
Acinonyx cf. pardinensis	–	–	sis
Homotherium crenatidens	–	+	Homotherium sp.
Megantereon megantereon	–	–	
Hemimachairodus sp.	+	–	

В составе фауны Куруксая присутствуют представители родов Archidiskodon и Equus, что ограничивает нижний стратиграфический предел распространения фауны виллафранком.

В фауне Куруксая очень многочисленны остатки Equus stenonis bactrianus Zhegallo. По данным В.И.Жегалло, уровень эволюционного развития куруксайской лошади соответствует E.stenonis vireti из средневиллафранкских местонахождений Западной Европы - Пуэбла де Вальверде и Сен-Валье (Биостратиграфия..., 1988). Анализ хищных млекопитающих показал, что стадии развития пахикрокуты и рыси также близки формам из среднего виллафранка Европы. Эта датировка подтверждается и палеомагнитными данными. А.В.Пеньков показал, что костеносные слои в Куруксае имеют обратную намагниченность и, скорее всего, соответствуют нижней части эпохи Матуяма, ниже эпизода прямой полярности Олдувей. Такую же привязку к магнитохронологической шкале имеют костеносные горизонты с фауной хапровского типа в Приазовье.



Р и с. 5. Сводный разрез Лахути-2 (по Додонову, 1986)
Условные обозначения см. на рис.4

В местонахождении Лахути-2 остатки млекопитающих найдены в галечно-алевритовых отложениях кайрубакской свиты. Эти отложения здесь залегают с резким угловым несогласием на нижнеплиоценовых красноцветных песчаниках каранакской свиты и перекрываются мощной толщей плейстоценовых лёссов, заключающих многочисленные горизонты ископаемых почв.

По палеомагнитным данным, кайрубакская свита соответствует верхней части обратно намагниченного интервала эпохи Матуяма, выше эпизода Олдувей, в основании которого проводится нижняя граница свиты. С верхней границей свиты совпадает инверсия Матуяма-Брюнес (Пеньков, Гамов, 1976).

Костеносный слой (точка Лахути-2) в этом разрезе имеет обратную намагниченность и располагается стратиграфически ниже инверсии Матуяма-Брюнес. Ниже по разрезу фиксируется зона прямой полярности, сопоставляемая с эпизодом Харамильо (рис. 5).

В составе комплекса Лахути-2 присутствуют представители родов Archidiskodon, Praemegaceros, Pachycrocuta, Homotherium, Xenocyon ,что ограничивает верхний возрастной предел распространения этой фауны ранним плейстоценом. Учитывая также палеомагнитные данные, фауну Лахути-2 можно датировать началом раннего плейстоцена.

Тафономия местонахождений Куруксай и Лахути-2 детально освещена в работах А.А.Никонова (1971), А.Е.Додонова и

М.В. Сотниковой (1977), Е.Л.Дмитриевой и С.А.Несмеянова (1982), Ш.Шарапова (1986), в книге "Биостратиграфия..." (1988). Крупные скопления костных остатков в Таджикистане приурочены к областям предгорных впадин, где происходила интенсивная аккумуляция континентальных отложений. Быстрое осадконакопление сказалось на характере захоронения костных остатков и определило некоторые общие тафономические особенности местонахождений Куруксай и Лахути. Характерным для них является значительная концентрация костного материала, присутствие нескольких крупных скоплений на небольшой территории и существование нескольких близких по возрасту костеносных горизонтов в разрезе. В обоих местонахождениях выделяются два типа захоронений: первый приурочен к озерным фациям зеленых алевритов, и с ним связаны все находки мелких млекопитающих в регионе; второй приурочен к коричневым алевритам, в которых сосредоточены наиболее богатые скопления остатков крупных млекопитающих.

Глава III
СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Отряд Carnivora

Подотряд Fissipedia

Семейство Canidae Gray, 1821

Подсемейство Caninae Gill, 1872

Род Canis L., 1758

Canis kuruksaensis Sotnikova, sp. nov.

Табл. I, фиг. I,2; рис.6

Название вида от р. Куруксай.

Голотип. Кол. ПИН АН СССР № 3I20-25I, осевой череп с P^4 и M^I, Таджикистан, Куруксай, точка Наврухо, куруксайская свита, поздний плиоцен (средний виллафранк).

Диагноз. Мелкий представитель рода Canis , размеры черепа в пределах изменчивости современных шакалов Canis aureus L. (табл. 2). Лицевая часть черепа немного больше мозговой коробки. Посередине передней выемки носовых костей имеется тупой выступ. M^I и M^2 вытянуты в ширину, в середине коронки M^I хорошо заметен пережим. Бугорок у переднего наружного края паракона на M^I сильно развит.

Материал. Сборы Б.А.Трофимова, 1970 г. Кол. ПИН АН СССР № 3I20. Только голотип, на черепе отсутствуют резцы, клыки, премоляры. Верхнечелюстные кости, скуловые дуги, частично заглазничные и сочленовные отростки повреждены, затылочная часть черепа слегка деформирована, № 3I20-25I.

Местонахождение. Куруксай, точка Наврухо. Алевриты куруксайской свиты.

Геологический возраст. Поздний плиоцен, средний виллафранк.

Описание. Мелкий представитель рода Canis (табл. 3). Лицевая длина черепа немного превышает длину мозговой коробки. На уровне P^4 морда заметно сужается, зубной ряд изгибается. Носовые кости узкие, длинные, их лобные отростки немного заходят за уровень лобных отростков верхнечелюстных костей. На переднем крае носовых костей, на уровне носового шва хорошо заметен тупой выступ. Подглазничные отверстия располагаются над задним корнем P^3. Лобная часть черепа довольно массивная. От заглазничных отростков отходят хорошо развитые височные гребни, на уровне заглазничного сужения они соединяются и переходят в сагиттальный гребень. Барабанные камеры некрупные, их передневнутренние стороны резко переходят в основную кость. Затылочные мыщелки широко расположены.

Премоляры не разделены диастемами. P^4 широкий, массивный, его ширина в задней лопасти 7 мм. Протокон хорошо развит, имеет высокую, острую вершинку, окруженную слабым базальным воротничком. Передний край протокона расположен

Таблица 2

Сравнительная таблица промеров черепов шакалов и койотов (современных и ископаемых)

Промеры (мм)	Kurten, 1974				C.kuruksaensis 3I20-25I Средняя Азия Куруксай (Наврухо)	Гептнер и др., I967
	Койотоподобные собаки Виллафранк		Койот Современные	Шакал		Шакал современный Азия
	Америка	Европа	Америка	Африка		
	Средние значения					
	C.lepophagus	C.arnensis	C.latrans	C.lupaster		C.aureus
Кондилобазальная длина черепа	I77,2	I84,0	I87,0	I63,0	I50,0	I24,7-I64,0
Ширина черепа в клыках	30,6	3I,2	3I,4	28,5	26,0	22,6-32,0

Р и с. 6. Canis kuruksaensis Sotnikova sp. nov. Верхние зубы ПИН № 3I20-25I. Вид снизу

немного впереди переднего края паракона. По переднему краю P^4 проходит острый, отчетливый гребень. M^1 вытянут в поперечном направлении, в середине коронки зуба имеется четко выраженный пережим. Паракон заметно крупнее метакона, у переднего наружного края паракона имеется сильный, хорошо обособленный бугорок. Передний внутренний бугорок на M^1 не раздвоен. M^2, судя по альвеоле, был коротким и широким (табл.4).

С р а в н е н и е. По размерам зубов близок к **Canis navruchoensis Sharapov** из этого же местонахождения (Шарапов, 1986), от которого отличается отсутствием в строении черепа и зубов каких-либо признаков рода Cuon, характерных для C. navruchoensis по диагнозу Ш. Шарапова. По черепным признакам: пропорциям длины лицевой и мозговой частей черепа, форме слуховых камер, развитию и расположению гребней - **Canis kuruksaensis** близок к современным шакалам,

Т а б л и ц а 3

Промеры черепа Canis kuruksaensis

Промеры (мм)	Куруксай (Наврухо) №3I20-25I	Промеры (мм)	Куруксай (Наврухо) №3I20-25I
Длина черепа	I62,0	Длина носовых костей	63,0
Длина кондилобазальная	I50,0	Длина нёба по шву	87,0
Длина лицевого отдела	88,0	Ширина в заглазничных отростках	46,0
Длина мозговой коробки	75,0	Ширина в затылочных мыщелках	32,5
Длина от резцов до сагиттального гребня	I2I,0	Ширина затылочного отверстия	I4,5

Т а б л и ц а 4

Промеры верхних зубов представителей рода Canis L. из местонахождения Куруксай

Промеры зубов (мм) Индексы (%)	C. kuruksaensis	Canis sp.
	Куруксай (Наврухо)	
	№ 3I20-25I	№ 3I20-355
Длина резцового ряда	I8,5*	-
Длина I^1-M^2	84,5*	-
Длина C^I-M^2	75,5*	-
Длина P^I-P^4	50,0*	55,0
Длина M^I-M^2	-	I6,7
Длина C^I	9,0*	-
Длина P^I	5,0*	5,9*
Длина P^2	I0,0*	I0,0
Длина P^3	I2,5*	I2,4
Ширина P^3	-	4,0
Длина P^4	I9,0	-
Длина по паракону P^4	I7,5	I8,9

*Промерено по альвеоле.

Таблица 4 (окончание)

Промеры зубов (мм) Индексы (%)	C.kuruksaensis	Canis sp.
	Куруксай (Наврухо)	
	№ 3I20-25I	№ 3I20-355
Ширина P^4	I0,0	-
Длина M^I	II,5	II,0
Длина в пережиме M^I	8,0	8,0
Ширина M^I	I7,0	I3,0
Длина M^2	-	7,0
Ширина M^2	I0,5*	9,5
Длина M^I/ длина P^4	60,5	-
Длина M^I/ширина M^I	67,6	84,6

*Промерено по альвеоле.

от которых отличается широкой постановкой затылочных мыщелков, массивной затылочной частью черепа и строением M^I. От близких по размеру представителей рода Canis - койотов (C. latrans) и ископаемых койотоподобных собак (C. priscolatrans, C.arnensis, C. lepophagus) - он отличается главным образом укороченной мордой (размеры черепов койотов в среднем больше, чем у шакалов, при практически равных размерах зубов, табл. 2). По зубным характеристикам описываемая форма отличается от шакалов, койотов, виллафранкских койотоподобных собак, довиллафранкских мелких Canis (C. cipio и C.adoxus) пропорциями M^I и наличием на M^I хорошо развитого, сильного бугорка перед параконом. Индекс длины M^I к его ширине у описываемой формы равен 67,6%, у близких по размерам Canis этот индекс больше 70%, у Canis navruchoensis он равен 80%.

Canis ex. gr. lepophagus Johnston,1938

Табл. II, фиг. 5-6

М а т е р и а л. Сборы Б.А.Трофимова, I970 г. Кол.ПИН АН СССР № 3I20. Обломок левой ветви нижней челюсти с P_3-M_I и альвеолами M_2 и M_3, № 3I20-6I6; фрагмент левой ветви нижней челюсти с P_2-M_2 и альвеолой P_I, № 3I20-356 .

М е с т о н а х о ж д е н и е. Куруксай, точка Наврухо. Алевриты куруксайской свиты.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Поздний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. Мелкий представитель рода Canis. По размерам нижней челюсти немного крупнее шакала и мельче койота.

Премоляры высокие, узкие, диастем между ними нет, P_2 и P_3 однобугорковые, на P_4 за главным бугорком имеются еще два мелких бугорка. Параконид M_I меньше протоконида, метаконид отчетливый, энтоконид смещен к задней части коронки так, что вершина гипоконида находится впереди вершины энтоконида. M_2 довольно крупный. По отношению длины P_4 к длине M_I, по относительно большой длине премолярного ряда и строению высоких тонких и относительно малобугорчатых премоляров

описываемая форма очень близка или практически неотличима от ископаемого койота Canis lepophagus, известного из отложений позднего бланко в Северной Америке (местонахождение Сита Каньон). По этим же признакам она отличается от всех известных близких по размерам представителей рода Canis (табл. 5).

З а м е ч а н и я. Большая, чем у C. lepophagus, сомкнутость премоляров не позволяет определить экземпляры № 3I20-6I6, 356 из Куруксая точнее, чем Canis ex gr. lepophagus.

Canis sp.

Табл. I, фиг. 3,4

М а т е р и а л. Сборы Б.А.Трофимова, I970 г. Кол. ПИН АН СССР № 3I20. Фрагмент с P^2 и M^2, передняя часть коронки P^4 разрушена, от P^I имеется только альвеола, № 3I20-355.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Куруксай, точка Наврухе. Алевриты куруксайской свиты.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Поздний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. Размеры зубов и челюсти описываемой формы немного крупнее, чем у современных шакалов (табл. 4).

Верхний зубной ряд выпрямлен, на уровне P^4-P^3 не наблюдается резкого сужения морды. Премоляры расположены свободно. Между всеми премолярами имеются диастемы в 2-2,5 мм. Подобное расположение премоляров характерно для современных койотов C. latrans и ископаемых койотоподобных собак - C. lepophagus и C. arnensis. Премоляры P^2 и P^3 тонкие, высокие, однобугорковые. P^4 длинный и узкий, его ширина в задней лопасти 5 мм. M^I слабо расширен, без дополнительного бугорка у передненаружного края паракона, без заметного перекима в середине коронки, его пропорции обычны для мелких Canis. Строение и пропорции M^I, а также размеры и свободное расположение премоляров отличают экземпляр № 3I20-355 от C. kuruksaensis. M^2 описываемой формы, имеет обычное для рода Canis строение, его размеры малы относительно длины P^4, что, по данным Б.Куртена, является признаком, отличающим койотоподобных собак от шакалов (Kurten, 1974, p.17 Fig. 5).

З а м е ч а н и я. В настоящее время недостаточно материала для видовой диагностики этой формы. По некоторым признакам - выпрямленности зубного ряда, размерам и широкой постановке премоляров, пропорциям P^4 относительно M^2 - описываемая форма приближается к группе ископаемых койотоподобных собак: C.lepophagus-C.arnensis-C.priscolatrans.

Canis cf. mosbachensis Soergel, 1925

Табл. III, фиг. 3 - 5

М а т е р и а л. Сборы А.А.Никонова, М.В.Сотниковой, I969 г. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Два фрагмента нижней челюсти с P_2 - M_3 -№ 3848/357-67 и № 3848/356-67. Три фрагмента верхней челюсти с хищническим зубом P^4 и молярами - № 3848/358-67; № 3848/359-67, № 3848/40-67.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Лахути-2, Алевриты кайрубакской свиты.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Ранний плейстоцен.

О п и с а н и е. Волк средних размеров. Верхний хищнический зуб P^4 с хорошо

Таблица 5

Сравнительная таблица промеров нижних зубов ископаемых койотоподобных собак

Промеры (мм)	Canis ex gr. lepophagus		Canis lepophagus				
	Курукскай (Наврухо)		Америка (Kurten, 1974)				
	№ 3120-356	№ 3120-616	№ 2611 4	№ 907-38	№ 4242	№ 4241	№ 10424
$P_2 - P_4$ длина	35,0	–	32,5	–	33,5	–	40,0
$M_1 - M_3$ "	–	34,5	32,0	30,0	32,0	38,0	38,0
P_2 "	9,1	–	8,7	–	9,1	–	10,6
P_2 ширина	3,9	–	3,5	–	3,5	–	–
P_3 длина	10,5	11,2	–	10,5	10,5	–	12,4
P_3 ширина	4,0	4,1	–	3,5	3,9	–	–
P_4 длина	13,0	13,1	11,0	11,3	11,9	14,4	12,9
P_4 ширина	5,2	5,1	4,5	4,5	5,0	–	–
M_1 длина	19,9	21,0	18,7	18,5	19,5	23,3	22,6
M_1 ширина	7,7	7,5	7,2	–	7,1	8,4	9,0
M_2 длина	–	8,5	8,2	7,7	8,4	11,0	10,9
M_2 ширина	–	–	–	–	–	–	–
Высота челюсти за M_2	–	20,0	–	–	–	–	–

отделенным и обособленным протоконом, передний край которого располагается немного впереди переднего края паракона. К вершине паракона по середине передней части коронки зуба поднимается отчетливый гребень. На внутренней (лингвальной) стороне коронки P^4 прослеживается отчетливый базальный воротничок, который наиболее сильно развит под метаконом.

M^I относительно широкий, с отчетливым перекимом (экземпляры № 3848/358-67 и № 3848/40-67) и M^I более округлой формы с перекимом, менее выраженным, и более широкой внутренней лопастью (экземпляр № 3848/359-67). По наружной стороне коронки M^I проходит базальный воротничок, который образует у переднего края паракона небольшой, но отчетливый выступ. На всех трех экземплярах между протоконом и внутренними бугорками имеется дополнительное образование в виде небольшого бугорка. M^2 - крупный, широкий, его строение типично для C.lupus (табл. 6).

Таблица 6

Промеры верхних зубов Canis cf. mosbachensis

Промеры (мм)	Лахути-2		
	№ 3848/358-67	№ 3848/359-67	№ 3848/40-67
P^4 длина наружная	22,1	22,5	-
P^4 длина по протокону	22,5	23,4	-
P^4 ширина передняя	11,5	11,2	-
P^4 ширина в метаконе	8,0	8,1	-
M^I ширина наибольшая*	19,6	19,4	-
M^I длина наружная	14,2	14,1	-
M^I длина в перекиме	11,0	11,1	-
M^2 ширина наибольшая*	12,8	-	12,4
M^2 длина	8,5	7,5	8,0

*Промерено от наружного верхнего угла М.

Таблица 7

Промеры нижних зубов Canis cf. mosbachensis

Промеры (мм)	Лахути-2	
	№ 3848/357-67	№ 3848/356-67
Длина P_2-M_3	75,8	-
Длина P_2-P_4	38,0	-
Длина M_I-M_3	39,0	-
P_2 длина	10,8	9,9
P_2 ширина	5,4	4,5
P_3 длина	11,9	11,1
P_3 ширина	5,1	4,7
P_4 длина	13,4	-
P_4 ширина	6,2	-
M_I длина	24,2	22,3
M_I ширина	9,8	8,3

Таблица 7 (окончание)

Промеры (мм)	Лахути-2	
	№ 3848/357-67	№ 3848/356-67
M_I длина тригонида	I7,5	I5,5
M_2 длина	9,6	9,8
M_2 ширина	8,0	7,4
M_3 длина	4,2	-
M_3 ширина	4,I	-
Высота челюсти между P_4-M_I	I9,5	-

Зубной ряд нижней челюсти выпрямлен, и его основная ось практически не образует характерного для современных C.lupus изгиба между молярами и премолярами. Премоляры высокие, островершинные, относительно узкие, разделены небольшими диастемами. На P_2 задний бугорок слабо развит, на P_3 он отчетливый. На P_4 за главным бугорком следуют еще два дополнительных бугорка. Вершина P_4 располагается на 2,0-2,5 мм ниже вершины параконида M_I. Задний край коронки P_4 плотно прилегает к переднему краю коронки M_I. Строение M_I типично для Canis - параконид меньше и ниже протоконида, метаконид сильный, на талониде отчетливо выделяются крупный гипоконид, хорошо развитый энтоконид и отчетливый мезостилид. M_2 крупный, с хорошо развитыми протоконидом, метаконидом, гипоконидом и очень слабо выраженным энтоконидом. На наружной стороне коронки M_2 имеется очень сильный базальный воротничок. M_3 округлый, однокоренной, с одной точечной вершинкой (табл. 7).

Сравнение. Размеры в пределах изменчивости современных волков из самых южных частей ареала Canis lupus и мелких эоплейстоцен-раннеплейстоценовых волков Евразии (C.etruscus Del Campana, C.mosbachensis Soergel, C.chihliensis Zdansky и C.variabilis Pei). От центральноазиатских волков - C.chihliensis [I] и C.variabilis - таджикский волк отличается в среднем меньшими размерами, меньшей бугорчатостью премоляров (у азиатских видов на P_2 часто имеются дополнительные бугорки, а P_4, как правило, имеет три дополнительных бугорка) и более низким положением вершины P_4 относительно вершины параконида на M_I. Последний признак намного сильнее выражен у современных волков, от которых описываемая форма также отличается строением премоляров и расположением моляров и премоляров по одной оси. Основные морфологические характеристики, такие, как сильное развитие протоконового выступа на P^4, выпрямленность оси нижнего зубного ряда, тонкие, высокие, умеренно бугорчатые премоляры, строение M_I с хорошо развитым метаконидом, положение в челюсти P_4 относительно M_I, сближают волка из Лахути-2 с C. mosbachensis. Форма из Лахути-2 немного крупнее C.mosbachensis из Хундсхейма (Thenius, I954) и Петралоны (Kurten, Poulianos , I977) и по размерам ближе к мосбахскому волку из Странска Скала, Гомбаспога, Мосбаха, Эскаля (верхний уровень), Шато (Musil, I972; Kretzoi, I938; Bonifay, I97I; Argant , I980).

[I] За исключением C.chihliensis var. minor Teilhard et Piveteau, который, очевидно, является самостоятельным, отдельным от C.chihliensis видом.

Таблица 8

Сравнительная таблица промеров верхних зубов *Nyctereutes megamastoides*

Промеры (мм)	Куруксай			Пуэбла де Вальверде (Kurten, Crusafont, 1977)			
	Наврухо	Лагерная					
	№ 3848/650-73	№ 3848/641-69		I	2	3	4
C^I длина	6,9	–	–	–	7,4	–	–
C^I ширина	4,I	–	–	–	4,3	–	–
P^I длина	4,5	–	–	–	4,6	–	–
P^2 длина	7,I	–	–	–	7,5	–	–
P^2 ширина	3,0	–	–	–	3,0	–	–
P^3 длина	8,7	–	–	–	8,8	–	–
P^3 ширина	3,6	–	–	–	3,3	–	–
P^4 длина наружная	I4,0	–	I4,0	I3,0	I3,5	I4,4	–
P^4 длина внутренняя	I5,3	–	I5,5	I4,0	I4,6	I5,6	–
P^4 ширина передняя	7,0	–	7,0	6,3	7,2	7,2	–
P^4 ширина в лопасти	–	–	5,5	5,8	5,5	5,7	–
M^I длина	–	II,2	I0,9	I0,5	I0,5	I0,9	I0,0
M^I ширина	–	I4,7	I4,9	I3,7	I3,7	I4,6	I3,4
M^2 длина	–	7,5	7,I	6,5	7,I	6,5	6,7
M^2 ширина	–	9,5	9,7	9,I	9,8	9,7	9,5
M^I–M^2 длина	–	I8,5	I8,0	–	–	–	–

Род Nyctereutes Temminck, 1839

Nyctereutes megamastoides (Pomel, 1842)

Табл. II, фиг. 3–4

Canis megamastoides: Pomel, 1842, p. 38

Nyctereutes megamastoides: Viret, 1954, Pl. 1, Fig. 1-5; Векуа, 1972, табл. 2, фиг. 1-2; Soria, Aguirre, 1976. Pl. 2, Fig. 4; Kurten, Crusafont, 1977, p. 9-11, Fig. 4-9; Алексеева, 1977, табл. I, фиг. 5,6; Шарапов, 1981, с. 192, рис. 2

Диагноз. Размеры в пределах рода крупные, подугловая лопасть хорошо развита, величина подлопастного угла колеблется в пределах 46 – 48°.

Материал. Сборы М.В. Сотниковой, А.Е. Додонова, 1973 г. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Фрагмент черепа с C^1 – P^4, № 3848/650-73. Фрагмент верхнечелюстной кости, правая и левая ветви с P^4 – M^2, № 3848/641-69.

Местонахождение. Куруксай, точки Наврухо и Лагерная. Алевриты куруксайской свиты.

Геологический возраст. Поздний плиоцен, средний виллафранк

Описание. Размеры относительно крупные. Ширина черепа в резцах 16 мм, в хищнических зубах – 41 мм. Резцовый ряд расположен дугообразно. Резцы крупные, плотно прилегают друг к другу. Между резцами и клыками диастема 3,2 мм. Клык слабый, невысокий, слабо изогнут и направлен слегка вперед. Все премоляры разделены диастемами размером от 0,5 мм между P^1 и P^2, до 2 мм между P^3 и P^4. Премоляры довольно узкие с хорошо развитым главным бугорком, без дополнительных элементов. Хищнический зуб и моляры плотно прижаты друг к другу. P^4 короткий и широкий, его паракон высокий, по его переднему краю проходит отчетливый гребень. Протокон хорошо обособлен, имеет отчетливую вершинку, и его передний край более выдвинут вперед, чем передний край паракона. Длина P^4 составляет 86,1% длины M^1+M^2. Моляры крупные, их длина немного меньше ширины, пережим в средней части коронки отсутствует. Внутренняя часть зуба слабо сужается. Базальный воротничок наиболее отчетливо выражен на наружной части коронок M^1 и M^2 (табл. 8).

Сравнение. Основываясь на детальном морфологическом анализе черепных и зубных характеристик рода Nyctereutes, данном в работах ряда авторов (Soria, Aguirre 1976; Kurten, Crusafont, 1977) и принимая в составе рода вслед за Д. Сория и Э. Аггирре три вида – ископаемые N. megamastoides (Pomel) и N. donnezani (Depéret и современный N. procyonoides Grau, можно сделать следующие выводы относительно видовой принадлежности енотовидной собаки из Куруксая.

От N. procyonoides она отличается значительно более крупными размерами, от N. donnezani – сильным развитием подугловой лопасти на нижней челюсти. Челюсть из этого местонахождения описана Ш. Шараповым (1981). Величина угла α, измеренного по методике Д. Сория и Э. Аггирре (Soria, Aguirre, 1976, p. 91, fig. 2, p. 94, tab. 6). между горизонтальной линией, проходящей по нижнему краю нижней челюсти, и линией, проходящей через нижний край подугловой лопасти к угловому отростку, у куруксайского экземпляра 46°, т.е. существенно отличается от N. donnezani (14–24°) и находится в пределах изменчивости N. megamastoides (46–48°). Размеры нижнего хищнического зуба, данные Ш. Шараповым (1981, с. 193, табл. I), немного превышают размеры западноевропейских форм (Kurten, Crusafont, 1977, p. 13, tab. 6), но находятся в пределах изменчивости восточноевропейской N. megamastoides (Алексеева, 1977, табл. I, фиг. 5–6). Размеры енотовидной собаки из Куруксая по

верхним зубам близки виллафранкским формам Европы, по индексу отношения длины P^4 к длине M^1+M^2 приближаются к N.megamastoides из средневиллафранкского местонахождения Сей-Валье (Soria, Aguirre,1976,Fig.8).

Род Xenocyon Kretzoi,1938

Xenocyon: Kretzoi, 1938, S. 132-133

Типовой вид. Xenocyon lycaonoides Kretzoi,1938,ранний плейстоцен.

Диагноз. Размеры крупные. M_3 всегда присутствует. M^2 не редуцированы. Талонид на M_1 куоноподобный с большим доминирующим гипоконидом. Энтоконид на M_1 в большинстве случаев отсутствует полностью, иногда имеются его следы в виде слабой выпуклости или морщинистости эмали. Метаконид на M_1 слабый, плотно прилегает к протокониду. P^4 широкий, массивный, со слабовыраженным протоконовым бугорком и удлиненной лопастью метакона.На M^1 не формируется отчетливый внутренний бугорок за метаконом.

Состав рода.X.lycaonoides Kretzoi,1938, поздний эоплейстоцен-ранний плейстоцен Евразии.

Xenocyon lycaonoides Kretzoi, 1938

Xenocyon lycaonoides: Kretzoi,1938, Tab.III, fig. 4.;Schütt, 1974, S.65-66, Abb.1-2;Сотникова , 1988, с. 84-87,
Canis gigas: Kretzoi, 1938, Tab. II, fig. 10.
Cuon dubius: Teilhard, 1940, p. II, fig. 5; Thenius,1954, S. 275-276, fig. 33a.
Xenocyon spelaeoides: Musil, 1972, Tab. I-III.
Xenocyon cf. lycaonoides: Schütt, 1973, S. 70-72, Abb. 1-3.
Xenocyon sp.:Сотникова, 1980, с. 247-248.

Диагноз. См. диагноз рода.

Материал. Сборы А.А.Никонова, М.В.Сотниковой, 1969 г. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Две ветви нижней челюсти - угловой, сочленовный и венечный, отростки обломаны. M_3 не сохранился, № 3848/355-67.

Местонахождение. Лахути-2. Алевриты кайрубакской свиты.

Геологический возраст. Ранний плейстоцен.

Описание и сравнение[1]. Размеры челюсти крупнее, чем у Cuon pricus и Canis mosbachensis, близки к Xenocyon lycaonoides из местонахождения Странска Скала (Musil, 1972) и слегка уступают X.lycaonoides из позднеэоплейстоцен-раннеплейстоценовых местонахождений Западной Европы - Розье, Мосбах, Вюрцбург и Гомбаспог (Thenius, 1954;Schütt, 1973, 1974;Kretzoi, 1938). Высота челюсти за P_1 - 27 мм (27,8 в Странска Скала) и за P_4 - 30,7 (26,8 и 30,3 мм в Странска Скала).

Важным в отношении диагностики является строение симфизной части нижней челюсти, которая прекрасно сохранилась у нашего экземпляра. Дорсальная поверхность челюсти между альвеолярным краем ($C-P_1$) и симфизом кверху слегка вогнута и по строению напоминает более Cuon и Lycaon, чем Canis lupus, но эта по-

---

[1] Наличие M_3 является одной из основных характеристик рода Xenocyon , а из-за фрагментарности описываемого материала присутствие этого зуба в челюсти достоверно не может быть определено, поэтому сравнение проводится с представителями родов Cuon и Canis , которые встречаются совместно с Xenocyon в фаунистических комплексах, а также с современными Lacaon pictus- смешанные признаки этих трех родов характерны для зубов Xenocyon.

Таблица 9

Промеры нижних зубов рода Xenocyon Kretzoi

Промеры (мм)	Xenocyon lycaonoides							
	Лахути-2 кол. 3848/355-67		Мосбах, Вормбург (Schütt, 1973, 1974)		Кол-во экз.	Странска Скала (Musil, 1972)	Кол-во экз.	Налайха, Засухино (Сотникова, 1988)
I_1 длина	4,6	4,8	–	–		–		–
I_1 ширина	3,0	3,0	–	–		–		–
I_2 длина	6,2	5,8	–	–		–		–
I_2 ширина	4,4	4,5	–	–		–		–
I_3 длина	6,5	6,4	–	–		–		–
I_3 ширина	6,3	5,9	–	–		–		–
C_1 длина	12,8	13,1	–	–		–		–
C_1 ширина	9,0	8,7	–	–		–		–
C_1 высота	25,0	24,0	–	–		–		–
P_1 длина	5,9	5,9	–	–	2	5,1 – 5,7	5	5,6–6,4
P_1 ширина	4,5	4,5	–	–	2	3,4 – 4,4 al		–
P_2 длина	11,3	11,4	–	13,7		–	5	12,2–14,7
P_2 ширина	5,1	5,2	–	–		–		–
P_3 длина	14,0	13,9	–	14,3	2	14,1	5	13,4–16,5
P_3 ширина	5,9	5,8	–	–	2	6,5	3	6,5–7,4
P_4 длина	17,0	16,9	17,0	17,5	3	16,3 – 16,6	6	16,0–18,6
P_4 ширина	7,8	7,9	8,6	–	3	7,9 – 8,4	5	8,3–9,1
M_1 длина	27,9	28,0	29,0	29,0	3	26,9 – 28,2	5	27,8–30,2
M_1 длина тригонида	19,8	20,0	21,3	–		–	5	20,5–22,2
M_1 ширина	10,4	10,5	11,0	–	3	9,8 – 11,4	5	10,9–11,4
M_2 длина	12,2	–	–	–	3	11,7 – 13,7	5	11,4–13,1
M_2 ширина	8,4	–	–	–	3	8,4 – 9,9	5	8,4–9,2

верхность гораздо более узкая, чем у современных гиеновых собак Lycaon pictus. Аналогичное строение отмечено у X.lycaonoides из Странска Скала. Подбородочных отверстий два в отличие от Cuon priscus, у которого их три. Премоляры расположены более свободно; чем у ксенопионов из Гомбасного, Странска Скала и Мосбаха. Между C и P_I - диастема 7,5мм, между P_2 и P_3 - 2,5мм. Строение резцов и клыков типично для собачьих. Премоляры невысокие. P_I и P_2 без дополнительных бугорков, на P_3 и P_4 за протоконидом имеются еще два дополнительных бугорка.

На M_I крупный параконид ниже, чем у C. lupus, и менее прижат к протокониду. Метаконид развит слабее, чем у C.lupus. Талонид имеет куоноподобное строение - гипоконид крупный и расположен более центрально, чем у Canis. Аналогичное строение талонида наблюдается у всех известных находок Xenocyon. Особенностью описываемой челюсти является то, что на правом M_I не наблюдается и следов энтоконида, в то время как на левом M_I на месте энтоконида имеется небольшой бугорок.

M_2 крупный, пропорции его близки к Canis lupus и существенно отличаются от Cuon. Морфология жевательной поверхности M_2 типична для Xenocyon и совмещает характеристики Canis, Lycaon и Cuon. Протоконид высокий, расположен на одной оси с гипоконидом M_I, метаконид сильно редуцирован, гипоконид развит нормально, энтоконид, возможно, отсутствовал. Характерное строение симфизной части нижней челюсти и жевательной поверхности M_I и M_2 позволяют отнести таджикского крупного волка к роду Xenocyon. Его размеры в пределах изменчивости X.lycaonoides (табл. 9).

Семейство Ursidae Gray, 1825

Род Ursus L., 1758

Ursus cf. etruscus Cuv., 1823

Табл. IУ, фиг.3-4; Рис. 7, фиг. I-2

М а т е р и а л. Сборы Б.А.Трофимова, В.Ю.Решетова, 1970 г. Кол. ПИН АН СССР № 3120. Череп № 3120-805, сильно сплющен в затылочной области. Левая ветвь нижней челюсти с P_I-M_3, № 3120-701.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Куруксай, точка Наврухо. Алевриты куруксайской свиты.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Поздний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е. Череп крупный, относительно узкий и длинный. Профиль черепа без резкого изгиба в области носовых и лобных костей. Резцовая кость крупная, массивная, обрамляет большое носовое отверстие. Носовые кости короткие, их задние края заходят за уровень верхнего края верхнечелюстной кости. Подглазничные отверстия относительно крупные, расположены над M^I. Лобная часть черепа слабовыпуклая, заглазничные отростки массивные и короткие. Гребни, отходящие от них, почти не выражены. В области наибольшего затылочного сужения эти гребни соединяются и переходят в высокий и сильный сагиттальный гребень. Скуловые дуги, по-видимому, слабо расходились в стороны, глазницы маленькие, неширокие, передний край глазницы расположен на уровне переднего края коронки M^2. В затылочной части черепа можно отметить очень крупные и массивные сочленовные отростки. Остальные особенности строения затылочной области черепа не рассматриваются из-за сплющенности и других повреждений черепа.

Твердое небо длинное, относительно далеко простирается за уровень заднего края M^2. Нёбная вырезка имеет овальную форму, отверстие хоан широкое (табл.IO).

Зубы верхней челюсти сохранились практически все, но резцы и моляры сильно стерты. Резцовый ряд вынесен немного вперед, между I^3 и клыком диастема порядка I0 мм. Клык имеет обычное для рода Ursus строение, он довольно крупный и гладкий. Все четыре премоляра присутствуют в челюсти. P^I однокоренной и одновершинный зуб. P^2 меньше P^I. Между P^2 и P^3 диастема 4,8 мм. P^3 – зуб с одним корнем, за главным бугорком у него наблюдается один слабый добавочный бугорок.

P^4 крупный, широкий, на наружной стороне коронки хорошо прослеживается базальный воротничок. Паракон крупнее метакона. Протокон сильный, расположен на уровне соединения паракона и метакона. На лингвальной поверхности коронки перед протоконом наблюдается слабая бугорчатость эмали.

M^I простого строения, паракон немного крупнее метакона, позади метакона имеется добавочный бугорок. С лингвальной стороны коронки зуба, кроме протокона и гипокона, других дополнительных элементов не наблюдается.

M^2 имеет овальную форму, сужение коронки на уровне талона выражено слабо. В передней части коронки, по-видимому, кроме пара-, мета-, прото-, гипоконового бугорков, других дополнительных образований не было. Область талона имеет слабоморщинистую поверхность.

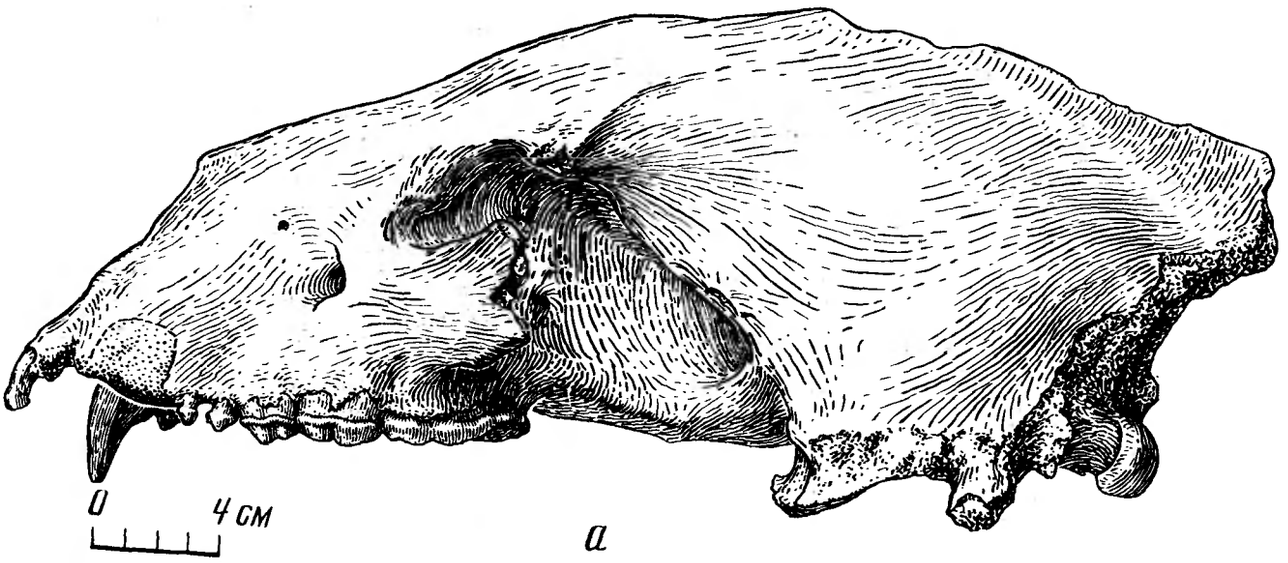
Нижний край нижней челюсти почти прямой, на уровне P_2 он полого поднимается к резцам. Подборочных отверстий два – под P_3 и под передним краем коронки M_I. Резцы плотно примыкают к клыку. Клык высокий, гладкий, слегка уплощенный, имеет характерный для рода Ursus изгиб. P_I, P_2, P_3 однокоренные, конусообразные, разделены небольшими диастемами. P_3 плотно примыкает к P_4, последний имеет высокий главный бугорок и маленькие, но отчетливые передний и задний добавочные бугорки.

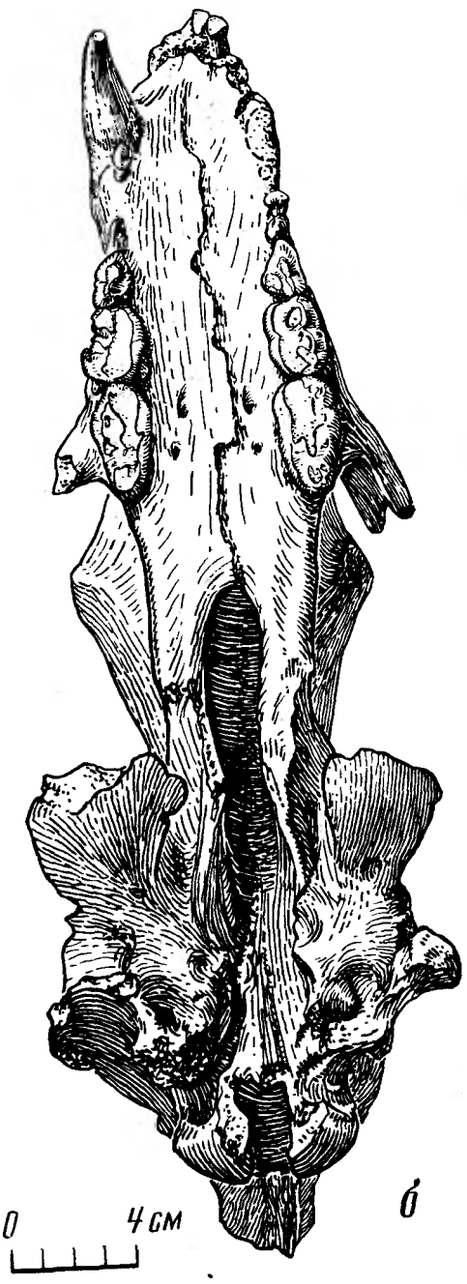
M_I расширяется лингвально. Его талонид (длина I5 мм) отделен от тригонида отчетливым пережимом, хорошо выраженным на наружной стороне коронки. Пара-, прото- и метаконид сближены и образуют единый комплекс, между тригонидом и талонидом нет дополнительных бугорков. Гипоконид сильный, энтоконид выражен гораздо слабее. Ободок на задней кромке талонида отсутствует.

M_2 в сечении почти прямоугольный, длина коронки M_2 отчетливо меньше, чем M_I, основные элементы зуба – прото-, мета-, гипо- и энтоконид – отчетливо выражены. Между мета- и энтоконидом на лингвальной стороне коронки имеется несколько дополнительных маленьких бугорков.

M_3 округлый в сечении, жевательная поверхность чашеобразная, ее края слегка приподняты (промеры в табл. II, I2).

С р а в н е н и е. Присутствие в верхней и нижней челюстях полного набора премоляров и простое строение моляров указывают на принадлежность медведя из Куруксая к группе плиоценовых медведей Ursus ruscinensis – U.minimus – U. etruscus. Размеры черепа и зубов крупнее, чем у U.ruscinensis и U.minimus. Величина и пропорции черепа в целом соответствуют U.etruscus из Вальдарно





Р и с. 7. Ursus cf. etruscus Cuvier. Череп, ПИН № 3120-805
а – сбоку; б – снизу

(табл. 10). Череп из Куруксая немного крупнее U. etruscus из Сен-Валье (общая длина соответственно равна 372 и 358 мм). Соотношение длины лицевой и затылочной частей черепа (175 и 210 мм – Куруксай, 172 и 208 мм – Сен-Валье), пропорции моляров у куруксайского медведя также близки U. etruscus из Сен-Валье (рис. 8). Степень развития P_4 и M_3 является одной из основных характеристик плиоценовых медведей, по уровню развития P_4 медведь из Куруксая находится на эволюционной стадии U. etruscus. Округлая форма M_3 не характерна для типичных U. etruscus из вилафранка Европы, поэтому описываемая в настоящей работе форма определяется как Ursus cf. etruscus.

Остатки медведя близких размеров и в целом со сходными морфологическими признаками (присутствует полный набор премоляров, профиль черепа без резкого изгиба в области соединения носовых и лобных костей) описаны из этого же местонахождения Ш. Шараповым (1986) и отнесены к новому виду Ursus vereščagini Scharapov. К сожалению, полных промеров черепа Ш. Шарапов не приводит. По диагнозу новый вид медведя из Куруксая отличается от плиоценовых представителей рода (соответственно и от Ursus cf. etruscus из местонахождения Куруксай) большей шириной лицевой области черепа, сильно расходящимися в стороны скуловыми дугами, а также необычными для Ursus etruscus пропорциями моляров (табл. 13, рис. 8).

Таблица 10

Сравнительная таблица промеров черепов Ursus etruscus

Промеры (мм)	Ursus cf.etruscus Куруксай № 3120-805	Ursus etruscus Вальдарно (de Torres,1984)	
Полная длина черепа	372	380	–
Базальная длина	315	333	345
Длина от резцов до конца M^2	154	151	150
Длина от резцов до хоан	180	–	180
Длина от хоан до нёбного шва	76	–	91
Длина от клыка до конца M^2	112,0	109,6	112
Длина P^4-M^2	77	72,5	70
Длина моляров	57,8	54,3	57
Ширина в затылочных мыщелках	56	–	61
Ширина затылочного отверстия	25	–	26
Ширина в заглазничных отростках	96	113	110
Ширина черепа у начала глазниц	72	89	76
Ширина между C-P^4	56,5	54,8	37
Ширина клыков	16,5	14,8	15,2

Таблица 11

Промеры нижней челюсти Ursus cf. etruscus

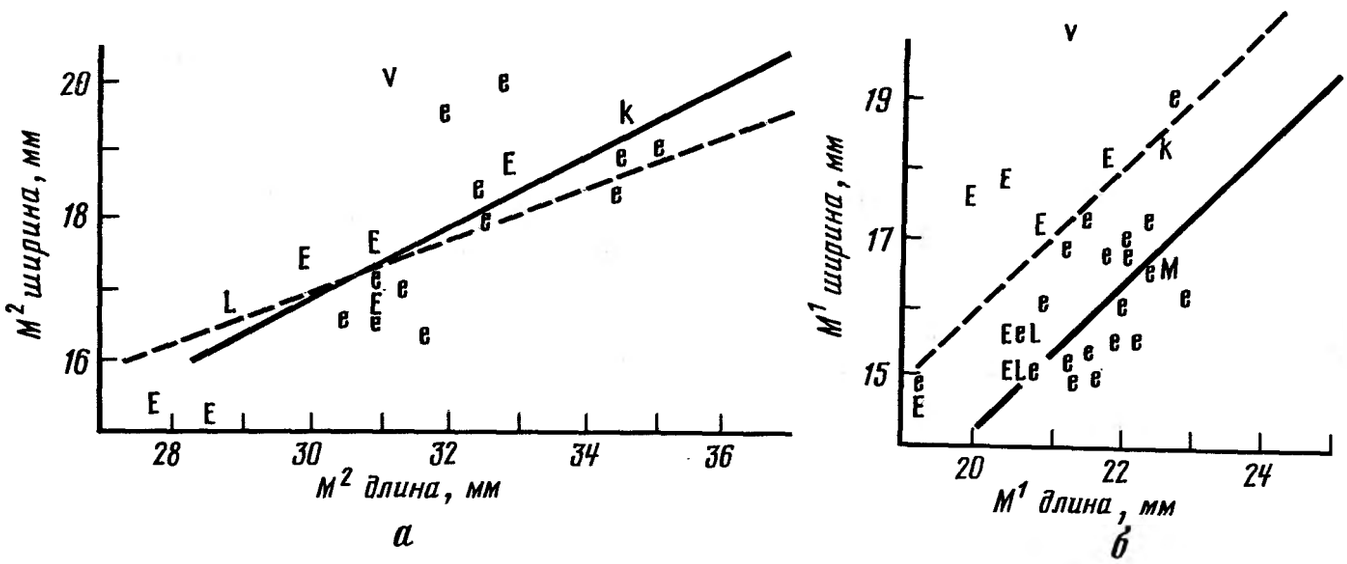
Промеры	№ 3120-701
Длина I_I-M_3	127,0
Длина P_I-M_3	96,0
Длина P_I-P_4	36,4

Промеры	№ 3120-701
Длина M_I-M_3	60,4
Высота челюсти перед P_4	42
Высота челюсти за M_I	46,5

Таблица 12

Промеры нижних зубов медведей из Куруксая

Промеры (мм)	Ursus cf.etruscus № 3120-701	Ursus vereščagini Шарапов, 1986
Длина I_I-M_3	127	–
Длина P_I-P_4	36,4	–
Длина M_I-M_3	60,4	62
Длина C_I	23,0	–
Ширина C_I	12,5	–
Длина P_I	7,1	–
Длина P_2	6,9	–
Длина P_3	7,3	–
Длина P_4	12,8	13,0
Длина M_I	24,1	23,0
Ширина M_I	12,6	11,6
Длина M_2	22,4	25,0
Ширина M_2	14,8	16,0
Длина M_3	14,0	17,0
Ширина M_3	13,8	15,0



Р и с. 8. Отношение ширины верхних моляров к их длине у Ursus etruscus
E - Сен-Валье; e - Вальдарно; M - Вента Мицена; L - Пуэбла де Вальверде (Torres, 1984); K - Ursus cf. etruscus (Куруксай); V - Ursus verescagini Sharapov (Куруксай)

Т а б л и ц а I3

Промеры верхних зубов медведей из Куруксая

Промеры (мм)	Ursus cf. etruscus № 3I20-805	Ursus vereščagini Шарапов, I986
Длина I^I-M^2	I54	I42
Длина P^I-P^4	50,7	47,5
Длина M^I-M^2	57,8	52,8
Длина C^I	25,0	-
Ширина C^I	I6,5	-
Длина P^I	9,3	-
Длина P^2	7,2	-
Длина P^3	8,5	-
Длина P^4	I8,9	I8,0
Ширина P^4	I4,2	I2,0
Длина M^I	22,5	2I,0
Ширина M^I	I8,3	20,0
Длина M^2	34,5	3I,0
Ширина M^2	I9,5	20,0

Семейство Mustelidae Swainson, I835
Подсемейство Melinae Burmeister, I850
Род Meles Brisson, I762
Meles ex.gr.meles L., 1758

Табл. IУ, фиг. I,2

М а т е р и а л. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Сборы М.В.Сотниковой, I977 г. Правая ветвь нижней челюсти, клык и резцы обломаны, № 3848/648-67.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Лахути-2. Алевриты кайрубакской свиты.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Ранний плейстоцен.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. Размеры барсука близки к размерам современных барсуков из южных частей ареала Meles meles L. Премоляры доволь-

но крупные, с высокими и острыми главными вершинками, P_2 имеет два корня. Длина P_2, P_3, P_4 соответственно равна 4,5; 5,2; 6,8 мм. M_I с короткой и широкой коронкой, M_2 довольно крупный, его длина и ширина соответственно равны 6,2 и 6,I мм.

Ископаемые виды рода Meles выделены в большинстве случаев по черепу и верхним зубам, в нижних зубах отличия ископаемых и современных видов незначительны. Так, размеры M_I барсука из Лахути-2 немного меньше, чем у Meles meles atavus Kormos из раннего плейстоцена Европы, но в пределах изменчивости Meles chiai Teilhard из эоплейстоцена и Meles cf. meles из раннего плейстоцена Центральной Азии (табл. I4). От Meles thorali Viret из Сен-Валье (поздний плиоцен Западной Европы) лахутинский барсук отличается только пропорциями M_2.

Таблица I4

Промеры нижнего хищнического зуба M_I ископаемых представителей рода Meles

Автор	Род Meles	Местонахождение	№	M_I длина(мм)	M_I ширина(мм)
М.В.Сотникова	Meles ex gr. meles	Лахути-2 № 3848/648-67	I	I5,4	7,I
Bonifay, 1971	Meles meles atavus	Эрпфинген	I	I7,2	8,0
		Пюшпёкфюрдо	I	I7,5	7,4
	Meles sp.	Эскаль	I	I6,8	7,7
Kurten, Poulianos, 1977	Meles meles	Бетфия	I	I7,0	-
		Петралона	2	I6,3;I7,0	7,6;7,7
	Meles thorali	Сен-Валье	4	I6,0-I6,7	7,I-8,0
Teilhard 1940	Meles chiai	Местонахождение № I8	2	I6,0;I5,5	7,0;6,5
Pei, 1934	Meles cf. meles	Чжоукоутянь-I	?	I3,5-I7,7	6,0-7,6

у первого коронка M_2 больше вытянута в длину, у второго она округлая. У современных Meles meles наиболее часто встречается вариант M_2 с шириной коронки большей, чем ее длина. Необычные пропорции M_2 не позволяют определить нижнюю челюсть барсука из Лахути-2 точнее, чем Meles ex. gr. meles.

Семейство Hyaenidae Gray , I869
Подсемейство Hyaeninae Mivart, I882
Род Chasmaporthetes Hay, I92I

Chasmaporthetes: Hay, 1921, p. 602
Ailuraena: Stirton, Christian, 1940, p 445 - 448
Euryboas :Schaub, 1941, p. 280

Т и п о в о й в и д. Chasmaporthetes ossifragus Hay,I92I; поздний плиоцен (бланко) Северной Америки.

Д и а г н о з. Размеры в пределах подсемейства средние. Зубные ряды почти не образуют изгиба на уровне хищнических зубов. Все нижние зубы с сильными, хорошо отделенными базальными воротничками. P_I в большинстве случаев отсутствует, а P^I имеется. Премоляры узкие с хорошо развитыми дополнительными бугорками. Протокон на P^4 сильный, метакон удлиненный. Передний и задний бугорки на P_4 крупные. M_I без метаконида, его талонид с одним крупным бугорком, расположенным на одной оси с протоконидом. DP_4 без следов метаконида, задний гребень протоконида dP_4 спускается к наружному бугорку талонида. Кости конечностей тонкие, стройные.

С о с т а в р о д а. C.borissiaki (Хоменко , I932), ранний плиоцен Европы; C.lunensis (Del Campana, 1914), поздний плиоцен-ранний эоплейстоцен (виллафранк) Евразии; C.ossifragus Hay, 1921, C.johnstoni Stirton, Christian,1940, поздний плиоцен-ранний эоплейстоцен (поздний бланко, ирвингтон) Северной Америки; C.nitidula (Ewer,1955) , плио-плейстоцен Африки.

С р а в н е н и е. От Hyaenictis Gaudry отличается отсутствием M_2, от Lycyaena Hensel - редукцией M^I и отсутствием метаконида на M_I. От всех остальных родов (роды Percrocuta Kretzoi, Allohyaena Kretzoi, Adcrocuta Kretzoi, Pachycrocuta Kretzoi,Hyaena Brisson,Crocuta Kaup) Chasmaporthetes отличается выпрямленностью основной оси зубного ряда, строением премоляров, которые больше похожи на премоляры кошачьих - узкие, длинные, с хорошо развитыми дополнительными бугорками, строением M_I без следов метаконида и с одним крупным бугорком на талониде, расположенным на одной оси с протоконидом.

З а м е ч а н и я. Род Chasmaporthetes был выделен по остаткам,происходящим из позднеплиоценовых отложений Северной Америки (Hay, I92I). В Европе находки подобных гиен были отнесены к роду Euryboas (Schaub, 1941; Viret,1954) Значительная географическая удаленность и отсутствие промежуточных находок на территории Азии долгое время не позволяли установить идентичность родов Chasmaporthetes и Euryboas. Приоритет рода Chasmaporthetes был восстановлен и признан много позже целым рядом исследователей (Savage, Curtis, 1970; Kurten, Crusafont, 1977; Kurten, Anderson,1980).В последнее время снова появилась тенденция к разделению этих двух родов (Galiano,Frailey, I977).Однако анализ новых материалов с территории СССР и МНР показывает, что основные

признаки, использованные Г.Гальяно и Д.Фрайли, для выделения эврибоасов в самостоятельный род (Galiano,Frailey,1977,p.10,point 6) вариабельны и едва ли могут быть использованы для систематики этой группы гиен.

Вид "C".bonisi Koufos, описанный недавно из позднего миоцена Греции(Koufos,1987), в составе рода Chasmaporthetes не рассматривается. Отнесение этого вида к хазмапортетесам сомнительно, поскольку форма и морфология премоляров у C. bonisi отлична от премоляров рода Chasmaporthetes (отсутствуют характерные сильные базальные воротничики на P_2-P_4, нижняя линия коронки P_4 имеет отчетливо изогнутую форму, а у хазмапортетесов она практически прямая, на P_3 отсутствует передний бугорок, а талонид M_I двухбугорчатый).

Chasmaporthetes lunensis (Del Campana,1914)

Табл. УII, фиг. I-2, Табл. У, фиг.3

Lycyaena lunensis: Del Campana, 1914, Pl. 1, fig. 2
Euryboas bielawskyi: Schaub, 1941, Pl. 18, fig. 1-4
Euryboas lunensis: Viret, 1954. Pl. 8, fig. 3-6, Pl. 9, fig. 1; Ficcarelli, Torre, 1967, p. 195; Crusafont, Aguirre, 1971, p. 2478; Schütt, 1971, S.139, Taf. 19
Chasmaporthetes lunensis: Kurten, Crusafont, 1977, p. 20
Chasmaporthetes kani: Galiano, Fraily, 1977, p. 5, fig. 1
Euryboas aff.bielawskyi: Шарапов, I986, с. 60, рис.I9

Д и а г н о з. Хазмапортетес относительно крупных размеров, P_I отсутствует. Передние бугорки на P_2^2 - P_3^3 имеют разную степень выраженности. P^4 широкий, его протокон крупный, расположен или впереди переднего края парастиля, или слегка сдвинут назад. M_I немного длинее P_4.

М а т е р и а л. Сборы Б.А.Трофимова, I970 г. Кол. ПИН АН СССР № 3I20. Сборы М.В.Сотниковой, А.Е. Додонова, I972 г. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Правая ветвь нижней челюсти с I_2-M_I, № 3I20-352; левая ветвь нижней челюсти с C_I-M_I, № 3I20-349; левая ветвь нижней челюсти с P_2 и M_I, № 3I20-26.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Куруксай, точка Наврухо. Алевриты куруксайской свиты.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Поздний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е. Челюсть массивная, наибольшая толщина в симфизной части равна 2I мм (№ 3I20-349). Нижний край челюсти от клыка до уровня M_I слабо изогнут, позади M_I он плавно поднимается вверх. Ямка жевательной мышцы неглубокая, ее передний край находится на уровне талонида M_I. Подбородочное отверстие одно, крупное, расположено под корнями P_2. Основная ось зубного ряда очень слабо изогнута. Резцы не крупные, длина и ширина I_2 и I_3 № 3I20-352 соответственно равны 5,3x3,5 и 6,3x5,5 мм. Резцовый ряд плотно прилегает к клыку. Клык высокий, относительно тонкий. Между клыком и P_2 - диастема I0-I2 мм. Следов P_I нет ни на одном экземпляре.

P_2 двухкорневой, главный и задний добавочный бугорки развиты хорошо. Степень развития переднего бугорка очень изменчива. На экземпляре № 3I20-26 он отсутствует, на остальных экземплярах отчетливый.

P_3 крупный трехбугорчатый, с отчетливым базальным воротничком.

P_4 крупный, с тремя хорошо выраженными бугорками и маленьким четвертым задним бугорком, образованным базальным воротничком. За счет сильного развития воротничка прослеживается расширение задней части коронки зуба.

На M_I базальный воротничок отчетливо прослеживается по всей наружной стороне коронки зуба. Параконид относительно узкий, он не намного длиннее протоконида, метаконид отсутствует, талонид с одним крупным бугорком. Следов M_2 нет (табл. I5).

И з м е н ч и в о с т ь. Степень развития переднего бугорка на P_2, очевидно, связана с половым диморфизмом. У более мелкой, но вполне взрослой особи с относительно коротким зубным рядом и слабым клыком этот бугорок отсутствует (№ 3I20-26), у более крупных особей он имеется (№ 3I20-349, 352).

Т а б л и ц а I5

Нижние челюсти Chasmapothetes lunensis

Промеры (мм)	Куруксай (Наврухо)		
	№ 3I20-349	№ 3I20-352	№ 3I20-26
Длина зубного ряда C_I–M_I	I04,0	II0,0	98,0
Длина P_2–M_I	80,0	8I,0	74,8
Высота челюсти за P_2	35,0	–	
Высота челюсти под протоконидом M_I	–	4I,0	37,0
C_I длина	I5,3	I5,I	–
C_I ширина	I2,4	II,8	–
P_2 длина	I6,5	I6,0	I5,9
P_2 ширина	8,2	8,5	8,6
P_3 длина	I8,5	I8,7	–
P_3 ширина	I0,0	I0,0	–
P_4 длина	22,6	22,0	–
P_4 ширина	I0,8	II,2	–
M_I длина	25,3	24,9	24,6
M_I длина талонида	5,2	4,5	4,3
M_I ширина	I0,9	I0,9	II,3

С р а в н е н и е. Гиена из Куруксая по размерам и зубам близка к Chasmaporthetes lunensis из европейского виллафранка. Размеры зубов куруксайского хазмапортетеса находятся в пределах изменчивости европейских форм.

От Chasmap. borissiaki из плиоцена Молдавии куруксайские находки отличаются более крупными размерами и отсутствием P_I.

C.nitidula известна по нижним зубам, морфологически близка C.lunensis от которой отличается очень сильными и хорошо обособленными передними бугорками на премолярах.

Американские виды C.ossifragus и C.johnstoni [I] также близки C.lunensis отлича-

[I] Б.Куртен считает эти виды синонимами (Kurten, Anderson, I980).

ются от находок, известных в Европе, в среднем более крупными размерами.

З а м е ч а н и я. По материалам из коллекции Лисана, собранной в отложениях формации Юше (провинция Шанси) в Китае, был описан новый вид Chasmaporthetes kani (Galiano, Frailey,1977). Голотипом этого вида является неполный череп № F:AM 99789 из местонахождения Кси-хуан. Диагноз же для вида C. kani дан авторами только по нижней челюсти. Он следующий: M_I слегка длиннее P_4, передние дополнительные бугорки на P_2 и P_3 относительно слабее выражены, чем у других видов рода. Как показывает анализ евроазиатского материала, размеры C.kani находятся в пределах изменчивости вида C.lunensis, а M_I у C.lunensis всегда немного больше P_4. Изучение серии челюстей из Куруксая выявило также большую степень изменчивости в развитии передних бугорков на P_2 и P_3 даже в пределах одной популяции хазмапортетесов. На основании этих данных кажется целесообразным рассматривать C.kani , как синоним вида C.lunensis.

Род Pachycrocuta Kretzoi, 1938

Pachycrocuta: Kretzoi,1938,S. 118-119

Pliocrocuta: Kretzoi, 1938, S. 118-119

Т и п о в о й в и д. Hyaena brevirostris Aymard, 1846, поздний виллафранк Европы.

Д и а г н о з. Размеры в пределах подсемейства от средних до крупных. Зубные ряды образуют на уровне хищнических зубов характерный изгиб. P_I отсутствует. У ранних представителей рода иногда имеется очень маленький M_2 или его альвеола. Премоляры большие, массивные, со слабыми передними бугорками, расположенными лингвально. Метаконид на M_I присутствует на ранней стадии эволюции рода и в дальнейшем имеет явную тенденцию к полному исчезновению. Тригонид на M_I пропорционально длинный, талонид усложнен, но постепенно упрощается и укорачивается в процессе эволюции. Метаконид на dP_4 иногда присутствует, задний гребень протоконида dP_4 спускается к внутреннему бугорку талонида.

С о с т а в р о д а. P.pyrenaica (Deperet, 1890), ранний плиоцен Западной Европы; P.perrieri (Croizet,Jobert,1928), поздний плиоцен-эоплейстоцен Евразии; P.brevirostris (Aymard,1846), эоплейстоцен-ранний плейстоцен Евразии; P.bellax (Ewer, 1954), поздний плиоцен Африки.

С р а в н е н и е. Из всех гиен номинативного подсемейства пахикрокута обнаруживает наибольшее сходство с родами Hyaena и Crocuta От рода Hyaena она отличается пропорциями M_I, который значительно длиннее P_4. От рода Crocuta она отличается строением M_I с более коротким и менее усложненным талонидом, а также присутствием на M_I в разной степени развитого метаконида.

З а м е ч а н и я . Остатки плио-плейстоценовых гиен со смешанными характеристиками гиен и крокут периодически относились к разным родам: Crocuta Kaup, Hyaena Brisson, Pachycrocuta Kretzoi, Pliocrocuta (Kretzoi, 1938; Viret, 1954; Kurten, 1956).

Б. Куртен не признал валидными родовые таксоны, выделенные М.Кретцоем, и отнес виды Hyaena perrieri и Hyaena brevirostris с азиатскими подвидами sinensis, licenti, brathygnatha и neglecta к роду Hyaena (Kurten, 1956) . В этой же работе Б.Куртену впервые на основании детального анализа морфометрических характеристик ископаемых и современных гиен удалось показать отличия этой группы гиен от рода Crocuta и отметить их связь с современными бурыми гиенами - H.brunnea. Кроме того, впервые было показано сходство позднеплиоцен-ран-

неплейстоценовых гиен Европы с азиатскими формами на видовом уровне.

Родовое название Pachycrocuta Kretzoi было восстановлено итальянскими исследователями, которые на примере детального анализа зубных характеристик P.brevirostris показали отличия крупных плио-плейстоценовых гиен как от рода Crocuta так и от рода Hyaena (Ficcarelli, Torre, 1970). К роду Pachycrocuta были отнесены европейская "Hyaena" perrieri и азиатская "Hyaena" sinensis, а также несколько видов гиен из плио-плейстоценовых отложений Африки, Индии, Греции.

Самостоятельность рода Pachycrocuta много позже была признана американскими исследователями (Galiano, Frailey, 1977). В работе 1977 г. Г.Гальяно и Д.Фрейли обсуждались филогенетические связи ископаемых и современных родов гиен. Одним из самых интересных выводов, полученных авторами при анализе кладограмм Hyaenidae представляется тот факт, что бурая гиена H.brunnea оказалась генетически более связана с родами Pachycrocuta и Crocuta, чем с современной полосатой гиеной H.hyaena.

Таким образом, рядом исследователей было показано, что евроазиатские плио-плейстоценовые гиены образуют отдельную группу и могут быть объединены в один род. Однако оставались до конца невыясненными вопросы видового состава рода Pachycrocuta и соответственно его окончательный диагноз, поскольку в диагноз рода Pachycrocuta М.Кретцой включил только признаки, характерные для P.brevirostris.

Наиболее обоснованным в настоящее время представляется выделение рода Pachycrocuta в работе К.Хауэлла и Г.Петтера, которое базируется прежде всего на анализе пропорций и особенностей строения хищнических зубов. Эти исследователи совершенно отчетливо показали, что пропорции длины M_I к длине P_4 у пахикрокуты гораздо выше, чем у рода Hyaena, и этот признак в истории развития гиеновых может рассматриваться как предковый. Кроме того, в строении M_I отмечен пропорционально более длинный тригонид, отсутствие или редуцированность метаконида и укорочение талонида в зависимости от количества бугорков на нем (Howell, Petter, 1980).

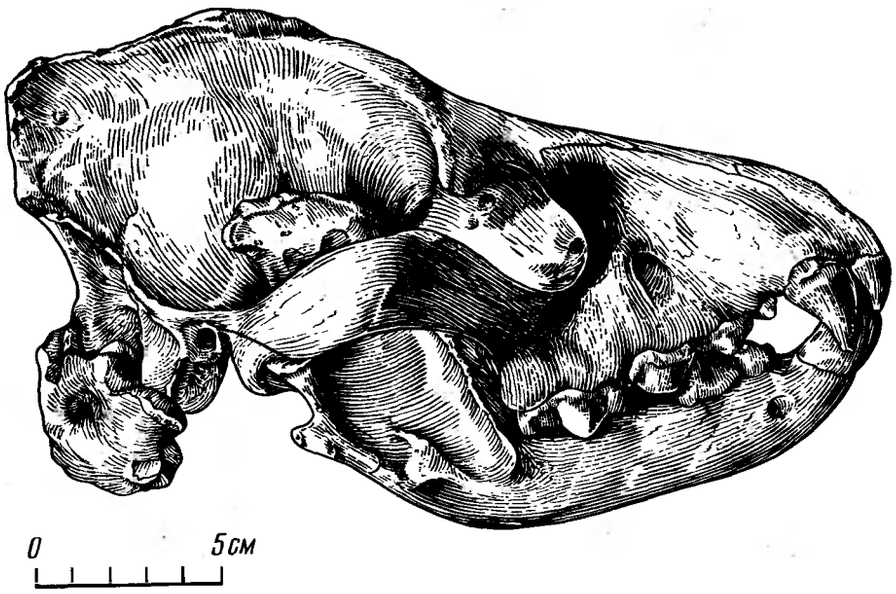
Однако в последнем диагнозе рода Pachycrocuta, данном К.Хауэллом и Г.Петтером, отмечается как основной признак редуцированность метаконида или его полное отсутствие, в то время как у пахикрокут, особенно на ранних этапах развития рода, встречается морфотип M_I с отчетливым метаконидом. Именно из-за степени развития метаконида эту группу гиен рассматривали в составе разных родов. Так, например, гиену из Одесских катакомб, у которой в одной популяции около 50% особей имеют отчетливый метаконид, а в остальных случаях он отсутствует, отнесли к Crocuta sivalensis (Яцко, 1956). Вид Hyaena perrieri был описан из местонахождения Перрье (Этуэр) по экземплярам без метаконида на M_I, а вид Hyaena arvernensis (синоним H.perrieri) из этого же местонохождения описан по экземпляру с метаконидом на M_I (Croizet, Jobert, 1828), и по этому же признаку позднее первая гиена была помещена в род Crocuta, а вторая - в род Hyaena. В связи с этим кажется целесообразным внести некоторые изменения в диагноз рода Pachycrocuta и фразу "метаконид редуцирован или отсутствует" (Howell, Petter, 1980, p. 616) заменить на "метаконид присутствует на ранней стадии эволюции рода и в дальнейшем имеет явную тенденцию к полному исчезновению".

Pachycrocuta perrieri (Croizet,Jobert, 1828)

Табл. У, Фиг. 1-2; Рис. 9

Pachycrocuta perrieri: Howell.Petter, 1980, p. 598-602 (синонимия).
Hyaena perrieri: Шарапов, 1986, с. 52-58, рис. 16-18

Д и а г н о з. Размеры средние. На нижнем хищническом зубе метаконид слабо развит или отсутствует, талонид относительно длинный, с двумя бугорками.



Р и с. 9. Pachycrocuta perrieri(Cr. et Job)
Череп, ПИН № 3120-57
Вид сбоку

М а т е р и а л. Сборы Б.А.Трофимова, 1970-1971 гг. Кол. ПИН АН СССР № 3120. Сборы М.В.Сотниковой, А.Е.Додонова. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Череп, нижняя челюсть, первый шейный позвонок нерасчлененные, № 3120-57; нижняя челюсть (две ветви) с молочными dC,dP_2-dP_4 и P_4-M_I, № 3120-609; фрагменты нижних челюстей с частично разрушенными зубами (две ветви), № 3120-350; с P_2-M_I, № 3120-351; с P_3-M_I, № 3120-289; с P_2, № 3120-700; обломок нижней челюсти (две ветви) с P_3-M_I, № 3848/57-97, dP_4, № 3848/649-73.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Куруксай, точка Наврухо и точка 97. Алевриты куруксайской свиты.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Поздний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е. Череп[I] принадлежит относительно крупной гиене (табл. 16). Лицевая часть черепа немного короче мозговой. Верхний край верхнечелюстной кости далеко заходит за верхний край носовой кости. Подглазничное отверстие небольшое, располагается над передним краем коронки P^3 на высоте 23 мм. Заглазничные отростки длинные и относительно тонкие. Высокий выступ скуловой кости ограничивает глазницу сзади. Скуловые дуги очень сильные, наибольшая ширина

[I] Череп деформирован, поэтому приводится описание и промеры только неискаженных участков.

Таблица 16

Сравнительная таблица промеров черепов Pachycrocuta perrieri

Промеры (мм)	Куруксай (Наврухо) № 3120-57	Пуэбла де Вальверде		Сен-Валье		Мосбах
		Kurten, Crusafont, 1977				
Наибольшая длина черепа	275	-	290	343	283	300
Ширина черепа в клыках	64	71	68	60	66	69
Ширина черепа в P^4	109	114	-	98	99	110
Ширина в глазницах	55	57	-	52	53	58

скулового отростка височной кости 33,5 мм. Толщина скуловой кости над P^4 - 11,5мм. Череп высокий за счет сильного развития сагиттального гребня. Барабанные камеры большие, вытянутые, расположены под острым углом друг к другу и под углом 30° к основной оси черепа. Затылочная область высокая, по верхнезатылочной кости от затылочного отверстия вверх поднимается мощный гребень. Длина черепа от затылочного гребня до резцов 275 мм. Кондилобазальная длина черепа 235 мм. Ширина черепа над клыками 64 мм. Ширина в заглазничных отростках 84 мм.

Резцовый ряд слабо изогнут, его ширина 40,5 мм. Верхний клык относительно слабый, но длинный. Между последним резцом и клыком диастема 4,2 мм. P^1 маленький, однокоренной, конической формы, P^2 намного крупнее, с одним задним дополнительным бугорком. P^3 высокий, задний бугорок хорошо развит. На P^4 базальный воротничок на наружной стороне зуба отсутствует, протокон развит умеренно, длина второй доли зуба почти равна длине третьей. Отношение длины третьей лопасти зуба к длине первых двух 54-55%. Размеры верхних зубов - в пределах изменчивости Pachycrocuta perrieri M^1 имеется.

Длина нижней челюсти (№ 3120-57) от резцов до углового отростка 183 мм. Нижний край челюсти на уровне P_3 слегка вогнут, на уровне P_4 немного выпуклый. Подбородочное отверстие крупное, расположено под P_2 (табл. 17). Ямка жевательной мышцы глубокая.

P_1 отсутствует на всех экземплярах. P_2 короткий, но массивный, коронка зуба расширяется спереди назад, за главным бугорком имеется хорошо обособленный дополнительный бугорок. У P_3 главный бугорок высокий, с зачаточным передним дополнительным бугорком, расположенным лингвально, и с сильным задним бугорком. P_4 крупный, широкий, трехбугорчатый, базальный воротничок развит в задней части коронки зуба.

M_1 относительно низкий, цингулум развит на латеральной стороне параконида. Параконид длиннее и массивнее протоконида. Метаконид отсутствует на всех экземплярах. Талонид широкий, с двумя отчетливыми вершинками. Непосредственно за протоконидом формируется довольно крупный гипоконид, маленький энтоконид расположен лингвально (табл. 18).

На нижней челюсти с молочными зубами постоянные зубы не функционируют. M_1 находится на начальной стадии прорезывания (табл. 19). Длина челюсти от резцов до вершины углового отростка 115 мм. Высота челюсти под dP_4 - 33,2 мм, перед dP_2 - 33,5. Длина и ширина dc соответственно равны 7,3 и 5,5 мм. Между dc и dP_2 диастема 6 мм.

DP_1 отсутствует, dP_2 крупный, главный бугорок развит хорошо, дополнительные - слабо.

Таблица 17

Промеры нижних челюстей Pachycrocuta perrieri

Местонахождения			Промеры (мм)			
			Длина челюсти	Длина P_2-M_I	Длина P_2-P_3	Высота за M_I
Курукcай (Наврухо)		№ 3I20-35I	-	78,5	34,0	50,0
		№ 3I20-289	-	-	-	46,2
		№ 3I20-57	I83,0	82,0	38,2	49,0
		№ 3I20-360	-	85,5	4I,5	54,2
(Kurten, Crusafont 1977)	Пуэбла де Вальверде	I	a I80,0	76,0	-	-
		2	a I80,0	75,0	38,8	42,3
		3	-	-	-	46,0
		4	-	85,0	44,0	45,0
	Перрье		I56,0	75,0	37,0	35,0
	То же		I90,0	85,0	40,3	49,3
	Сен-Валье		I83,3	78,0	4I,0	45,0
	Вилларoя		I85,0	80,0	4I,0	46,0
	То же		I85,0	79,0	42,7	47,3
	Сенез		I89,0	86,0	48,0	45,5
	Вальдарно		I80,0	79,0	40,2	44,0
	Мосбах		200,0	84,0	-	5I,0

$^{D}P_3$ длинный, передний дополнительный бугорок крупный и высокий, хорошо отделен от остальных, за главным бугорком формируются еще два задних дополнительных бугорка.

На $^{d}P_4$ параконид относительно широкий и крупный, протоконид уже и выше параконида, метаконид на экземпляре № 3I20-609 очень слабый, на экземпляре № 3848/649-73 отсутствует. Задний гребень параконида $^{d}P_4$ спускается ближе к лингвальной части коронки зуба и соединяется с основанием внутреннего бугорка талонида.

Сравнение. По всем морфологическим характеристикам, размерам и пропорциям черепа (табл. I6), постоянных и молочных зубов гиена из Куруксая наиболее близка к P.perrieri. Она мельче P.perrieri из Мосбаха (Schütt, I97I); по индексу I и 6 (табл.20) она немного отличается от центральноазиатских представителей этого вида. От P.brevirostris отличается меньшими размерами и меньшей редукцией талонида M_I, от P.pyrenaica - большей относительной шириной премоляров (индексы 4,5), большей редукцией талонида (индекс 6) и отсутствием метаконида на M_I.

Нижние хищнические зубы P.perrieri из Куруксая все без метаконида и с относительно длинным двухбугорковым талонидом, что сближает куруксайскую гиену с P. perrieri из среднего виллафранка Европы, в частности пахикрокутами из местонахождений Сен-Валье (Viret, I954) и Пуэбла де Вальверде (Kurten, Crusafont, I977).

Таблица 18

Промеры нижних зубов рода Pachycrocuta Kretzoi

Промеры (мм)	Pachycrocuta perrieri								P. brevirostris
	Куруксай (Наврухо)						Куруксай (точка 97) №3848/57-97		Лахути-2
	№№ 3I20-35I	3I20-289	3I20-700	3I20-350	3I20-57	3I20-609			№ 3848/282-67
C_I длина	-	-	I7,6	-	I8,I	-	-	-	-
C_I ширина	-	-	I3,4	-	-	-	-	-	-
P_2 длина	I2,4	-	I6,4	I5,0	-	-	-	-	I9,0
P_2 ширина	9,8	-	I0,5	-	-	-	-	-	I3,5
P_3 длина	I9,5	20,7	-	2I,5	2I,0	-	20,4	2I,0	22,4
P_3 ширина	I4,7	I4,2	-	-	-	-	I3,8	I4,0	-
P_4 длина	2I,5	23,9	-	22,9	22,9	20,4	23,2	23,3	26,5
P_4 ширина	I3,9	I4,3	-	-	-	-	I4,5	I4,4	I7,7
M_I длина	23,7	26,2	-	24,6	-	25,3	25,6	26,3	29,0
M_I ширина	-	I3,0	-	I3,2	-	-	I3,0	I2,9	I4,9
M_I длина тригонида	I9,8	2I,6	-	20,7	-	2I,I	2I,6	2I,9	25,0

Таблица I9

Сравнительная таблица промеров нижних молочных зубов пахикрокут

Промеры (мм)	Pachycrocuta perrieri		Pachycrocuta pyrenaica		
	Куруксай (Наврухо)		Одесские катакомбы		
	№ 3I20-609	№ 3848/649-73	ОГУ/I09	ОГУ/III	ОГУ/32300
dP_2 длина	I3,0	-	I3,0	I3,2	-
dP_3 длина	I7,2		I7,3	I7,0	-
dP_4 длина	I9,2	I9,0	20,0	I9,6	I8,6
dP_4 длина параконида	7,7	6,7	8,4	7,8	7,I
dP_4 длина протоконида и талонида	II,0	I2,0	I2,2	I2,2	II,5
dp_4 ширина	-	7,0	8,0	7,6	7,4
Характеристика метаконида	Слабый	Отсутствует	Имеется	Имеется	Имеется

Pachycrocuta brevirostris (Aymard, 1846)

Pachycrocuta brevirostris: Howell, Petter, 1980, p. 602-607 (синонимия).

Диагноз. Размеры крупные. На нижнем хищническом зубе метаконид редуцирован или отсутствует, талонид короткий, с одним отчетливым бугорком.

Состав вида. P. brevirostris brevirostris (Aymard, 1846), эоплейстоцен-ранний плейстоцен Европы; P. brevirostris sinensis (Owen, 1870), ранний плейстоцен Центральной Азии; P. brevirostris bathygnatha (Dubois, 1908), эоплейстоцен-ранний плейстоцен Явы, P. brevirostris neglecta (Kurten, 1956), ранний эоплейстоцен Индии.

Сравнение. От других видов рода P. perrieri (Croizet, Jobert). P. pyrenaica (Deperet) и P. bellax (Ewer) отличается крупными размерами, широкими премолярами, строением M_I с относительно коротким талонидом и меньшим количеством бугорков на нем.

Замечания. Подвиды Pachycrocuta brevirostris принимаются по Б. Куртену (Kurten, 1956), за исключением подвида P. brevirostris licenti (Pei). Вид Hyaena licenti был описан из местонахождения Нихэвань в Северном Китае (Pei, I934). Позже Б. Куртен установил, что эта гиена относится к роду Pachycrocuta, и из-за крупных размеров рассматривал ее как подвид P. brevirostris. Однако анализ строения нижнего хищнического зуба Pachycrocuta licenti с хорошо развитым длинным трехбугорчатым талонидом показывает, что морфологически она ближе к группе плиоценовых пахикрокут P. pyranaica-perrieri, чем к группе подвидов P. brevirostris. Этот вывод подтверждается еще и тем, что размеры верхнего хищнического зуба P. licenti (длина P^4 = 38 мм) ближе к пределам изменчивости P. perrieri (длина P^4 3I-37,8 мм), чем к P. brevirostris (длина P^4 - 40-46 мм). Кроме того, в настоящее время установлено присутствие крупной (близкой по размерам к P. licenti) P. perrieri в позднем плиоцене Китая (Howell, Petter, I980). Все эти данные позволяют рассматривать P. licenti скорее в составе группы плиоценовых пахикрокут P. pyrenaica-P. perrieri, чем в группе подвидов P. brevirostris.

Pachycrocuta brevirostris ssp.

Табл. VI, фиг I-2

Материал. Сборы А.А. Никонова, М.В. Сотниковой, I969 г. Кол. ГИН АН СССР

Таблица 20

Сравнительная таблица индексов верхних и нижних зубов рода Pachycrocuta Kretzoi

Индексы (%)	P. perrieri		Howell, Petter, 1980					
			P. pyrenaica		P. perrieri			
	Куруксай (Наврухо, точка 97)		Европа (Одесса)		Китай		Европа	
	№		№		№		№	
I. Длина P^4/длина P^3+P^2	I	85,78	2	79,07 - 93,86	3	87,62 - 92,40	7	83,49 - 90,58
2 Длина метакона P^4/ длина P^4	I	35,42	3	34,52 - 36,77	4	35,28 - 36,83	9	35,29 - 40,II
3 Ширина P_2/ длина P_2	2	64,02;79,03	I7	54,05 - 68,05	7	60,62 - 76,02	I3	6I,40 - 74,67
4 Ширина P_3/ длина P_3	4	66,66-75,38	I9	60,87 - 68,05	6	63,9 - 7I,I6	I3	63,03 - 77,57
5 Ширина P_4/ длина P_4	4	59,83-64,65	2I	52,36 - 60,49	7	56,48 - 66,95	I6	60,25 - 64,4I
6 Длина тригонида M_I/ длина M_I	6	82,44-84,37	2I	72,3 - 80,8	6	79,9I - 83,52	20	8I,37 - 86,0I
7 Длина M_I/ длина P_4	6	I07,42-I24,0I	20	I00,4 - I23,4	9	I03,5 - II3,7	I2	I04,I - II2,6

Таблица 21

Сравнительная таблица промеров и индексов для нижних зубов Pachycrocuta brevirostris

Промеры (мм) Индексы (%)	Азия	Азия							Европа	
	Лахути-2 №3848/ 282-67	Howell, Petter, 1980								
		Китай				Индия Сивалики	Ява(Сангиран)		Западная Европа	
		Шанси		Чжоукоутянь I						
		№	lim	№	lim		№	lim	№	lim
P_2 длина	I9,0	5	I5,9-I9,0	2	I8,0-I8,0	I9,8	3	I7,3-I9,2	4	I8,0-I9,0
P_2 ширина	I3,5	4	I3,2-I4,3	2	9,0-I3,2	I3,7	-	-	4	I2,3-I4,5
P_3 длина	22,4	7	23,0-25,6	2	24,0-26,0	26,I	8	22,6-24,4	4	22,5-26,0
P_3 ширина	-	7	I6,4-I8,6	2	I7,0-I8,0	I6,5	5	I5,4-I6,0	4	I5,6-I9,0
P_4 длина	26,5	6	25,7-28,5	2	27,3-28,0	27,9	3	25,4-26,8	7	25,5-28,I
P_4 ширина	I7,7	6	I6,0-I8,5	2	I7,I-I8,0	I9,3	2	I5,8-I7,2	6	I6,2-I7,8
M_I длина	29,0	5	26,7-30,6	3	28,3-29,6	30,9	4	27,3-3I,0	4	27,5-3I,2
M_I ширина	I4,9	4	I3,6-I6,3	3	I5,0-I6,3	-	4	I4,0-I5,9	4	I3,2-I5,0
M_I длина тригонида	25,0	-	-	I	(25,4)	26,3	-	-	4	23,0-25,8
I. Ширина P_2/длина P_2	7I,05	4	74,03-75,26	2	50,0-73,33	69,20	I	74,6	4	67,2I-76,3I
2. Ширина P_4/ длина P_4	66,79	5	60,84-68,89	2	6I,07-65,93	69,08		-	7	58,57-65,I0
3. Длина тригонида M_I/длина M_I	86,20		-	I	(85,8I)	85,0	4	84,5-86,6	4	82,7-85,0
4. Длина M_I/ длина P_4	I09,43	4	I00,7-II3,33	2	I0I,07-I08,42	II0,9	I	I07,06	4	I05,36-II2,54

№ 3848. Левая ветвь нижней челюсти молодой особи (клык прорезался на I/3 своей длины). Венечный, сочленовный и угловой отростки обломаны, № 3848/282-67.

Местонахождение. Лахути-2. Алевриты кайрубакской свиты.

Геологический возраст. Ранний плейстоцен.

Описание. Очень крупная гиена. Высота челюсти под P_2 - 49 мм, за M_I - 5I мм. Подбородочное отверстие одно, крупное, располагается под P_2. Ямка жевательной мышцы глубокая, ее передний край лишь едва достигает уровня заднего края коронки M_I. Размеры резцов увеличиваются от I_I к I_3. Их длина и ширина соответственно равны: I_I - 6,8 и 4,6 мм; I_2 - 8,5 и 6,5 мм; I_3 - I0,7 и 9,0 мм. Длина I_I-M_I I3I мм; длина C_I-M_I II2 мм; длина P_2-M_I 88,5 мм.

P_2 крупный, коронка зуба расширяется спереди назад, за главным бугорком имеется хорошо обособленный дополнительный бугорок. У P_3 главный бугорок высокий, задний дополнительный хорошо развит. P_4 посажен в челюсти значительно выше, чем P_3, он крупный, широкий, трехбугорчатый. M_I расширяется спереди назад, на его латеральной стороне под параконидом есть очень сильный воротничок. Метаконид на M_I отсутствует, талонид короткий, с одним отчетливым бугорком.

Сравнение. Крупная гиена из Лахути-2 отличается от европейского подвида P.b.brevirostris более широким P_4 (индекс 2, табл. 2I) и более длинным тригонидом на M_I (индекс 3, табл. 2I), эти же характеристики сближают ее с азиатскими подвидами P.brevirostris. Более точная идентификация возможна только при наличии серийного материала.

Семейство Felidae Gray, 1821

Подсемейство Felinae Trouessart, I885.

Род Lynx Kerr, I792

Lynx ex. gr. issiodorensis (Croizet et Jobert,1828)

Табл.IУ, фиг 5-6; Табл. УIII, фиг.3

Материал. Сборы Б.А.Трофимова, I970 г. Кол. ПИН АН СССР № 3I20. Сборы М.В.Сотниковой, А.Е.Додонова, I972 г. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Две ветви нижней челюсти, № 3I20-702; фрагмент нижней челюсти с P_3-M_I, № 3I20-359; верхний клык, № 3I20-703; нижний клык, 3I20-359; фрагмент верхней челюсти с P^3-P^4, № 3848/63-97.

Местонахождение. Куруксай, точка Наврухо и точка 97. Алевриты куруксайской свиты.

Геологический возраст. Поздний плиоцен, средний виллафранк.

Описание и сравнение. Высота верхнего клыка (№ 3I20-703) вместе с корнем 48 мм, высота его эмалевой поверхности 22 мм. На наружной поверхности коронки имеются две характерные для Lynx глубокие бороздки. Имеются два отчетливых острых гребня - передний и задний. На экземпляре № 3848/63-97 между альвеолой клыка и P^3 диастема около 9 мм. P^3 узкий и длинный, его передний бугорок отсутствует, главный бугорок высокий и острый, за ним следуют еще два отчетливых дополнительных бугорка. На P^4 протокон образует хорошо обособленную вершинку, его передний край располагается практически на уровне переднего края парастиля. Паракон крупный, его длина больше длины метакона. Характерной особенностью P^4 куруксайской рыси является отсутствие препарастиля. По остальным признакам и размерам верхние зубы рыси из Куруксая не отличаются от зубов позднеплиоценовых рысей Евразии (табл. 22). Основные отличия рысей виллафранка от современных про-

слеживаются по положению протокона относительно парастиля P^4 (Сотникова, 1979), по пропорциям P^3 (Kurten, 1978). По этим же признакам и по отношению длины P^4 к его ширине отделяются позднеплиоценовые (ранне- и средневиллафранкские) рыси от рысей позднего виллафранка и эпивиллафранка Европы (Werdelin, 1981). По всем вышеперечисленным характеристикам куруксайская рысь попадает в группу позднеплиоценовых рысей.

Нижняя челюсть рыси из Куруксая крупнее и массивнее, чем у самых крупных экземпляров современных рысей Евразии. Длина челюсти № 3120-702 от клыка до сочленовного отростка 116 мм, т.е. в пределах изменчивости L. issiodorensis (94-116мм) из раннего виллафранка Европы (Kurten, 1978). Длина нижнего зубного ряда также превышает пределы, приводимые Е.Н.Матюшкиным (1979) для современных рысей Евразии. У Lynx lynx (северо-восток Сибири) длина C_1-M_1 у самцов в пределах 56,4-61,1 мм, у куруксайской рыси 64,5-66,0 мм. Нижний клык с двумя характерными глубокими бороздками на наружной стороне коронки, P_2 и P_3 обычного для рысей строения. Наиболее важной характеристикой нижнего хищнического зуба (M_1) является степень развития метаконидно-талонидного комплекса. У куруксайской рыси на экземпляре № 3120-702 талонид представлен в виде слабой выпуклости, метаконид отсутствует. На экземпляре № 3120-359 уступ метаконида выражен довольно четко, талонид практически отсутствует. Размеры нижних зубов в пределах изменчивости ископаемых и современных рысей (табл. 23). По степени развития метаконидно-талонидного комплекса описываемая форма ближе к рысям среднего и позднего виллафранка Европы.

Таблица 22

Сравнительная таблица промеров верхних зубов позднеплиоценовых рысей

Промеры (мм)	Азия		Европа						
			Kurten, 1978				Viret, 1954		
	Куруксай (точка 97) №3848/63-97	Береговая № 2975-I	Этуэр				Сен-Валье		
P^3 длина	12,9	13,8	14,0	13,6	13,0	-	13,4	14,0	14,0
P^3 ширина	6,2	6,5	6,5	6,4	6,2	-	6,2	6,5	7,1
P^3 высота	8,7	8,6	-	-	8,6	-	-	-	-
P^4 длина	20,2	20,8	20,4	20,5	19,6	19,9	20,8	19,5	20,3
P^4 наибольшая ширина	9,3	10,0	9,6	9,6	8,9	10,3	9,0	9,1	10,4
P^4 ширина паракона	6,7	7,2	6,5	6,4	6,8	6,4	-	-	-
P^4 длина паракона	8,1	8,1	8,2	8,7	8,2	8,5	-	-	-
P^4 длина метастиля	7,7	8,1	8,7	8,7	8,2	7,6	-	-	-

Замечания. Крупная виллафранкская рысь впервые описана из местонахождения Этуэр (Перрье) во Франции (Croizet, Jobert, 1828). По этому материалу первоначально было выделено два вида Felis issiodorensis и Felis brevirostris. К первому виду относились формы с длинной диастемой между клыком и премолярами, ко второму - формы с короткой диастемой. Кроме того, из плиоцена Европы, по данным

Ж.Вире, было описано еще несколько видов рысеподобных кошек - виллафранкские Felis leptorhina Bravard и Felis minima Weithofer и одна форма русцинийская из местонахождений Сера ан Воке и Перпиньян. Последняя находка была отнесена к виду brevirostris, но помещена в род Caracal (Viret, 1954).

Таблица 23

Промеры нижних зубов позднеплиоценовых рысей

Промеры (мм)	Азия		Европа	
	Lynx ex gr. issiodorensis		Lynx issiodorensis	
	Куруксай (Наврухо) № 3I20-702	№ 3I20-359	Квабеби Векуа, I972	Перрье, Этуэр Kurten, I978
C_I длина	I0,3	I0,0	9,0	9,4-I0,8
P_I ширина	7,5	8,2	7,0	7,2-8,5
P_3 длина	I0,3	I0,3	9,0	9,7-II,3
P_3 ширина	5,0	5,2	5,5	5,3-5,5
P_3 высота	-	6,9	-	6,6-7,I
P_4 длина	I3,2	I3,I	I3,0	I2,2-I4,3
P_4 ширина	7,3	6,I	6,0	5,7-6,5
P_4 высота	-	8,5	-	8,0-8,8
M_I длина	I5,5	I5,3	I4,5	I4,0-I6,3
M_I ширина	7,0	6,8	6,0	6,4-6,9
M_I длина тригонида	I4,I	I4,0	-	I3,9-I5,4
Длина P_3-M_I	39,0	39,6	36,0	35,5-4I,0

Позже Э.Фабрини (Fabrini,1897) описал Felis issiodorensis из нескольких местонахождений виллафранкского возраста в Италии, а также включил в этот вид всех рысеподобных кошек, описанных раньше как Caracal brevirostris,Felis brevirostris, Lynx leptorthina Felis minima. Этой же точки зрения придерживался и Ж.Вире, который отнес всех русцинийских и виллафранкских рысей Европы к одному виду - Lynx issiodorensis (Viret, 1954).

Позже остатки ископаемых рысей Lynx issiodorensis были найдены во многих местонахождениях с фауной виллафранкского возраста в Западной и Восточной Европе.

Современные итальянские исследователи считают, что под названием L.issiodorensis объединена целая группа ископаемых рысеподобных кошек, в которой, возможно, присутствует несколько видов, но из-за недостатка краниологического сравнимого материала вопрос этот остается пока нерешенным, и они предпочитают рассматривать этих рысей как группу issiodorensis (Ficcarelli, Torre, 1977).

Сейчас большинство исследователей признают существование в виллафранке Европы только одного вида - L.issiodorensis. Намечается тенденция к выделению внутри L.issiodorensis нескольких подвидов или групп. Единого мнения относительно таксономического ранга таких подразделений пока нет, но, бесспорно, это деление, основанное на морфометрических характеристиках зубов ископаемых рысей, отражает определенные этапы развития этой группы кошек в позднеплиоцен-эоплейстоценовое время.

Пользуясь методикой исследования зубных характеристик современных и ископае-

мых рысей, предложенной Б.Куртеном и Л.Верделином (Kurten, 1963; Werdelin, 1981), можно отметить, что по пропорциям верхних зубов куруксайская рысь близка к ранне-средневиллафранкской L.issiodorensis. По степени развития метаконидно-талонидного комплекса на M_I она близка к средне-верхневиллафранкской рыси. По совокупности признаков она приближается к L.issiodorensis из среднего виллафранка Западной Европы. Отсутствие препарастиля на P^4 (его таксономическая роль пока не ясна) не позволяет определить рысь из Куруксая точнее, чем Lynx ex gr. issiodorensis.

Род Panthera Oken, 1816

Panthera gombaszoegensis(Kretzoi,1938)

Табл. II, фиг. 1-2

Leo gombaszoegensis: Kretzoi, 1938, S. 100-104, 112, Tab. 1, fig. 1-7
Panthera gombaszoegensis: Hemmer, Schutt,1969, S.90-101, Tab. 1-3(синонимия); Hemmer,1971,S.701-711 (диагноз и дополнительная синонимия); Argant, 1980, p. 100, fig.50; Bishop, 1982, p.51-54

М а т е р и а л. Сборы А.А.Никонова, М.В.Сотниковой, 1969 г. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Левая ветвь нижней челюсти молодой особи. Отсутствуют резцы, угловой, венечный и сочленовный отростки обломаны, № 3848/362-67.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Лахути-2.Алевриты кайрубакской свиты.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Ранний плейстоцен.

О п и с а н и е. Нижняя челюсть принадлежит крупной кошке. Нижний край челюсти слегка вогнут под задним краем коронки P_3 и слегка выпукл под передним краем коронки M_I. Подбородочных отверстий три: более крупное расположено под серединой P_3, два других - под диастемой C_I-P_3. Клык крупный, с одной вертикальной бороздкой на наружной стороне и двумя четкими гребнями на внутренней стороне коронки. Диастема C_I-P_3 относительно большая (табл. 24).

Т а б л и ц а 24

Промеры нижних челюстей Panthera gombaszoegensis

Промеры (мм)	Лахути-2 №3848/362-67	Эскаль (Bonifay, 1971)				Мосбах (Hemmer, Schütt, 1969)	Вальдарно, Оливола (Del Campana, 1915)		
Длина диастемы C-P_3	18,5	9,1	(3)	7,2	7,0	16,0	17,0	22,0	20,0
Длина P_3-M_I	61,0	61,8	(64)	62,5	62,5	62,0	-	-	-
Длина P_3	15,8	-	-	-	16,8	-	16,5	16,2	14,0
Длина M_I	23,1	24,9	-	25,3	25.5	24,2	22,6	23,3	-
Высота перед P_4	28,0	32,0	30,2	31,5	30,6	-	-	-	-
Высота в P_3	29,2	-	-	-	-	-	37,0	36,0	28,5
Высота перед P_3	33,5	-	-	-	-	38,5	-	-	-

P_3 длинный, узкий, его передний и задний бугорки маленькие, но хорошо отделены от протоконида, последний характеризуется чрезвычайно малой высотой.

P_4 крупный, передний бугорок высокий, хорошо отделен от протоконида. Протоконид довольно высокий и длинный, за ним следует еще два бугорка, последний из которых образован цингулярным воротничком. Зуб не широкий, его задняя ширина меньше или равна средней ширине.

M_I относительно узкий, его длина заметно превышает длину P_4. Длина протоконида больше параконида, последний заметно ниже протоконида.

С р а в н е н и е. Размеры ископаемой кошки в среднем превышают размеры современных леопардов, немного меньше современных львов и тигров и приближаются к размерам ягуаров. Детальный морфометрический анализ ее зубов указывает на близость к львам и ягуарам. В строении P_3 обращает внимание узкая и длинная форма коронки зуба (признак ягуаров) и незначительная высота главного бугорка - протоконида (признак львов). В строении P_4 наиболее характерными признаками являются относительно большая длина протоконида (табл. 25, индексы 8,9), небольшая задняя ширина зуба (табл. 25, индекс I0) - признаки Panthera onca и соотношение средней и задней ширины коронки зуба (табл. 25, индекс I2), соответствующее таковому для Panthera leo.

Т а б л и ц а 25

Промеры и индексы P_4 у ископаемых и современных представителей рода Panthera

Промеры (мм) Индексы (%)	P.gombaszoegensis	Современные			
		Schmid, I940			
	Лахути-2 ГИН 848/362-67	P.onca		P.leo	
I. Длина зуба	22,0	I8,9	I8,9	23,4	23,6
2. Высота протоконида	I3,5	I2,I	I2,3	I5,6	I5,7
3. Длина протоконида	II,0	9,8	9,9	9,0	8,8
4. Задняя ширина	9,5	8,0	8,I	II,9	I2,4
5. Средняя ширина	I0,0	9,I	9,I	I2,3	I2,4
6. Передняя ширина	9,0	7,5	7,5	9,9	9,8
7. Промер 2:I	6I,3	64,0	65,0	66,6	66,5
8. Промер 3:I	50,0	5I,9	52,4	38,5	37,3
9. Промер 3:2	8I,0	8I,0	80,5	57,7	56,0
I0. Промер 4:I	43,I	42,3	42,8	50,8	52,5
II. Промер 5:I	45,4	47,4	48,2	52,6	52,5
I2. Промер 5:4	I05,2	II4,0	II2,3	I03,4	I00,0
I3. Промер 6:I	40,9	39,7	39,7	42,4	4I,5
I4. Промер 6:4	94,7	93,7	92,6	83,2	79,0
I5. Промер 6:5	90,0	82,4	82,4	80,5	79,0

Подобное смещение признаков современных представителей рода **Panthera** характерно для ископаемой пантеры **Panthera gombaszoegensis**, от которой описываемая форма практически не отличается.

З а м е ч а н и я. Впервые остатки крупных кошек размером с современных пантер, по данным С.Шауба, были описаны Э.Фабрини из поздневиллафранкских отложений Италии и отнесены к виду Felis arvernensis, который впоследствии был сведен в синонимию плиоценовых гепардов - Acinonyx pleistozaenicus (Schaub, 1949). Кроме итальянских находок, остатки крупных кошек были обнаружены в Центральной Европе, но в более молодых позднеэоплейстоцен-раннеплейстоценовых отложениях. По материалам из местонахождения Гомбасцог М.Кретцой описал новый вид Leo gombaszoegensis Kretzoi, привел диагноз вида, указал на преобладание львиных признаков (сравнение проводилось со львами и тиграми) и отметил, что Felis arvernensis морфологически очень близка к кошке из Гомбасцога (Kretzoi, 1938).

Однако в дальнейшем итальянские находки изучались без учета центрально-европейского материала. В 1949 г. С.Шауб вновь исследовал всех крупных кошек из виллафранкских местонахождений Италии и нашел существенные отличия в зубных характеристиках этих форм и голотипа Felis arvernensis поэтому для итальянских крупных кошек было предложено новое видовое название – Felis toscana.

Новый этап изучения ископаемых пантер открывается работой итальянских исследователей (Ficcarelli, Torre, 1967). На основе современного понимания систематики подсемейства Felinae ископаемые кошки Felis toscana из местонахождений Верхнее Вальдарно и Оливола были отнесены к роду Panthera. Установлено также морфологическое сходство P. toscana с крупной кошкой из поздневиллафранкской фауны Тегелена, описанной как Felis schreuderi Koenigswald, и с пантерой из поздневиллафранкской фауны Эрпфингена. Детальное изучение черепов Panthera toscana показало смешение признаков леопардов, львов, ягуаров и тигров у этой ископаемой формы. Сходство с тиграми наблюдается в строении лобных костей, с ягуарами – в морфологии носовых, верхнечелюстных и затылочных костей. Основное внимание при изучении остатков P.toscana было направлено на исследование черепных признаков, зубные характеристики итальянскими исследователями подробно не изучались.

Остатки ископаемых пантер Евразии изучались Г.Шютт и Х.Хеммером (Hemmer, Schütt, 1969; Hemmer, 1971, 1972). В этих работах тщательно исследованы зубные характеристики представителей рода Panthera, что очень существенно для изучения палеонтологического материала, часто весьма фрагментарного. Было показано, что зубные характеристики Leo gombaszoegensis, Panthera toscana, Panthera schreuderi располагаются в рамках изменчивости современных кошек рода Panthera и у них преобладают признаки львов и ягуаров. Морфологическое сходство и своеобразное сочетание этих признаков позволили отнести всех этих ископаемых кошек к одному виду. В этом случае приоритет остался за видовым названием Panthera gombaszoegensis (Kretzoi).

Таблица 26

Промеры верхнего хищнического зуба P^4 ископаемых гепардов

Местонахождение		Промеры (мм)			
		Длина	Ширина в лопасти	Длина паракона	Длина метакона
Acinonyx pardinensis (Kurten, Crusafont, 1977)	Пуэбла де Вальверде	25,9	9,8	I0,2	I0,7
	Сен-Валье II2	27,5	I0,9	I0,9	I2,I
	То же 272	28,2	II,0	I0,7	I2,0
	" 971	26,6	8,9	I0,0	II,I
	" 778	23,3	8,4	9,0	9,5
	Виллафранка да'Асти I32	25,9	9,0	I0,5	I0,4
	Сенез	25,9	9,3	II,0	I0,5
	Оливола 4372	27,5	9,6	II,0	I0,6
	Вальдарно	27,6	9,0	II,2	II,0
Acinonyx cf pardinensis	Куруксай (Наврухо) № 3I20-349	26,0	9,7	I0,4	II,0

Род Acinonyx Brookes, 1828

Acinonyx cf. pardinensis (Croizet,Jobert,1828)

Табл. I, фиг. 5-6

М а т е р и а л. Сборы Б.А.Трофимова, 1971 г. Кол. ПИН АН СССР № 3120. Изолированный верхний хищнический зуб P^4, № 3120-349.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Куруксай, точка Наврухо. Алевриты куруксайской свиты.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Поздний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. P^4 относительно крупных размеров, протокон редуцирован и не формирует вершинку. На основании этого признака определяется его принадлежность к гепардам. Размеры и морфологические характеристики зуба не отличаются от P^4 Acinonyx pardinensis виллафранка Западной Европы (табл. 26).

З а м е ч а н и я. Из местонахождения Куруксай Ш.Шараповым (1986) описан новый вид гепарда Acinonyx pamiroalayensis Scharapov по нижней челюсти с I_I-M_I. К сожалению, из-за отсутствия сравнимых остатков невозможно сопоставление изученного в настоящей работе материала с голотипом A.pamiroalayensis, в то же время сходство в размерах и морфологии P^4 гепарда из Куруксая с A.pardinensis настолько очевидно, что только ограниченность ископаемого материала не позволила определить его точнее, чем Acinonyx cf. pardinensis.

Подсемейство Machairodontinae Gill, 1872

Род Megantereon Croizet et Jobert, 1828

Megantereon:Croizet et Jobert, 1828, p.200-201

Т и п о в о й в и д. Megantereon megantereon Croizet et Jobert, 1828; виллафранк Западной Европы.

Д и а г н о з. Размеры мелкие. Все зубы без следов зазубренности. Верхние клыки тонкие, длинные, без зазубрин. Подбородочный выступ на нижней челюсти хорошо развит. P_3^3 редуцированы умеренно. Протоконовый выступ на P^4 имеется и формирует вершину. Длина P_4 не намного меньше длины M_I.

С о с т а в р о д а. M.megantereon Croizet et Jobert, 1828, поздний плиоцен-ранний эоплейстоцен (виллафранк) Евразии; M.nichowanensis (Teilhard,Piveteau,1930), поздний плиоцен-ранний эоплейстоцен Центральной Азии; M.inexpectatus (Teilhard 1939), ранний плейстоцен Центральной Азии; M.falconeri (Pomel, 1853), поздний плиоцен Индии; M.eurynodon Ewer, 1955, поздний плиоцен-ранний плейстоцен Африки; M. hesperus (Cazin, 1933), ? ранний плиоцен-поздний плиоцен Северной Америки.

С р а в н е н и е. От других махайродусов отличается отсутствием зазубрин на клыках и зубах. От незазубреннозубых парамахайродусов отличается развитием отчетливого подбородочного выступа на нижней челюсти и заметной редукцией третьих премоляров[I].

[I]Спорные вопросы номенклатуры вида Megantereon megantereon рассмотрены автором в книге "Биостратиграфия позднего плиоцена-раннего плейстоцена Таджикистана по фауне млекопитающих" (1988, с. 34-35).

Megantereon megantereon Croizet et Jobert, 1828

Табл. VIII, фиг. 2; VII.VII, фиг. 3

Megantereon megantereon: Croizet, Jobert, 1828, p. 200-201, 205-206, Pl. 7, fig. 3; Viret, 1954, Pl. 13, fig. 1-2, Pl. 14, fig. 1; Kurten, Crusafont, 1977, p. 21-24, fig. 13-16

Machairodus cultridens: Fabrini, 1890, Pl. 4, fig. 1-4, Pl. 5, fig. 1-3, 7, Pl. 6, fig. 1; Boule, 1901, p. 553, fig. 2, p. 554, fig. 3, p. 556, fig. 5

Megantereon cultridens: Ficcarelli, 1979, Tabl. 1, 2, fig. 1-11.

Megantereon vakhschensis: Шарапов. 1986, с. 65, рис. 21.

Диагноз. Размеры в пределах рода средние. P_3 редуцирован умеренно, верхние клыки умеренно длинные. На M_1 иногда присутствует рудиментарный талонид.

Материал. Сборы Б.А.Трофимова. Кол. ПИН АН СССР № 3120. Сборы А.А.Никонова, М.В.Сотниковой. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Изолированный верхний клык, № 3120-347; две ветви нижней челюсти без венечного, углового и сочленовного отростков, № 3848/459-73; две ветви нижней челюсти, отростки обломаны, симфизная часть деформирована, № 3848/460-73.

Местонахождение. Куруксай, Наврухо. Алевриты куруксайской свиты.

Геологический возраст. Поздний плиоцен, средний виллафранк.

Описание и сравнение. Верхний клык тонкий, гладкий, два его лезвия острые, но не зазубренные. Эмалевый слой на внутреннем лезвии клыка поднимается немного выше, чем на наружном. Высота эмалевого покрова соответственно равна 70 и 64 мм. Длина клыка с корнем 123,5 мм. У мегантереонов из Пуэбла де Вальверде (средний виллафранк Испании) и Перрье (ранний виллафранк Франции) эта длина соответственно равна 118,7 и 117 мм*. По пропорциям клык из Куруксая ближе к аналогичным зубам ранне-средневиллафранкских мегантереонов Западной Европы (табл. 27).

Таблица 27

Сравнительная таблица промеров верхнего клыка у Megantereon megantereon

Местонахождения	№	Переднезадний диаметр клыка lim	Переднезадний диаметр клыка m	№	Поперечный диаметр клыка lim	Поперечный диаметр клыка m
Куруксай (Наврухо)[1]	1	-	19,9	1	-	11,1
Пуэбла де Вальверде, Вилларойя, Перрье, Сен-Валье[1]	8	17,0-22,8	19,8	8	9,9-12,0	10,9
Сенез, Вальдарно[2]	5	23,2-24,9	24,1	5	11,6-13,8	12,4

[1] Ранний - средний виллафранк.
[2] Поздний виллафранк.

*Промерено по рисунку (Boule, 1901, с. 552, фиг. 2; Kurten, Crusafont, 1977 с. 23, фиг. 15).

Резцовый ряд нижней челюсти вместе с примыкающими к нему клыками поднят над уровнем щечных зубов. Резцы и клыки образуют слабо изогнутую дугу. Клык плотно примыкает к I_3, на его задней и внутренней сторонах имеются хорошо выраженные кили. Между клыком и P_3 диастема 19–20 мм (№ 459), под диастемой на челюсти сформирован довольно сильный подбородочный выступ. На наружной стороне челюсти имеется желоб для верхнего клыка.

P_3 двухкорневой, с отчетливой главной вершинкой и одним задним бугорком. Вершинки бугорков на P_4 имеют характерный задний наклон, первые три бугорка хорошо выражены, четвертый, образованный базальным воротничком, или формирует отчетливую вершинку (№ 459), или сливается с третьим бугорком (№ 460). M_1 не намного больше P_4, без следов метаконида и талонида.

По размерам (табл. 28) и основным морфологическим характеристикам нижние челюсти из местонахождения Куруксай, особенно это касается экземпляра № 459, практически не отличаются от нижней челюсти Megantereon megantereon из Сен-Валье (экз. OSV -146). От виллафранкских M. nihowanensis (Teilh. et Piv.) из Китая, M. falconeri (Pomel) из Индии, M. eurynodon Ewer из Африки куруксайский мегантереон отличается меньшей редукцией нижнего P_3 и более тонкими и слабыми верхними клыками, от M. hesperus (Gazin) из бланкских отложений Северной Америки – меньшим развитием симфизной части нижней челюсти, от M. inexpectatus Teilh. из раннего плейстоцена Китая – меньшими размерами.

Таблица 28

Сравнительная таблица промеров M_1 у Megantereon megantereon из виллафранка Евразии

Местонахождения		№	длина M_1 lim	m	№	ширина M_1 lim	m
Куруксай (Наврухо)[1]		5	18,3–19,5	19,0	5	8,5–9,3	8,8
Kurten, Crusafont, 1977	Пуэбла де Вальверде[1]	1	–	19,6	1	–	9,1
	Перрье, Сен-Валье[1]	4	18,4–19,4	18,9	4	8,7–9,7	9,2
	Сенез,[2] Оливола, Вальдарно	10	17,4–24,0	21,1	9	8,7–11,3	10,2

[1] Ранний–средний виллафранк.
[2] Поздний виллафранк.

З а м е ч а н и я. Отличия других видов, входящих в состав рода Megantereon, от M. megantereon невелики, и требуется дополнительный материал для уточнения таксономического ранга этих отличий. Однако, учитывая тот факт, что данных о мегантереонах немного и все виды, кроме M. megantereon, выделены по единичным находкам и происходят из точек чрезвычайно географически удаленных, по-видимому, пока целесообразно рассматривать эти виды как самостоятельные, хотя не исключено, что они в дальнейшем могут оказаться синонимами.

Новый вид Megantereon vakhschensis Sharapov из местонахождения Куруксай по размерам и морфологическим характеристикам также близок к M. megantereon. Отличия этих видов сводятся к "наличию пятого дополнительного зубца на P_4 и рудиментарного талонида на M_1" (Шарапов, 1986, с. 69). Анализ всего материала из Куруксая (три нижние челюсти) показывает, что отличительные признаки, отмечен-

ные Ш.Шараповым, изменчивы. Так, например, Б.Куртен специально подчеркивает, что присутствие рудиментарного талонида у европейских представителей M.megantereon - признак варьирующий (Kurten, Crusafont, 1977, p. 25). Аналогичная картина наблюдается у мегантереона из Куруксая, где в двух случаях из трех следов талонида на M_I не наблюдается. Количество бугорков на P_4 варьирует от пяти (голотип M.vakhschensis) до четырех (экз. № 459 имеет наиболее характерный морфотип M_I для M.megantereon) и до трех (экз. № 460).

Таким образом, все особенности морфологии зубов Megantereon vakhschensis, отмеченные Ш.Шараповым, укладываются в рамки видовой изменчивости M.megantereon.

Род Homotherium, Fabrini, 1890

Homotherium: Fabrini, 1890, p.172

Epimachairodus: Kretzoi, 1929, s. 1310

Т и п о в о й в и д. Homotherium nestianus Fabrini, 1890, виллафранк Западной Европы.

Д и а г н о з. Размеры крупные. Резцовая часть черепа широкая и массивная. Резцы зазубрены, расположены дугообразно и близко примыкают к верхним клыкам. Резцы и щечные зубы зазубрены. Верхние клыки зазубрены с двух сторон. P^3_3 сильно редуцированы. Протоконовый выступ на P^4 не развит. P_4 значительно меньше M_I.

С о с т а в р о д а. H.crenatidens (Fabrini, 1890), поздний плиоцен-ранний эоплейстоцен (виллафранк) Евразии; H.nestianus Fabrini 1890, поздний плиоцен-ранний эоплейстоцен (виллафранк) Западной Европы; H.moravicum (Woldrich, 1917), H.latidens (Owen, 1846), поздний эоплейстоцен-ранний плейстоцен Европы; H.davitasvilii (Vekua, 1972), поздний плиоцен Закавказья; H.palaeindicus (Bose, 1880), поздний плиоцен Индии; H. ultimus (Teilhard, 1936), ранний плейстоцен Центральной Азии; H.problematicus (Collings, 1972), поздний плиоцен Африки.

С р а в н е н и е. От других махайродусов отличается сильным развитием резцовой области черепа, величиной и расположением резцов, полной зазубренностью верхних клыков, сильной редукцией премоляров, отсутствием внутреннего (протоконового) выступа на P^4.

З а м е ч а н и я. Э.Фабрини при исследовании махайродусов из Верхнего Вальдарно впервые предложил довольно стройную систему для плиоценовых предотавителей этой группы хищников. Он выделил два новых вида - Machairodus crenatidens и Machairodus nestianus. Последний вид отличался крупными размерами, сильной редукцией P_4, строением верхнего клыка, который был зазубрен только по внутреннему килю, и для него Э.Фабрини предложил новое родовое название - Homoterium (Fabrini, 1890).

В 1929 г. М.Кретцой плиоцен-плейстоценовые формы зазубреннозубых махайродусов (Machairodus crenatidens и Machairodus latidens) относит к новому роду - Epimachairodus, а для Machairodus nestianus оставляет название Homotherium (Kretzoi, 1929). В 1934 г. С.Шауб устанавливает, что у крупного махайродуса из Франции, идентичного H.nestianus из Италии, верхние клыки были зазубрены с двух сторон, и предполагает, что зубцы на наружном крае у гомотерия из Вальдарно были просто уничтожены стиранием (Schaub, 1934). Основываясь на данных С.Шауба, Дж.Симпсон восстанавливает приоритет рода Homotherium для плиоцен-плейстоценовых зазубреннозубых форм (Simpson, 1945).

Homotherium crenatidens (Fabrini,1890)[I]

Рис. IO, II, фиг. I-2; Табл. УIII, фиг.I

Machairodus crenatidens: Fabrini, 1890, p. 161-172, Tav.V, fig. 4, 6; Tav. VI, fig. 3 - 5

Homotherium crenatidens: Viret, 1954, p. 76-78, Pl. 13, fig. 3; Ballesio, 1963, Pl. 1-4; Bolomey, 1965, S. 81, Abb. 3-4; Ficcarelli, 1979, part, p.21-22, Pl. 3, fig. 1-7

Homotherium darvasicum: Шарапов, I986, с. 69-75, рис.22

Д и а г н о з. Размеры в пределах рода средние. Верхние клыки и диастема $C\frac{I}{I}$-$P\frac{3}{3}$ умеренно длинные. Третьи премоляры редуцированы умеренно.

М а т е р и а л. Сборы Б.А.Трофимова, В.Ю.Решетова. Кол. ПИН АН СССР №3I20. Сборы М.В.Сотниковой, А.Е.Додонова. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Слабо деформированный череп без резцов, клыков и премоляров, с сильно стертыми хищническими зубами, № 3I20-60; череп со стертыми хищническими зубами, разрушенными скуловыми дугами, № 3I20-6I0: две нижние челюсти с сильно стертыми молярами, венечный сочленовный и угловой отростки обломаны, № 3I20-344 и № 3848/90I-97; дистальные концы плечевой, № 3848/242-73 и локтевой, № 3I20-290 костей, изолированный верхний клык, № 3I20-3I8.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Куруксай, точки Наврухо и 97. Алевриты куруксайской свиты.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т. Поздний плиоцен, средний виллафранк.

О п и с а н и е. Среди основных характеристик черепа гомотерия из Куруксая можно отметить сильно развитую и расширенную резцовую область черепа, укороченный лицевой отдел и слабо расширенные скуловые дуги. Межчелюстная кость массивная, ее резцовая часть слабо выдвинута вперед, ее носовые отростки хорошо развиты и поднимаются вверх, достигая уровня середины носового шва. Резцовые отверстия узкие и длинные (щелевидные). Верхнечелюстная кость массивная и короткая, длина ряда щечных зубов сильно сокращена. Подглазничное отверстие крупное, овальной формы, максимально приближено к глазнице. Вертикальный диаметр этого отверстия на экземпляре № 3I20-6I0 - I4,5 мм. Носовые кости широкие и не сужаются по направлению к фронтальной области черепа. Орбиты крупные, округлой формы. Лобная кость широкая и не приподнята в области орбит. Заглазничные отростки лобной кости крупные и массивные, они сильно сближены с лобными отростками скуловой кости. Нёбная кость имеет субтреугольную форму, ее задний край мало выступает за уровень небных отростков верхнечелюстной кости. Отверстие хоан широкое.

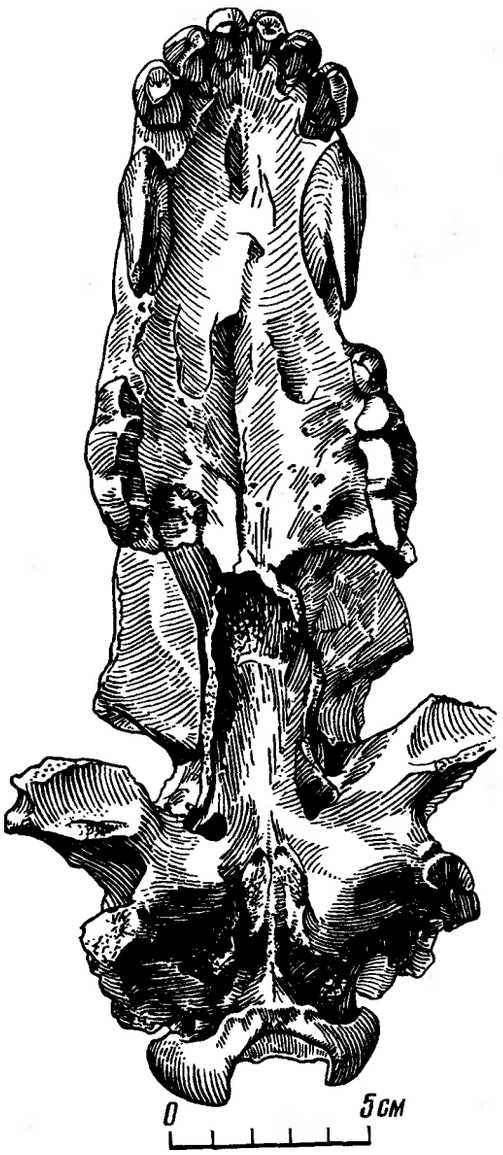
Наибольшее затылочное сужение на черепе гомотерия наблюдается сразу же за заглазничным отростком. Теменная кость снабжена мощным затылочным гребнем, на обоих черепах он очень короткий, его длина составляет приблизительно I/3 основной (базальной) длины черепа. Примерно на уровне наружного слухового отверстия этот гребень разделяется на два хорошо развитых гребня, отходящих к заглазничным отросткам. Скуловой отросток височной кости на котором находится сочленовная ямка, сильно развит и выдвинут далеко вперед относительно уровня слуховых

[I] Данные относительно видовой самостоятельности Homotherium crenatidens и Homotherium nestinaus рассмотрены мною в другой работе(Биостратиграфия..., I988,с.42).

камер. Уровень переднего края сочленовной ямки достигает уровня заглазничных отростков. Основная затылочная кость нешироkая. Слуховые камеры сближены, расстояние между ними I5,5 мм на экземпляре № 3I20-6I0 и I4,0 мм на экземпляре № 3I20-60. Барабанные камеры относительно крупные и высокие. На черепе № 3I20-6I0 хорошо прослеживается расположение основных отверстий, окружающих ушную область черепа. Овальное отверстие крупное, располагается близко к большому и хорошо открытому отверстию евстахиевой трубы. Оба эти отверстия располагаются отчетливо ниже сочленовной ямки и отделяются друг от друга небольшой относительно тонкой перегородкой, образованной крыловидной костью. Наружное слуховое отверстие располагается в сильном углублении, образованном скуловым отростком височной кости, оно большое и открытое(не щелевидное).Между мастоидным отростком и собственно слуховой камерой располагаются два отчетливо отделенных друг от друга отверстия -for.stylomastoideum и for.tympanohyale. Ближе к затылочным мыщелкам отчетливо видны маленькое щелевидное яремное (for.lacrum posterium) и точечное переднесуставное отверстия.Промеры черепа в табл.29,более детальные промеры зубов гомотерия приведены в другой работе автора(Биостратиграфия...,I988,с.40,табл. 6-9).Верхние резцы крупные,массивные, располагаются по всей передней поверхности резцовой кости, образуя полукруг. Резцовый ряд максимально приближен к клыкам. На экземпляре № 3I20-60 диастема между резцами и клыком 2-3 мм, на экземпляре № 3I20-6I0 - 5-6 мм. Резцы очень крупные, все килевые поверхности резцов зазубрены.

Р и с.I0.Homotherium crenatidens Fabrini Череп, ПИН №3I20-60

а - вид снизу; б - вид сверху



Р и с. II. Homotherium crenatidens Fabrini Череп, ПИН № 3120-610

Вид снизу

Верхние клыки крупные. Они равномерно зазубрены с двух сторон.

Третий премоляр отделен от клыков диастемой 13-15 мм, он маленький, однокоренной, имеет три отчетливых бугорка. На переднем бугорке наблюдаются следы зазубренности. P^3 плотно примыкает к хищническому зубу. P^4 длинный, узкий, лезвиевидный. Протоконовый выступ отсутствует, протоконовый корень сливается с передним корнем, и на его месте у всех экземпляров имеется слабая выпуклость. Парастиль на P^4 сильно уменьшен, следов препарастиля не наблюдается. Однако надо учитывать, что все четыре хищнических зуба из нашей коллекции сильно стерты и препарастиль мог быть уничтожен стиранием. Паракон P^4 хорошо развит, метакон удлинен. Размеры всех трех элементов P^4 соответствуют H. crenatidens. M^I, по-видимому, отсутствует.

Нижняя челюсть укорочена (табл. 30). Передний край ямки жевательной мышцы заходит за уровень заднего края коронки M_I. Нижний край челюсти на уровне M_I прямой, на уровне переднего корня P_4 он заметно опускается вниз. Подборочный выступ развит слабо, подбородочный гребень сильный и хорошо выражен. Подбородочных отверстий два, они крупные и располагаются под корнем P_3 и под серединой диастемы. Симфизная область нижней челюсти мощная и высокая. Резцы вместе с клыком подняты над уровнем щечных зубцов так, что вершина P_4 находится приблизительно на уровне основания видимой части клыка. Диастема между клыком и премолярами не особенно большая, ее размеры колеблются от 34,5 до 36,5 мм. По верхнему краю нижней челюсти между клыком и третьим премоляром проходит гребень, который повторяет внутренний изгиб челюсти в диастеме и образует ложбинку для верхнего клыка.

Нижние резцы конической формы, по-видимому, были зазубрены - зазубренность прослеживается на внутренних выступах правого и левого I_3 (экз. № 3120-344).

Нижний клык близко расположен к резцам (диастема 1,5-2 мм), по форме сходен с резцами и зазубрен по заднему килю.

Премоляры редуцированы. P_3 на экземпляре № 3120-344 с левой стороны расположен на той же оси, что и остальные щечные зубы. На правой ветви этой же челюсти от P_3 имеется корень, который смещен далеко вправо от основной оси зубного ряда. На экземпляре № 3848/901-97 на правой ветви мандибулы имеется альвеола от P_3, на левой ветви эта альвеола отсутствует совсем. P_3 маленький, однокоренной, с одной отчетливой вершинкой и с хорошо развитым базальным воротничком. P_4 по величине намного меньше M_I, его передний дополнительный бугорок

Таблица 29

Таблица промеров черепов и зубов куруксайского гомотерия

Промеры (мм)	Homotherium crenatidens		H. darvasicum
	Куруксай (Наврухо)		
	№ 3I20-60	№ 3I20-6I0	Шарапов, I986
Длина черепа	277	280	283
Кондилобазальная длина	260	262	274
Базальная длина	246	247	237
Длина твердого нёба	I27	I34	I52
Длина диастемы C^I-P^3	I3,3	I5,0	22,0
Длина клыка	33,0	33,2	3I,0
Высота клыка	-	78,5	96,0
Длина P^3	9,5	I0,0	I0,0
Длина P^4	40,5	39,0	4I,0
Ширина P^4	I3,I	-	I2,0
Ширина в заглазничных отростках	98	I00	I00

хорошо развит, острие направлено вверх, его главный бугорок крупный, за ним следует еще два дополнительных бугорка, последний сформирован за счет сильного базального воротничка, особенно отчетливо выраженного на задней внутренней стороне коронки P_4. Четвертый нижний премоляр так плотно примыкает к M_I, что на обоих экземплярах наблюдается вдавливание передней части коронки M_I в коронку P_4 до уровня четвертого бугорка P_4. M_I больших размеров, параконид меньше и ниже протоконида, следов талонида и метаконида на нижнем хищническом зубе нет. Все вершинки P_4 (кроме первой) и вершинки M_I имеют характерный задний наклон.

Таблица 30

Промеры нижней челюсти и зубов гомотериев из виллафранка Евразии

Промеры(мм)	Homotherium crenatidens			H. davitasvilii Квабеби (Векуа, I972)
	Куруксай		Сенез (Ballesio, 1963)	
	Наврухо № 3I20-344	Точка 97 № 3848-90I-97		
Длина C_I-M_I	I06	I07	I20	-
Длина P_3-M_I	55	58	67	59
Длина диастемы C_I-P_3	36,5	34,5	37	44
Высота в симфизе	74	-	7I	76
Высота под M_I	40	-	43	39
Высота в P_3	42	-	45	42
Длина P_3	8,0	-	8,0	9,0
Длина P_4	2I,5	23,2	22,0	20
Длина M_I	29,9	30,0	32,0	26

С р а в н е н и е. От H.nestianus отличается меньшими размерами, более короткими верхними клыками и меньшей длиной диастемы между C^{I}_{I} – P^{3}_{3}, от H.problematicus – большей степенью редукции третьих премоляров, менее сложным строением P^4, от H.ultimus и H.latidens – более длинными клыками и меньшей степенью редукции премоляров. Сравнение с H.palaeindicus и H.moravicum затруднено из-за фрагментарности материала, по которому эти виды описаны. Гомотерий из Куруксая близок к H.davitasvilii, от которого отличается более коротким верхним клыком, в среднем меньшей длиной диастемы C^{I}_{I} – P^{3}_{3}, более длинным (относительно P_4)M_I.

Размеры черепа куруксайского гомотерия немного меньше размеров черепа H.crenatidens из Сенеза. Строение затылочной области черепа соответствует таковой у гомотерия из Сенеза (Ballesio, 1963). Основные морфологические характеристики, размеры и пропорции зубов, описываемого гомотерия находятся в пределах изменчивости вида H.crenatidens.

З а м е ч а н и я. Отличия видов, входящих в род Homotherium невелики, и, как и в случае с Megantereon megantereon, необходим дополнительный материал для уточнения токсономической значимости признаков, по которым эти виды различаются. К сожалению, материала по этой группе хищников мало, серий практически не существует, находки целых черепов единичны, черепа, как правило, разрушены и деформированы. На этом фоне найденные в Куруксае три практически целых черепа гомотерия представляют собой уникальное явление. Два из них изучены в настоящей работе, третий описан Ш.Шараповым (1986) в качестве голотипа нового вида Homotherium darvasicum Scharapov. Отличия нового вида от других видов рода, по Шарапову (1986, с. 71), сводятся к следующему: твердое нёбо удлиненное, с глубокой ямкой позади нёбных отверстий, диастема между C и P^3 большая, P^4 со слабым препарастилем. Необходимо сразу отметить, что присутствие рудиментарного препарастиля на P^4 гомотерия – явление довольно обычное и чаще наблюдается у гомотериев первой половины виллафранка. Что касается нёбной выемки, то она в какой-то степени, возможно, проявляется у гомотериев (см. рис. II), но из-за деформаций ископаемых черепов этот признак плохо прослеживается и устанавливается с трудом. Как отмечает сам автор, вдавленность за задненёбными отверотиями на черепе голотипа H.darvasicum "выражена в виде глубокой ямки (16 мм), происходящей из-за деформации черепа" (Шарапов, 1986, с. 75).

Сравнивая все куруксайские черепа, можно отметить, что по размерам и основным морфологическим характеристикам череп, выбранный в качестве голотипа H.darvasicum, весьма близок к черепам, изученным в настоящей работе (табл. 29). Отличия можно отметить следующие: у H.darvasicum диастема между C^I и P^3 на 7–8 мм больше, чем на остальных экземплярах, нёбо более вытянутое, M^I присутствует. На двух других черепах следов M^I нет, и на верхнечелюстной кости нет даже места для этого зуба, P^4 сильно стерты, но, вероятнее всего, препарастиль здесь отсутствовал. Таким образом, встает вопрос или о том, что существовали два близких вида гомотериев на одной территории, или, что более вероятно, вид был один, и мы впервые имеем возможность проследить изменчивость признаков в одной популяции гомотериев. В этом случае такие характеристики, как величина диастемы, длина твердого нёба, наличие рудиментарного препарастиля на P^4 и присутствие M^I в челюсти изменчивы и при видовой диагностике гомотериев могут использоваться весьма осторожно.

Homotherium sp.

Табл.VI, фиг.3

М а т е р и а л. Сборы М.В.Сотниковой, А.А.Никонова. Кол. ГИН АН СССР № 3848. Обломок верхнего клыка, № 3848/905-67.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Лахути-2, алевриты кайрубакской свиты.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. Обломок верхнего клыка крупного хищника. Клык уплощенный, его сохранившийся внутренний киль имеет крупные отчетливые зазубрины. На основании этого признака обломок клыка относится к роду Homotherium.

Глава IУ

ПЛИОЦЕН-РАННЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ ИСТОРИЯ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В составе ассоциации хищных млекопитающих из местонахождений Куруксай и Лахути-2 присутствует большинство родов и видов, появляющихся в плиоцене. Проследить историю развития этих хищников начиная именно с раннего плиоцена, когда фаунистические группировки Евразии претерпевали резкое обновление состава форм, представляется особенно важным для понимания эволюционных изменений, происходящих в отдельных линиях, выяснения направления прохорезов ряда родов хищников и закономерностей стратиграфического и географического распространения отдельных форм.

В составе фаун Куруксая и Лахути-2 описаны представители семейств Canidae, Ursidae, Mustelidae, Hyaenidae и Felidae Ниже проводится обзор плиоцен-раннеплейстоценовой истории развития этих хищников.

Семейство Canidae

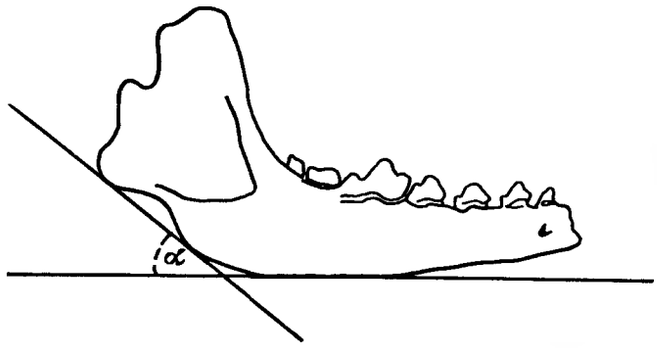
Подсемейство Caninae как сложившаяся группа хищников появляется в Евразии в миоцене. В это время, по-видимому, произошло разделение общего ствола собачьих на разные группы. С конца миоцена прослеживается развитие трех родов: енотовидные собаки - род Nyctereutes, собаки - род Canis и лисы - род Vulpes.

Центр происхождения рода Nyctereutes пока не выяснен. С миоцена этот род развивался в Европе, о чем свидетельствуют находки в этом регионе самых древних и наименее специализированных форм енотовидных собак. У позднемиоцен-раннеплиоценовых Nyctereutes наряду с довольно архаичными зубными характеристиками и признаками специализации, характерными для енотовидных собак, прослеживается еще очень много черт, сближающих ранних представителей рода с мелкими Caninae (лисами, шакалами и койотами).

Енотовидная собака из позднемиоценового местонахождения Вента-дель-Моро в Испании определена как N.cf.donnezani Этот наиболее примитивный представитель рода Nyctereutes уже обладал зубными характеристиками, показывающими явную специализацию енотовидных собак (Morales,Aguirre, 1976).

Существенной характеристикой енотовидных собак является своеобразное строение нижней челюсти, очень массивной в области углового и сочленовного отростков и имеющей округлый выступ (подугловую лопасть) на нижнем крае мандибулы. Наиболее перспективным для понимания эволюции рода Nyctereutes оказалось изучение степени развития этой лопасти и изменений в зубных характеристиках, свя-

занных с переходом енотовидных собак от хищничества к питанию все более разнообразной пищей. Развитие подугловой лопасти имело адаптивное значение, и степень ее выраженности (измеряемая углом α, рис.I2) отражает этапы эволюционных изменений, происходящих у Nyctereutes. Наиболее отчетливо эти изменения прослеживаются у енотовидных собак на самых ранних стадиях развития рода (Soria, Aguirre, 1976).



Р и с. I2. Измерение величины подугловой лопасти у Nyctereutes (Soria, Aguirre, 1976)

В раннем плиоцене в Европе существовала лисоподобная енотовидная собака N.donnezani, имевшая слаборазвитую (α =I4°) подугловую лопасть нижней челюсти. Эта форма, известная из раннеплиоценового (русцинийского) местонахождения Перпиньян, уже обладала характерным набором признаков, указывающих на непосредственную эволюционную связь с позднеплиоценовой (виллафранкской) N.megamastoides(Martin, 1971). Слабо развитую подугловую лопасть нижней челюсти (α =24°) можно наблюдать также и у N.aff.donnezani (=N.sinensis из местонахождения фауны русцинийского возраста Венже в Польше. Еще более высокую эволюционную ступень на пути к современным Nyctereutes, по-видимому, занимала N.donnezani из предвиллафранкской фауны, известной в местонахождении Лайна (Испания). Подугловая лопасть у енотовидной собаки из Лайны была развита в большей степени (α = 21°), чем у Nyctereutes из местонахождения Перпиньян.

Следующий этап развития рода Nyctereutes- виллафранк. У крупной енотовидной собаки из виллафранка Евразии уже проявляются все адаптивные изменения, характерные для рода Nyctereutes. Формируется зубная система, как у современной N.procyonoides. Подугловая лопасть увеличивается (у N.megamastoides из виллафранкских местонахождений Вилларoя, Перрье, Сен-Валье величина угла α колеблется от 46° до 48°). У N.megamastoides из Куруксая α = 46°.

Детальный морфометрический анализ зубов виллафранкских Nyctereutes показал близкое морфологическое сходство европейской и азиатской форм. В настоящее время все евроазиатские енотовидные собаки из фаунистических комплексов виллафранка отнесены к одному виду с подвидами N.m.megamastoides, N.m.vulpinus из Европы и N.m. sinensis из Азии (Soria, Aguirre, 1976).

Наибольший расцвет енотовидных собак приходится на первую половину виллафранка, в это время ареал рода значительно расширяется и захватывает, кроме Европы, обширные районы Центральной и Средней Азии. В конце виллафранка присутствие енотовидной собаки отмечается также в Африке (Ficcarelli, Torre, Turner, I984).

Находки остатков N.megamastoides отмечаются во многих местонахождениях фауны крупных млекопитающих виллафранка. В Западной Европе они найдены в местонахождениях Нижнее Вальдарно, Этуэр, Шиллак, Сенез, Сен-Валье, Вилларoя, Пуэбла де Вальверде, на территории СССР - в местонахождениях Валовая Балка, Квабеби, Куруксай, Береговая, в Китае - в местонахождениях Нихэвань, Хэнань, Юше, в МНР - в местонахождении Шамар.

В конце виллафранка (в раннем эоплейстоцене) род Nyctereutes вымирает в Европе. В конце эоплейстоцена-плейстоцене ареал енотовидной собаки занимает центральные районы Азии. С раннего плейстоцена и до современности в этом регионе прослеживается единая линия рода Nyctereutes. Дальнейшие эволюционные изменения енотовидных собак выразились только в постепенном уменьшении размеров (от крупных плейстоценовых форм к мелким современным N.procyonoides).

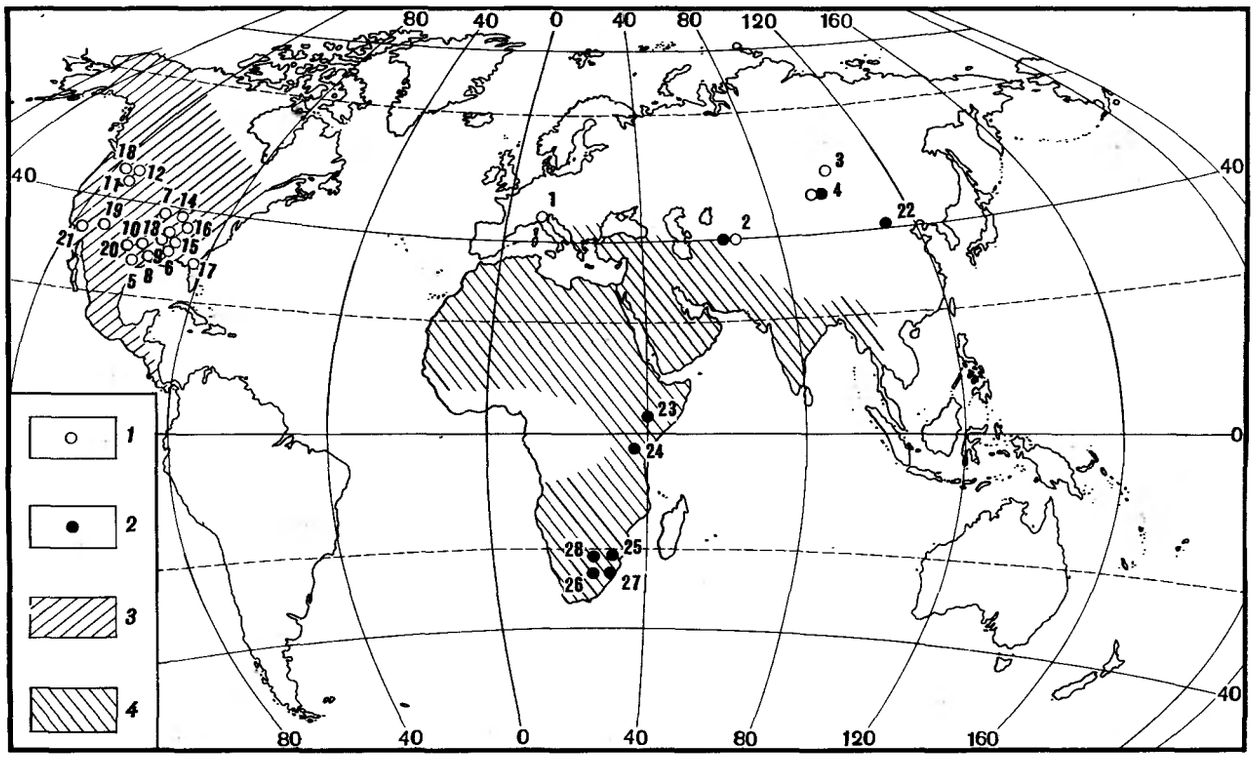
Род Canis мигрировал в Старый Свет из Америки. В Европе наиболее ранние и очень редкие находки собак известны с позднего миоцена (Crusafont, 1950). С конца миоцена (позднего турολия) и до конца плиоцена (до среднего виллафранка включительно) в фаунистических группировках Евразии в основном встречаются остатки только мелких представителей рода Canis (койотоподобные и шакалоподобные собаки). С эоплейстоцена (позднего виллафранка) характерными элементами фауны становятся также волкоподобные собаки.

Койотоподобные собаки возникали, по-видимому, в Америке. Их происхождение в настоящее время связывают с Canis davisi Merriam - мелкой формой рода Canis из раннеплиоценовых (хемфилл) отложений Северной Америки (Kurten, Anderson, 1980).

Ранняя история койотов прослеживается в Новом Свете с позднего бланко. В это время в Северной Америке была широко распространена койотоподобная собака Canis lepophagus Johnston. Находки ее остатков известны в местонахождениях Бланко, Бродуотер, Сита-Каньон, Дир-Парк, Хагермен, Лиско, Санта-Фе-Рива, Гранд-Вью и др. Несколько находок известно из местонахождений с фауной ирвингтонского возраста (рис.13).

Размеры C.lepophagus и основные характеристики черепа и зубов очень близки к современным койотам. По данным Б.Куртена, различия ископаемых и современных койотов отмечаются только в отдельных зубных признаках и пропорциях костей конечностей. Предполагается, что Canis lepophagus был прямым предком плейстоценовых и современных койотов Америки. Эволюционные изменения прослеживаются у этой группы хищников с конца плиоцена. Позднеплиоценовый койот имел узкие премоляры, короткий и широкий M_1. В посткраниальном скелете у него наблюдается удлинение проксимальных сегментов конечностей (плечевой и бедренной костей) и сокращение длины метаподиальных костей, что, по-видимому, указывает на меньшую приспособленность к быстрому бегу койотоподобных собак по сравнению с современными койотами. Раннеирвингтонские койоты в Северной Америке представлены переходными к современным койотам формами. В течение плейстоцена (позднего ирвингтона-ранчолабреа) наблюдается увеличение размеров у видов этой группы хищников (Kurten, 1974).

В позднем плейстоцене койотоподобные собаки проникли в Евразию. Впервые на присутствие койотоподобных собак в виллафранкской фауне Западной Европы обратил внимание Б.Куртен. Детальный морфометрический анализ зубных и черепных характеристик мелкой собаки Canis arnensis Del Campana из итальянского местонахождения Верхнее Вальдарно (поздний виллафранк) показал, что у нее преобладают признаки койотоподобных собак. В более ранних работах C.arnensis рассматривалась как предковая форма современных шакалов. Б.Куртен показал, что существует множество характеристик, позволяющих различать койотов и шакалов. Анализ C.arnensis по параметрам, предложенным Б.Куртеном позволил отнести ее к койотоподобным собакам. В настоящее время C.arnensis рассматривается как европейский представитель группы ископаемых койотов (Kurten, 1974; Torre, 1979).



Р и с. I3. Распространение ископаемых и современных койотов и шакалов в Голарктике

I – Основные местонахождения позднеплиоцен–раннеэоплейстоценовых койотов

I – Верхнее Вальдарно, 2 – Куруксай; 3 – Береговая, 4 – Шамар, 5 – Бланко, 6 – Борчерс, 7 – Бродуотер, 8 – Сита Каньон, 9 – Дир Парк, I0 – Доннолли Ранч, II – Гранд Вью, I2 – Хагермен, I3 – Киф Каньон, I4 – Лиско, I5 – Рехрод, I6 – Санд Дро, I7 – Санта Фе Рива, I8 – Уайт Блафс, I9 – Анита, 20 – Рок Крик, 2I – Вальесито Крик

II Основные местонахождения позднеплиоцен–раннеэоплейстоценовых шакалов

2 – Куруксай, 4 – Шамар, 22 – Нихэвань, 23 – Восточный Рудольф, 24 – Олдувей, 25 – Макапансгат, 26 – Штеркфонтен, 27 – Сварткранц, 28 – Кромдрай

III Современный ареал койотов

IУ. Современный ареал шакалов

Новым доказательством широкого распространения койотоподобных собак в позднем плиоцене Евразии явились первые находки ископаемых койотов в Центральной и Средней Азии (Сотникова, I982). Остатки мелкой собаки, по всем признакам сходной с голотипом Canis lepophagus из местонахождения Сита-Каньон в Америке (Johnston, 1938), обнаружены в плиоценовых местонахождениях (ранний виллафранк) в Забайкалье и МНР. Формы, близкие C.lepophagus, найдены в Куруксае. Таким образом, азиатские находки дают основание утверждать, что проникновение койотов в Евразию произошло не позже начала позднего плиоцена.

В течение позднего плиоцена койотоподобные собаки были характерными элементами азиатской фауны. Их присутствие в позднем плиоцене Азии может рассматриваться как особенность азиатских фаунистических группировок раннего и среднего виллафранка. В европейских фаунах койоты становятся характерными элементами только в раннем эоплейстоцене (позднем виллафранке).

История мелких короткомордых шакалоподобных собак пока изучена слабо, поэтому особый интерес представляет находка в Таджикистане целого черепа собаки

Canis kuruksaensis sp.n., отнесенной к группе шакалов. Данных об ископаемых шакалах очень мало. В настоящее время установлено, что в Азии эта группа появляется в позднем плиоцене. Находки остатков ископаемых шакалов известны в составе фаунистических комплексов Шамара в МНР (Сотникова, 1976) и в Китае - местонахождение Нихэвань (Canis minor) (Teilhard et Piveteau,1930).

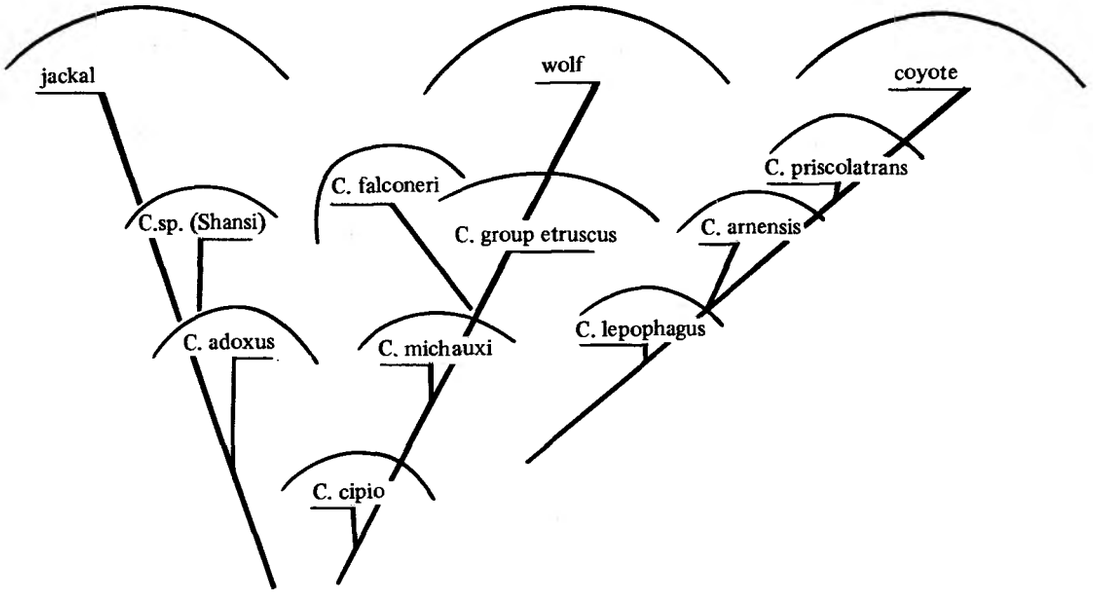
В Африке находки мелких представителей рода Canis отмечаются в составе предвиллафранкских фаунистических комплексов, а в позднем плиоцене уже известны находки шакалоподобных собак (Hendey, 1974; Leakey, 1976; Howell, Petter, 1976).

Достоверные находки раннеплиоценовых представителей группы шакалоподобных собак в Европе в настоящее время не известны. Как уже отмечалось выше,C. arnensis оказалась в группе койотоподобных собак. Другие мелкие плиоценовые собаки описаны по очень фрагментарному материалу и пока не могут быть определены с достаточной степенью достоверности. Так, например, мелкую собаку Canis adoxus Martin, описанную по неполному черепу из отложений русцинийского возраста в Европе (местонахождение Сент-Эстев), одни исследователи рассматривают как возможного предка шакалов и ставят в основании линии шакалоподобных собак (Torre, 1979), другие считают, что этот вид должен рассматриваться в рамках рода Vulpes (Pons,Crusafont, 1978).

Современный ареал шакалов охватывает южные районы Азии и Африку, где насчитывается наибольшее количество видов (рис. 13). Здесь же отмечается и большинство ископаемых находок шакалов. Учитывая эти данные, можно предположить, что происхождение группы шакалоподобных собак связано с одним из этих регионов, откуда они в позднем плиоцене проникли в районы Центральной и Средней Азии. Возможно, распространение койотоподобных собак в Евразию в какой-то степени оказало влияние на позднеплиоценовый ареал шакалоподобных собак. Создав конкуренцию, койоты тем самым затормозили проникновение шакалов в более северные и западные области Евразии. Поэтому присутствие представителей обеих групп мелких собачьих в позднеплиоценовых фаунистических группировках Центральной и Средней Азии можно, по-видимому, рассматривать как зоогеографическую особенность азиатского региона.

К сожалению, находок ископаемых шакалов мало, и практически нет данных об их плейстоценовой истории. В связи с этим в настоящее время ничего определенного нельзя сказать об эволюционном развитии линии шакалоподобных собак и о месте куруксайского шакала в эволюционной последовательности этой ветви рода Canis.

Разделение общего ствола рода Canis на мелких Canis и более крупных волкоподобных собак отмечается уже в раннем плиоцене (русцинии). Все довиллафранкские находки очень фрагментарны и связаны только с Европой. Р.Мартин предположил, что русцинийский C.michauxi Martin из местонахождения Перпиньян был предком крупного виллафранкского волка C.falconeri, а русцинийский C.adoxus - предком C.etruscus(Martin, 1973).Д.Торре считает, что линия этрусских волков ведет начало от туролийского C.cipio Crusafont через русцинийского C.michauxi к виллафранкскому C.etruscus Del Campana (рис.14) (Torre, 1979). Подобные разногласия происходят из-за того, что весь материал по роду Canis из раннего плиоцена Европы очень фрагментарен (отдельные зубы, обломки челюстей), а между временем существования раннеплиоценовых собак и появлением многочисленной и широко распространенной группы волкоподобных собак существует



Р и с. I4. Схема эволюционного развития рода Canis (Torre, 1979)

хиатус порядка 2 млн лет, так что уверенно говорить об эволюционных связях раннеплиоценовых и эоплейстоценовых Canis пока, по-видимому, преждевременно. Возможно, русцинийские и поздневиллафранкские ископаемые волки являются представителями двух разных миграционных волн.

В раннем эоплейстоцене (позднем виллафранке) в Евразии появляется группа волкоподобных собак средних размеров – Canis etruscus в Европе и Canis chihliensis в Центральной Азии. Азиатские и европейские волки имели много общих черт, что отмечали еще первые исследователи центральноазиатских Canidae (Teilhard,Piveteau,1930).В позднем эоплейстоцене эта группа хищных замещается волками, морофлогические характеристики которых более близки к современному Canis lupus, к последней группе относится и Canis из Лахути-2. Позднеэоплейстоцен-раннеплейстоценовые мелкие волки Европы по размерам очень близки поздневиллафранкским (раннеэоплейстоценовым), но в строении черепа и расположении зубов они уже приобрели некоторые характерные признаки, свойственные обычному серому волку Canis lupus. Так, например, у Canis mosbachensis из раннего плейстоцена Европы в профиле черепа уже намечается характерный для C.lupus изгиб между носовыми и лобными костями и связанное с этим изгибом типичное для C.lupus более приподнятое положение нижнего хищнического зуба относительно премоляров. В настоящее время установлено сходство C.mosbachensis с самым мелким подвидом современного волка – C.l.pallipes Sykes, занимающим сейчас самую южную часть ареала рода Canis – Индию и Переднюю Азию (Thenius, I954). По некоторым признакам Canis mosbachensis связан с раннеэоплейстоценовым C.etruscus. В эволюционном плане он, по-видимому, представляет переходную стадию от виллафранкского волка к современному C.lupus.

Стратиграфический диапазон C.mosbachensis поздний эоплейстоцен-ранний плейстоцен. Находки остатков мосбахского волка отмечаются во многих европейских местонахождениях – Виллань, Пюшпёкфюрдо-Бетфия, Надьхаршанхедь, Мосбах, Мауэр, Зюссенборн, Гомбасцог, Странска Скала, Эскаль, Шато, Петралона и др.

В Центральной Азии в это время существовала морфологически близкая форма – Canis variabilis Pei (Pei,1934). В конце раннего плейстоцена эта группа волков вымирает в Евразии. В среднем плейстоцене уже появились волки, по размерам и морфологическим характеристикам близкие к современным C.lupus.

Остатки крупных Canidae с куоноподобным M_1, слабо редуцированным M_2 и обязательно присутствующим M_3 в нижней челюсти были впервые изучены М.Кретцоем из раннеплейстоценового местонахождения Гомбасцог и отнесены к роду Xenocyon (Kretzoi,1938). Позже остатки этих хищников были найдены в местонахождениях Надьхаршанхедь, Бетфия, Розье, Странска Скала, Мосбах, Вюрцбург и Вестбари (Thenius,1954;Musil,1972; Schütt,1973,1974,Bishop,1982).Все европейские находки в настоящее время отнесены к одному виду X.lycaonoides Kretzoi.

Материал по роду Xenocyon из европейских местонахождений, к сожалению, представлен небольшой и весьма фрагментарной коллекцией. До сих пор неизвестно полного черепа и очень мало данных о верхних зубах Xenocyon. Вся классификация построена в основном на морфологии нижних моляров. Долгое время считалось, что Xenocyon был распространен только в Европе. В последнее время остатки Xenocyon lycaonoides найдены в северных областях Сибири, в Таджикистане, в Забайкалье и на территории МНР (Сотникова, 1978, 1980 а, 1988). Ревизия материалов, известных из Китая, показала, что Xenocyon присутствовал на этой территории. П.Тейяр де Шарден описал новый вид Canidae из местонахождения I8 как Cuon dubius, но считал вполне вероятным, что в данном случае речь идет о новом роде или подроде, промежуточном между Canis и Cuon(Teilhard,1940).Г.Шютт поместила этот вид в род Xenocyon(Schütt,1974).Ревизия азиатских находок показала, что размеры и морфологические признаки X.dubius укладываются в пределы изменчивости вида X.lycaonoides.

Таким образом, установлено, что большая часть ареала рода Xenocyon находится в Азии.

В плиоценовых фаунах Голарктики пока не найдено остатков канид, которые могли бы рассматриваться в качестве предковой формы для рода Xenocyon. Появление рода отмечается только с эоплейстоцена. О последующем развитии рода Xenocyon мнения исследователей весьма противоречивы. Э.Тениус считал Xenocyon lycaonoides(=Cuon dubius stehlini)(Thenius,1954) предком раннеплейстоценового красного волка Cuon priscus,но, поскольку в настоящее время установлена одновозрастность находок обоих видов, вопрос об их филогенетической близости отпадает.

М.Кретцой и Р.Музиль полагают, что род Xenocyon филетически связан с современными гиеновыми собаками рода Lycaon(Kretzoi,1941; Musil,1972). Однако это предположение кажется маловероятным, поскольку Lycaon в отличие от Cuon и Canis характеризуется особенно длинным талонидом на M_1, тогда как талонид Xenocyon укорочен, как у куонов. Если бы Lycaon произошел от Xenocyon ,то у него должно было бы наблюдаться вторичное удлинение талонида. Однако у Canidae преобладает тенденция к укорачиванию талонида на M_1, поэтому едва ли можно связывать происхождение Lycaon с Xenocyon.

Скорее всего, сходство зубных характеристик у этих двух родов – результат конвергентного развития,тем более что куоновая и ликаоновая специализация неоднократно проявлялась в различных филогенетических ветвях Canidae, например у кустарниковой собаки. Специализация зубного аппарата типа Cuon-Lycaon была также довольно характерна для эоплейстоцен-раннеплейстоценовых Canidae, таких, как Cuon sangiranensis,Mececyon trinilensis, Megacyon merriami из плио-

плейстоценовых отложений о-ва Ява и "Canis" cyonoides из раннего плейстоцена Северного Китая (Schütt, 1973; Pei, 1934). Примечательно, что находки хищников с подобной специализацией зубов наиболее характерны для эоплейстоцен-раннеплейстоценовых фаунистических группировок Центральной и Юго-Восточной Азии. Если учесть также, что ксеноцион занимает значительное место в азиатских фаунистических комплексах, то, по-видимому, можно предположить, что именно с этим регионом следует связывать происхождение еще очень мало изученного рода Xenocyon.

Семейство Mustelidae

Подсемейство Melinae в фауне Лахути-2 представлено остатками барсука, близкого к современному Meles meles L.

В Евразии мы сейчас не знаем находок барсуков рода Meles в отложениях, древнее верхов плиоцена (среднего виллафранка)[I]. Обычно считалось, что происхождение рода связано с азиатским регионом. В самом деле, азиатские местонахождения богаты остатками барсуков. Представители рода Meles в Центральной Азии хорошо известны из фаунистических группировок второй половины виллафранка, и только одна находка Meles, возможно, происходит из более ранних отложений. Имеется в виду фрагмент верхней челюсти Meles sp. из Чжоукоутянь-I2 (Teilhard, I938). Комплекс фауны этого местонахождения сопоставляется с раневиллафранкскими фаунами Европы (Kurten, I963a).

Барсуки рода Meles как в Европе, так и в Азии в конце позднего плиоцена становятся характерными компонентами фаунистических комплексов. В Европе они представлены в фауне Сен-Валье видом M.thorali Viret, в Азии - в местонахождениях Нихэвань и № I8 - видом M.chiai Teilhard. Не исключено, что в Азии род Meles появляется немного раньше, чем в Европе (Meles sp. из Чжоукоутянь-I2). В поствиллафранкских отложениях Евразии отмечаются находки барсуков, морфологически близких к современному Meles meles.

В Европе впервые раннеплейстоценовые барсуки были описаны из местонахождения Пюшпёкфюрдо. Т.Кормош в I9I4 г. выделил вид Meles atavus по нижним зубам. Основным отличием нового вида было присутствие небольшого дополнительного бугорка перед энтоконидом на M_I. Позже М.Кретцой доказал, что неравномерное развитие этого бугорка или полное его отсутствие наблюдается и у современного Meles meles, и предложил барсуков из Пюшпёкфюрдо и Гомбасцога рассматривать как подвид Meles meles atavus (Kretzoi, 1938). К этому подвиду в настоящее время отнесены позднеэоплейстоцен-раннеплейстоценовые европейские барсуки из местонахождений Эрпфинген, Мосбах, Зюссенборн, Фойгштедт, Хундсхейм, Гомбасцог, Пюшпёкфюрдо. Находки барсуков, определенные как Meles meles и Meles sp., известны также из близкой по возрасту фауны в местонахождениях Эскаль, Вюрцбург, Петралона (Bonifay, 1971; Schütt, 1974; Kurten, Poulianos, 1977). По данным Б.Куртена и Н.Полианоса, позднеплиоценовый (виллафранкский) Meles thorali из Сен-Валье по некоторым признакам более примитивен, чем эоплейстоцен-раннеплейстоценовый Meles meles atavus, и может рассматриваться как предковая форма для последнего.

[I] Барсуки из плиоценовых отложений Центральной Азии (местонахождения Эртемте, Юше, Шамар) "Meles" suillus Teilhard и "Meles" gennevauxi Viret из местонахождения Монпелье во Франции, по представлениям автора, относятся к роду Parameles Rostshin, 1949.

Данных об ископаемых барсуках Европы немного, гораздо больше информации о роде Meles дает материал из Центральной Азии. Из китайских местонахождений № I8 и Чжоукоутянь-I2, -I3, -I, -3 и из Верхней Пещеры известна большая серия находок ископаемых барсуков. П.Тайяр де Шарден предполагал, что эти барсуки представляют шесть последовательных стадий развития рода Meles, характеризующих довольно продолжительный отрезок геологической истории - от позднего плиоцена до позднего плейстоцена (Teilhard, I940).

Однако в более поздних работах П.Тейяр де Шарден совместно с В.Пеем выделили на этом материале только две стадии в развитии барсуков Центральной Азии, положив в основу классификации ископаемых Meles изменения в морфологии верхнего хищнического зуба и моляров (Teilhard, Pei, I94I). Барсуки разделились на две отчетливые группы. В первую вошли виллафранкские формы Meles sp. и Meles chiai с длиной коронки P^4 большей, чем длина паракона и метакона на M^I. Во вторую включены плейстоценовые и современные формы с длиной коронки P^4 меньшей, чем длина двух основных бугорков на M^I. Очевидно, эти группы барсуков представляют собой два последовательных этапа развития рода Meles в Азии (не исключено, что подобная эволюционная преемственность существует и у Meles в Европе).

Раннеплейстоценовые барсуки Азии оказались, как и европейские, морфологически близкими к современному Meles meles. Находки остатков раннеплейстоценовых барсуков известны из местонахождений Чжоукоутянь-I и -I3, они отнесены к современному виду (Pei, I934). В настоящее время без детальной ревизии центральноазиатского материала едва ли можно идентифицировать европейских и азиатских плейстоценовых Meles на подвидовом уровне. Сходство же европейских и центральноазиатских раннечетвертичных барсуков с современным Meles meles очевидно. В этом плане важное значение приобретает находка барсука, морфологически близкого современному, в Южном Таджикистане. Эта первая в Средней Азии находка благодаря своему географическому положению связывает ареалы центральноазиатских и европейских раннеплейстоценовых барсуков. Род Meles в современной фауне представлен только одним видом Meles meles, распространенным во всей Северной Палеарктике. Новые данные об ископаемых барсуках позволяют предположить, что подобный ареал Meles meles мог сложиться еще в раннем плейстоцене.

Географическая изменчивость современных барсуков значительна, но недостаточно хорошо изучена. Можно отметить, что барсуки северных частей ареала более плотоядны, а размеры их крупнее, чем у барсуков из южных частей ареала (Новиков, I956). У барсука из Лахути-2 размеры ближе к средним размерам южной популяции современных барсуков, а зубные характеристики (в пределах изменчивости Meles meles) уклоняются в сторону большей плотоядности, что особенно отразилось на развитии премоляров P_I-P_4 с высокими, острыми главными вершинами и с двукоренным, довольно крупным P_2.

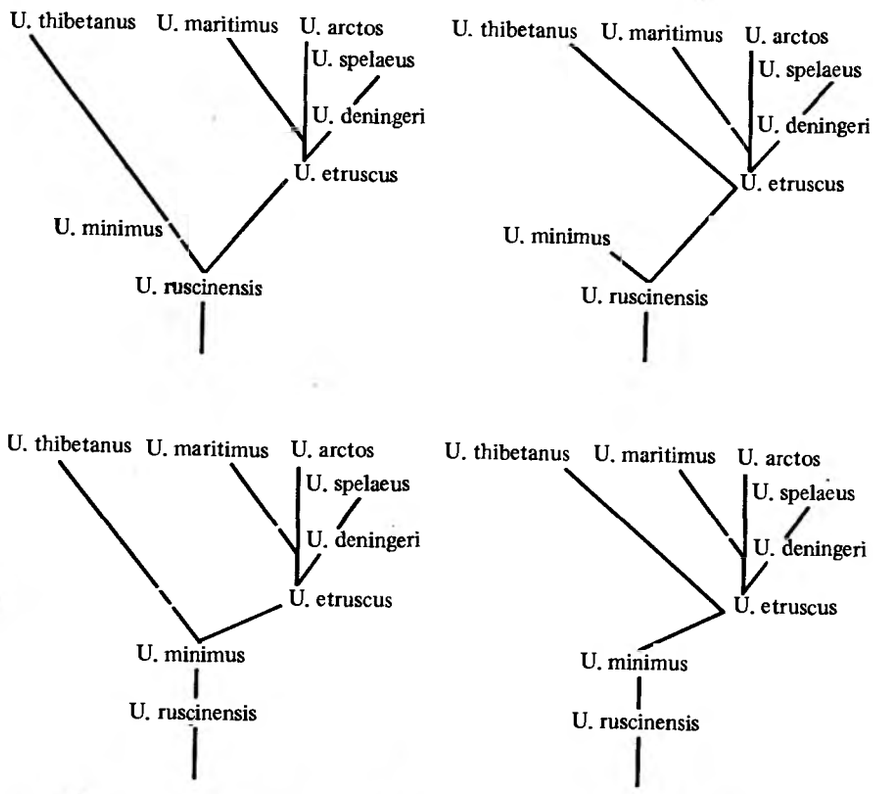
Развитие барсуков рода Meles шло по пути приспособления к все большей всеядности. С этой точки зрения уровень хищнической специализации барсука из Лахути-2 может служить показателем примитивности, а размеры - отражать сравнительно теплые климатические условия существования лахутинской фауны.

Семейство Ursidae

Наиболее ранние находки представителей рода Ursus известны в Европе с на-

чала плиоцена. В конце плиоцена наблюдается расцвет и широкое расселение этой группы хищников.

Плиоценовые медведи имели сравнительно небольшие размеры и обладали целым набором признаков, которые в истории развития рода Ursus могут рассматриваться как наиболее примитивные. Среди них можно отметить узкий и низкий череп с прямым профилем лобно-носового отдела; большее, чем у плейстоценовых и современных форм, развитие плотоядных признаков на зубах; присутствие полного числа премоляров; наличие длинных и относительно узких хищнических зубов (P^4 и M_1) и не усложненных большим количеством бугорков нижних и верхних моляров. Перечисленные характеристики свойственны всем плиоценовым Ursus . Видовые же диагнозы, особенно у раннеплиоценовых медведей, основаны главным образом на зубных признаках. Зубы всеядных хищников, как правило, показывают большую индивидуальную и географическую изменчивость. Пределы вариаций трудно улавливать на ископаемом материале. Все это привело к выделению значительного количества трудно разграничиваемых видов. В оценках систематики, таксономии и филогенетических взаимоотношений этих видов до сих пор нет единого мнения. Филогенетические схемы, которые не раз предлагались для рода Ursus , отражают различные взгляды на историю развития рода, но ни одна из этих схем в настоящее время не является бесспорной. Возможные варианты эволюции рода Ursus приведены на рис. I5 по данным Д.Фиккарелли (Ficcarelli, I98I).



Р и с. I 5. Схемы эволюционного развития рода Ursus (Ficcarelli, I98I)

Наиболее распространены две гипотезы эволюционного развития рода Ursus . Одна основана на представлении о разделении в раннем плиоцене общего ствола рода Ursus на две линии – линию азиатских медведей, ведущую через U.minimus к современному белогрудому тибетскому медведю U.thibetanus, и линию, ведущую через U.etruscus к современному бурому и белому медведям. Вторая гипотеза предполагает существование единой филетической линии медведей, проходящей через стадии U.ruscinensis (русциний) – U.minimus (ранний виллафранк) – U.etruscus (средний-верхний виллафранк).

Основные трудности в понимании истории развития рода возникают при интерпретации русцинийских и ранневиллафранкских находок. Раннеплиоценовые (русцинийские) медведи рода Ursus известны только в Европе. Большинство исследователей считают, что в это время существовал один вид U.ruscinensis. Верхний стратиграфический предел распространения этого вида ограничивается началом виллафранка.

Вид U.ruscinensis выделен Ш.Депере по материалам из местонахождения Перпиньян (Erdbrink, 1953; Viret, 1954; Ficcarelli 1981). При первом описании Ш.Депере на основании морфологических отличий, прослеживающихся только на нижних челюстях медведей из Перпиньяна, разделил их на две расы: U.arvernensis - раса ruscinensis и U.arvernensis - раса pyrenaicus, но уже во всех работах после 1892 г. Ш.Депере упоминал в Перпиньяне только один вид - U.ruscinensis. Последнюю точку зрения поддерживал Ж.Вире, который интерпретировал морфологические отличия перпиньянских медведей как половой диморфизм (Viret, 1954). Этого же мнения придерживался и Б.Куртен (Kurten, 1968). Однако другие исследователи допускали возможность одновременного существования в Перпиньяне двух видов медведей. Так, эволюционная схема Д.Эрдбринка основывается на представлении о существовании в русцинии Европы двух видов рода Ursus -U.ruscinensis и U.minimus (=раса "pyrenaicus" [1]), - отделившихся от более древней формы U.boeckhi (Erdbrink, 1953). Эта гипотеза, долгое время господствовавшая в литературе, построена на предположении, что U.boeckhi является предковой формой для всех остальных видов рода Ursus. Основанием для интерпретации U.boeckhi как предковой для всех Ursus формы послужили скорее стратиграфические соображения, чем детальные морфометрические исследования. Так, возраст лигнитовых слоев в местонахождении Барот-Кэпень, откуда происходит находка U.boeckhi, очень долго считался "понтическим". В настоящее время по сумме палеонтологических, палеомагнитных и радиоуглеродных данных их возраст определяется как виллафранкский (Ghenea, 1977). Основные же отличительные характеристики этого медведя - малые размеры, положение M_3 в нижней челюсти и другие особенности - по-видимому, связаны с молодым индивидуальным возрастом особи и не могут рассматриваться как видовые отличия. Ювенильность этой особи не позволяет пока с уверенностью отнести медведя из Барот-Кэпень к какому-либо из известных видов, вопрос видовой самостоятельности U.boeckhi остается пока открытым.

Возвращаясь к русцинийским медведям, можно отметить, что сейчас существует мнение, что в раннем плиоцене Европы был только один вид - U.ruscinensis а U. wenzensis из Венже и U.minutus из Монпелье можно считать его синонимами (Ficcarelli, 1981).

По-видимому, именно U.ruscinensis стоял у истоков разделения рода Ursus, а различные типы зубных характеристик русцинийских медведей, уклоняющиеся в сторону U.minimus или в сторону U.etruscus, можно рассматривать как различные, может быть даже крайние, морфотипы одного вида. Подобная картина часто наблюдается у хищных на ранних стадиях развития и становления рода.

Ранневиллафранкский этап развития рода Ursus в Европе представлен видом U.minimus. Он выделен в 1827 г. по материалу из Перрье (Этуэр) во Франции, а через год из тех же отложений был установлен еще один вид - U.arvernensis (Erdbrink, 1953). Последний синоним U.minimus, но в нашей литературе, как правило, употребляется название U.arvernensis. Морфологические отличия U. minimus от русцинийских форм не дают четкого представления о его видовой самостоятельности, поэтому проблема ранневиллафранкской стадии развития рода Ursus пока является наиболее дискуссионной.

Объем этого вида разными исследователями понимается по-разному. По Б.Курте-

---

[1] Д.Эрдбринк считал второго медведя, названного Ш.Депере arvernensis раса pyrenaicus, синонимом вида Ursus minimus выделенного в 1827 г. Ш.Депере и Э.Булье по материалам из раннего виллафранка Франции.

Вторая находка позднеплиоценового медведя в Азии известна из Северного Китая. Медведь из Юше (провинция Шанси) определен как Ursus sp. Возраст фаунистического комплекса Юше скорее соответствует наиболее ранней стадии виллафранка. Материал детально не описан, изображение и промеры у Р.Тейяр де Шардена (Teilhard, 1940, с. 21, табл. 14). Небольшие размеры, наличие всех премоляров в челюсти, значительная величина M_1 относительно M_2, узость и упрощенность моляров - все эти признаки указывают на принадлежность медведя из Юше к группе плиоценовых медведей типа U.ruscinensis-U.minimus. Степень развития P_4 у Ursus sp. из Юше, судя по рисунку, соответствует U.minimus, M_3 имеет округлую форму. С U.minimus его сближают также размеры, степень редукции P_4, малая по сравнению с M_1 величина M_2.

Характеристики позднеплиоценовых азиатских медведей показывают, что у них не наблюдается тенденции к увеличению длины моляров, этот признак в первую очередь отразился на форме и длине M_3. Короткий M_3 наблюдается также и у медведя из Куруксая.

Время отделения азиатской линии от общего ствола Ursus определить трудно, возможно, это произошло еще в довиллафранкский период, поскольку у медведей из позднего плиоцена Азии наблюдается уже устойчивый морфотип с коротким M_3 (медведи из Квабеби, Юше и Куруксая)- характерным признаком U.thibetanus.

Эоплейстоценовые медведи рода Ursus в Азии известны из китайских местонахождений Нихэвань и № 18. Р.Тейяр де Шарден описал остатки медведей из Нихэвани и местонахождения № 18 как Ursus cf. etruscus(Teilhard,Piveteau, 1930;Teilhard, 1940).

Морфологический анализ зубов медведей из эоплейстоцена Азии (местонахождение № 18) показывает, что у них не наблюдается, в отличие от этрусских медведей из позднего виллафранка Европы, ярко выраженного увеличения и усложнения моляров. Зубные ряды у азиатских Ursus не вытягиваются, морда остается короткой. На фоне намечающегося прогрессивного уменьшения в размерах M_1, M_3 продолжает сохранять характерную для азиатских медведей округлую форму.

Таким образом, если наши предположения справедливы, эоплейстоценовые Ursus из Китая представляли собой следующую за виллафранкской стадию развития ветви рода Ursus в Азии.

Семейство Hyaenidae

С позднего миоцена в подсемействе Hyaeninae прослеживается развитие двух линий: гиен-падальщиков и гиен-охотников. По данным Б.Куртена, в начале радиации этих двух ветвей гиеновых стоит род Thalassictis Nordmann (Kurten, 1982).

В рассматриваемый период времени (плиоцен-ранний плейстоцен) группа гиен с массивным скелетом и мощным зубным аппаратом, приспособленным к разгрызанию и дроблению костей, в Палеарктике представлена родами Pachycrocuta, Hyaena и Crocuta, а группа гиен-охотников с более стройным и легким скелетом и зубной системой более хищного типа (с тонкими премолярами, сходными с премолярами кошачьих, и узкими и режущими хищническими зубами) представлена родами Lycyena и Chasmaporthetes.

В фауне Южного Таджикистана присутствуют обе группы гиеновых (Pachycrocuta perrieri и Chasmaporthetes lunensis в Куруксае и Pachycrocuta brevirostris в Лахути-2).

Род Pachycrocuta. Пахикрокуты отделились от той ветви таласиктисов, у которых уже наблюдается тенденция к расширению и большей массивности премоляров.

Находки остатков последних таласиктисов в Евразии известны из позднемиоценовых отложений (Пикерми). В Евразии группа пахикрокут широко расселяется только в позднем плиоцене. Говорить о непосредственных связях пахикрокут с более древними гиенами сейчас трудно, основным препятствием является бедность находок представителей подсемейства гиеновых в раннеплиоценовых (русцинийских) отложениях Евразии. Исходя из известных данных, можно предположить, что происхождение линии пахикрокут связано с Африкой, где отмечаются довольно ранние находки этих хищников и где таласиктисы доживают до плиоцена - местонахождение Лангебанвег (Howell, Petter, 1980).

В Европе пахикрокуты появляются в конце русциния и представлены одним видом P.pyrenaica. Находки этой гиены отмечаются в местонахождениях Сера-ан-Воке (Франция), Лайна (Испания) и в составе фаунистического комплекса Одесских катакомб. Возраст фауны Сера-ан-Воке определяется как русциний (зона MN I5), фауну Лайны большинство исследователей считает предвиллафранкской и помещает в верхи зоны MN I5. К стратиграфическому уровню Лайны близка также фауна Одесских катакомб.

В виллафранке доминирующей в Евразии становится Pachycrocuta perrieri. Находки этой гиены в Европе отмечаются в основании виллафранка (фауна Виллафранка д'Асти, Этуар), и позже она присутствует практически в каждом более или менее богатом виллафранкском местонахождении крупных млекопитающих (Viret, 1954; Kurten, Crusafont, 1977). В Азии остатки P.perrieri обнаружены недавно в виллафранкских отложениях Турции - местонахождения Гюльяци, Камишли (Зиккенберг, Тобиен, I977), Северного Китая - местонахождения Хея-Чуан, Чан-Ва-Коу, Нью-Ва-Коу (Howell, Petter, I980) и в Средней Азии. В Азии эта гиена известна пока только в позднеплиоценовых фаунах, в Европе стратиграфический диапазон P.perrieri гораздо шире - от позднего плиоцена до конца раннего плейстоцена (Schütt, I97I). Особенно часто остатки P.perrieri встречаются в отложениях нижнего и среднего виллафранка, затем находки становятся более редкими, что по-видимому, связано с появлением в Евразии в позднем виллафранке очень крупной гиены Pachycrocuta brevirostris. Б.Куртен показал широкое распространение гиен группы P.brevirostris в эоплейстоцене и раннем плейстоцене Палеарктики (Kurten, I956). Ареал этой гиены охватывает Европу, Центральную Азию (Забайкалье, Монголия, Китай), она известна также на о-ве Ява и в Индии. Первая находка P.brevirostris в Средней Азии (фауна Лахути-2) связала воедино евроазиатский ареал этой гиены.

Пахикрокуты найдены также в Южной Африке (местонахождения Летолил и Кромдрай). Стратиграфический диапазон этого рода в Африке: конец русциния-виллафранк (Howell, Petter, I980).

Вся систематика пахикрокут построена в основном на зубных характеристиках. Отличия гиен (род Hyaena) от пахикрокут (род Pachycrocuta) основаны прежде всего на различиях в морфологии и пропорциях хищнических зубов. У пахикрокут в отличие от гиен длина нижнего хищнического зуба значительно больше длины последнего нижнего премоляра. Этот признак весьма характерен для миоценовых иктитериев и, по-видимому, может рассматриваться у пахикрокут как показатель примитивности. Эволюция пахикрокут была направлена на все большее усиливание зубной системы и приспособление к дроблению костей. С этим связано увеличение общих размеров этих хищников, в зубной системе - усиление премоляров. Увеличение ширины и мощности премоляров наблюдается у пахикрокут от плиоценовых

I *II* *III* *IV* *V*

Р и с. I6. Варианты строения нижнего хищнического зуба M_I у пахикрокут

P.pyrenaica и P.perrieri к эоплейстоцен-раннеплейстоценовой P.brevirostris.

Строение M_I является одной из основных характеристик рода. Анализируя уже известный по этой группе гиен материал и дополняя его нашими данными по Азии, можно выделить несколько вариантов (морфотипов) строения нижнего хищнического зуба:

I - M_I с отчетливым метаконидом и двухбугорковым талонидом;

II- M_I с редуцированным метаконидом и двухбугорковым талонидом;

III-M_I без метаконида с двухбугорковым талонидом;

IУ -M_I с редуцированным метаконидом и однобугорковым талонидом;

У - M_I без метаконида с однобугорковым талонидом (рис. I6).

Если разделить нижние хищнические зубы евроазиатских плиоплейстоценовых пахикрокут по морфотипам, то прослеживаются следующие закономерности в изменении преобладающего морфотипа во времени (табл. 3I).

Для P.pyrenaica из русциния Европы характерны I, II и III морфотипы. Эти признаки хорошо прослеживаются на одесской популяции гиен (42 экз.), где приблизительно для 20 особей характерны первый и второй морфотипы M_I, а для остальных особей - морфотип III, причем устанавливается ряд постепенных переходов от хорошо выраженного метаконида до практически полной его потери.

У P.perrieri из раннего виллафранка преобладает морфотип III, но встречаются экземпляры и с морфотипом II (хорошим примером служит фауна Этуэр).

Таблица 3I

Стадии развития зубов пахикрокут

Подразделения континентальной шкалы		Зональная шкала по млекопитающим	Виды пахикрокут	Морфотипы M_I
Бихарий		MQ 20-22	Pachycrocuta brevirostris	Преобладает морфотип У Встречается морфотип IУ
Виллафранк	верхний	MN-MQ . I8-I9		
	средний	MN I7	Pachycrocuta perrieri	Преобладает морфотип III
	нижний	MN I6		Встречаются морфотипы II,III
Русциний		MN I5	Pachycrocuta pyrenaica	Встречаются морфотипы I, II, III

Для P.perrieri среднего виллафранка характерен морфотип III. Примером для европейской популяции служат фауны Сен-Валье и Пуэбла де Вальверде, а для азиатской - куруксайская фауна Южного Таджикистана (все экземпляры P.perrieri без следов метаконида на M_I).

Поствиллафранкские находки P.perrieri единичны, что не позволяет проследить количественное соотношение различных морфотипов в одной популяции, но среди перьерских пахикрокут из позднего эоплейстоцена-раннего плейстоцена Европы еще встречаются экземпляры и с редуцированным - гиена из Мосбаха (Schütt, 1971) - и с более отчетливым - гиена из Петралоны (Kurten, Poulianos, 1977) - метаконидом на M_I.

Для P.brevirostris, которая появляется в раннем эоплейстоцене (позднем виллафранке) Евразии и существует до конца раннего плейстоцена, характерен морфотип У. Очень редко, только в азиатских популяциях, встречается морфотип IУ (Schütt, 1972, табл. 2). Примером могут служить европейские P.brevirostris, у которых отсутствует метаконид, а талонид однобугорковый, и азиатские P.brevirostris из эоплейстоцен-раннеплейстоценовых отложений Явы (морфотип У и IУ), индийские (морфотип У), китайские (морфотип У, редко IУ), среднеазиатские - пахикрокута из Лахути-2 (морфотип У).

Смена преобладающего морфотипа от более древних фаун к более молодым отражает процесс эволюционного развития зубной системы. Отмеченные выше изменения в соотношении морфотипов M_I у P.pyrenaica и в разновозрастных популяциях P.perrieri, по-видимому, можно рассматривать как последовательные этапы эволюционного развития пахикрокут в Евразии. Между морфотипами I, II и III, характерными для P.pyrenaica и P.perrieri и морфотипами IУ и У, характерными для P.brevirostris, не наблюдается взаимного перехода, т.е. первые две пахикрокуты, по-видимому, не имеют прямых филетических связей с P.brevirostris. Одновременное существование с начала эоплейстоцена P.perrieri и очень крупной и более специализированной P.brevirostris может быть объяснено только более поздней инвазией этой крупной гиены на евроазиатский континент. Так, например, К.Хауэлл и Г.Петтер высказывают мнение об африканском происхождении P.brevirostris и об ее эволюционных связях с P.bellax (Howell, Petter, 1980).

В конце эоплейстоцена и раннем плейстоцене количество перьерских гиен явно сокращается и доминирующей становится P.brevirostris. В конце раннего плейстоцена пахикрокуты вымирают.

Род Chasmaporthetes представляет конечную стадию в развитии эволюционной ветви гиен-охотников. Его происхождение связывают с раннеплиоценовыми представителями рода Lycyaena (Beaumont, 1967).

Хазмапортетесы появляются в русциниии и вымирают в конце виллафранка. Наиболее древние находки известны из Африки (Hendey, 1974) и Европы (местонахождения Дерменжи в Молдавии и Лайна в Испании). В Европе ранняя форма хазмапортетеса представлена видом Chasmaporthetes borissiaki (Khomenko) из местонахождения русциниийского возраста в Молдавии (Хоменко, 1932). C.borissiaki имеет маленькие размеры, первый нижний премоляр у нее присутствует. Виллафранкские представители рода значительно крупнее, следов P_I в нижней челюсти у них не наблюдается.

Виллафранк - это время расцвета и широкого расселения рода Chasmaporthetes. Его ареал охватывал Европу, Центральную и Среднюю Азию, Северную Америку, Восточную и Южную Африку. В Европе находки остатков Chasmaporthetes отмечаются

в местонахождениях Вилларойа, Пуэбла де Вальверде, Рокканейра, Сен-Валье, Вальдарно, Оливола (Viret,1954; Crusafont, Aquirre,1971; Kurten,Crusafont, 1977); в Азии - Куруксай, Береговая, Шамар; в Африке - в местонахождениях Штеркфонтен, Шварткранц, Лангебанвеr и в бассейне р. Омо (Howell, Petter, I976); в Америке - в местонахождениях Анита, Бланко, Сита-Каньон, Комози, Голета, Майнака и Рексрод (Kurten, Anderson, I980).

Анализ виллафранкских представителей рода показывает, что хазмапортетесы были морфологически довольно однородной группой. В настоящее время имеется очень мало критериев для разделения африканских, американских и евроазиатских Chasmaporthetes даже на отдельные виды. Некоторые исследователи считают, что все виллафранкские формы могут быть конспецифичны (Kurten,Anderson,I980).

Аналогов Chasmaporthetes нет в современной фауне. Судя по находкам черепа и посткраниального скелета, это были стройные, длинноногие гиены с относительно легким и вытянутым черепом. Верхние и нижние зубные ряды Chasmaporthetes не образуют характерного для костоядных гиен искривления при соединении передних премоляров и хищнических зубов. Они имеют довольно прогрессивные зубные характеристики - M^I сильно редуцирован, M_2 отсутствует, M_I без метаконида, с одним крупным и заостренным бугорком на талониде. Судя по морфологическим характеристикам, хазмапортетес был хорошим охотником, активным и подвижным хищником, что обеспечивало ему быстрое и широкое расселение; этим же, очевидно, объясняется и малая географическая изменчивость этой группы гиеновых.

Род Chasmaporthetes - единственный представитель семейства Hyaenidae, который проник в Новый Свет. Пути миграции млекопитающих в плио-плейстоцене лежали через Берингийский мост, где уже в плиоцене отмечается значительное похолодание. Поэтому можно предположить, что хазмапортетесы могли переносить довольно низкие температуры, и вымирание этой группы хищников в Евразии в конце виллафранка связано не столько с климатическими изменениями, сколько с общей перестройкой экологических группировок млекопитающих. Так, в эоплейстоцене и плейстоцене появляется группа крупных представителей семейства Canidae, по размерам не уступавших хазмапортетесам, очень прогрессивных в смысле организации охоты хищников. Их появление, по-видимому, явилось одной из причин вымирания гиен-охотников.

Семейство Felidae

Подсемейство Felinae. Виллафранк - время появления и становления современных родов кошачьих: рысей - род Lynx , гепардов - род Acinonyx и пантер - род Panthera.

Находки остатков представителей рода Lynx довольно часто встречаются в позднем плиоцене Евразии. Л.Верделин считает наиболее вероятным африканское происхождение рыси L.issiodorensis из виллафранка Европы. К.Хенди указал на присутствие рысеподобной кошки "Felis" aff. issiodorensis в плиоцене Африки (возраст отложений, из которых происходит эта находка, около 4 млн лет) (Hendey, I978). Л.Верделин подтвердил видовую идентичность европейской и африканской форм и посчитал находку L.issiodorensis в Африке самой древней из известных (Werdelin, I98I). Однако если принять во внимание тот факт, что ареал современной рыси никогда не захватывал африканский континент, а находка, упомянутая К.Хенди, является чуть ли не единственной ископаемой находкой Lynx в Африке, то предположение об африканском происхождении рысей кажется маловероятным. К

тому же в Европе появление L.issiodorensis отмечается в отложениях, близких по возрасту африканским. Так, во Франции L.issiodorensis определена в составе фаунистического комплекса в местонахождении Этуэр, а фауна Этуэр расположена под слоем вулканической пемзы с абсолютной датировкой 3,3 млн лет (Бут, 1972). Кроме того, L.issiodorensis присутствует в составе фаунистического комплекса Одесских катакомб, который по общему составу млекопитающих (в частности, хищников) несколько древнее фауны Этуэр. Остатки рысеподобных кошек в Европе отмечаются в фаунах русцинийского возраста, например Lynx cf.brevirostris в местонахождении Лайна и "Carakal" brevirostris в местонахождении Перпиньян. Правда, раннеплиоценовые рысеподобные кошки представлены весьма фрагментарным материалом, и их взаимоотношения с Lynx issiodorensis пока не ясны. Тем не менее очевиден тот факт, что в Европе Lynx issiodorensis появляется приблизительно на том же стратиграфическом уровне, что и в Африке, но находки этой формы в Европе гораздо многочисленнее. В позднем плиоцене рыси становятся наиболее часто встречаемым компонентом в фаунистических сообществах, причем это в равной степени наблюдается и в Европе и в Азии. В Америке Lynx issiodorensis также присутствует, но появляется только в конце плиоцена.

Данные об ископаемых рысях показывают, что основное ядро ареала позднеплиоценовых Lynx находилось в Евразии. Ареал Lynx issiodorensis в позднем плиоцене–раннем эоплейстоцене был очень широким. Находки ее остатков отмечаются в виллафранкских отложениях Франции (Виалет, Этуэр, Рокканейра, Пардин, Сен-Валье), Испании (Виллароя, Пуэбла де Вальверде), Италии (Виллафранка д'Асти, Оливола, Верхнее Вальдарно), Греции (Волакс), в среднеевропейских местонахождениях (Нойленген, Гренчану, Китланг), в Причерноморье на территории СССР (Одесские катакомбы,Ливенцовка, Квабеби), а также в Турции (местонахождение Гюльяци). Очень близкая Lynx issiodorensis форма описана в настоящей работе (местонахождение Куруксай), кроме того, имеется находка Lynx sp. из плиоценовых отложений в местонахождении Есекарткан в Казахстане (Тлеубердина, 1982).

Центральноазиатская позднеплиоцен–раннеэоплейстоценовая рысь Lynx shansius Teilhard по размерам и основным морфологическим характеристикам близка Lynx issiodorensis [1]. Находки ее остатков отмечаются в целой серии позднеплиоценовых местонахождений в Китае, а также в Забайкалье и Монголии (Teilhard, Leroy, 1945; Сотникова, 1978).

В конце позднего плиопена ископаемая рысь проникла в Северную Америку. Здесь описан новый подвид Lynx issiodorensis kurteni(Schultz,Martin,1972).Таким образом, крупная рысь была характерным элементом позднеплиопен–раннеэоплейстоценовой фауны Евразии, Северной Америки и Африки.

В настоящее время большинство исследователей рассматривают виллафранкских рысей Европы в рамках одного вида. Однако неоднократно делались попытки различать внутри вида L.issiodorensis отдельные группы, соответствующие определенным временным этапам. Единого мнения насчет таксономического ранга этих групп пока нет, но бесспорно, что такое разделение, основанное на изучении закономерностей изменения морфологических характеристик (преимущественно хищнических зубов) ископаемых рысей, отражает определенные эволюционные стадии развития этой

---

[1] Lynx shansius обычно рассматривают как отдельный вид рода Lynx. В настоящее время существует мнение, что азиатский вид L.shansius является лишь подвидом L.issiodorensis(Kurten, Werdelin, 1984).

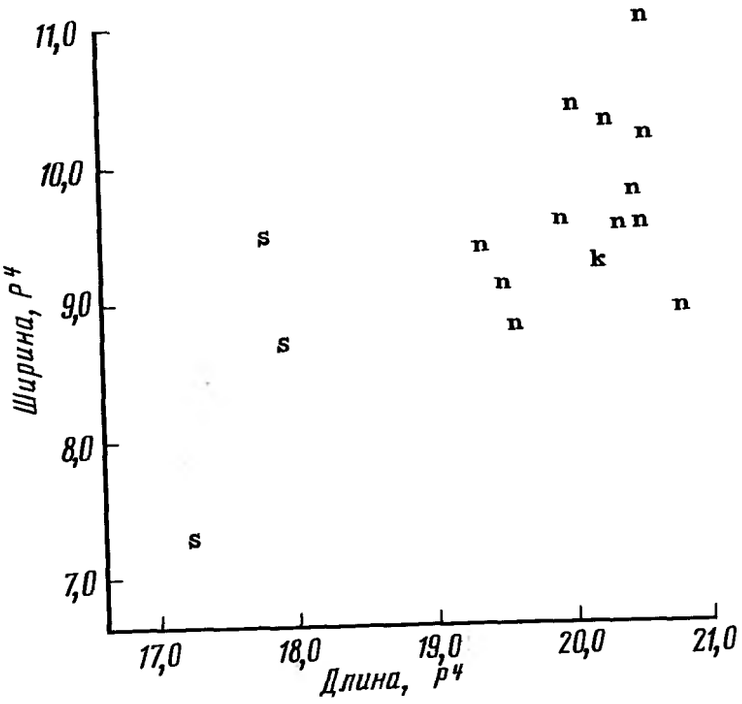
группы кошачьих в позднеплиоцен-эоплейстоценовое время. Так, например, Б.Куртен различает у L.issiodorensis три морфотипа M_I:A - M_I без талонида и метаконида, B - M_I с талонидом, но без метаконида и C - M_I с талонидом и метаконидом. Смена во времени преобладающего морфотипа M_I у L.issiodorensis отражает эволюционные изменения, происходящие в рамках одного вида (Kurten, 1963). Для ранневиллафранкских рысей характерен морфотип A, у средневиллафранкских рысей преобладает морфотип B, но встречаются экземпляры равно как с морфотипом A, так и C. Для рысей позднего виллафранка, так же как для современных L.lynx , характерен морфотип C для M_I.

По М.Бонифе, виллафранкские рыси Европы также делятся на три группы, но если первые две выделяются внутри вида L.issiodorensis то треться группа, по мнению автора, заслуживает самостоятельного видового названия (Bonifay, 1971). И действительно, по совокупности таких признаков, как размеры, длина диастемы, длина премоляров и степень развития метаконидно-талонидного комплекса на M_I, группа поздневиллафранкских европейских рысей отделяется от ранне- и средневиллафранкских рысей Европы и по этим же характеристикам приближается к группе плейстоценовых и современных Lynx lynx. Последняя точка зрения в настоящее время подтверждена исследованиями Л.Верделина(Werdelin, 1981). Детальный морфометрический анализ зубных характеристик позволил разделить виллафранкских европейских рысей на два подвида - L.issiodorensis issiodorensis Cr. et Job. L. issiodorensis valdarnensis Werdelin. Ранняя стадия развития вида L.i.issiodorensis соответствует раннему и среднему виллафранку. Рысь первой половины виллафранка была довольно крупным хищником, имела удлиненную форму черепа и телосложение обычного кошачьего типа - относительно удлиненное туловище и короткие лапы (Kurten, 1978).

С эоплейстоцена наблюдаются изменения морфологических характеристик ископаемых рысей. Они выразились в постепенном уменьшении размеров, сокращении длины черепной коробки, соответственно сокращении длины диастемы между клыком и премолярами, в увеличении длины M_I и расширении премоляров. Особенно важным, повидимому, является тот факт, что на рубеже плиоцена и эоплейстоцена наблюдается отчетливый сдвиг диапазона изменчивости в морфологии M_I и с позднего виллафранка у рысей преобладающим становится морфотип M_I с полным метаконидно-талонидным комплексом. Дальнейшие эволюционные изменения в развитии рода Lynx, приводящие к формированию рыси современного облика, на европейском материале прослеживаются от эоплейстоценовой L.issiodorensis valdarnensis через плейстоценовую L.pardina spelaea к современной Lynx lynx.

Плиоцен-эоплейстоценовые рыси Азии в настоящее время изучены меньше, чем европейские. Многочисленные находки Lynx происходят в основном из позднеплиоценовых отложений Центральной Азии. В настоящее время установлено, что L.shansius Teilhard из Забайкалья и Монголии по уровню эволюционного развития близка L.issiodorensis из раннего и среднего виллафранка Европы (Сотникова, 1979). Находки остатков рысей в эоплейстоцен-плейстоценовых отложениях Азии пока очень незначительны, поэтому сейчас трудно представить эволюционное развитие рода Lynx в Центральной Азии на таком уровне, как это сделано в Европе. Однако если принять во внимание отдельные находки остатков рысей в эоплейстоценовых отложениях Китая (рыси из местонахождений Нихэвань и № 18), то можно отметить, что для этих Lynx, как и для европейских, уже характерен морфотип M_I с полным метаконидно-талонидным комплексом. Опираясь на эти данные, можно предположить,

что направление и темпы эволюционного развития рода Lynx на западе и востоке евроазиатского континента, скорее всего, имели общую направленность. Эта точка зрения находит подтверждение и при анализе ископаемых рысей из Таджикистана (местонахождение Куруксай) и Казахстана (местонахождение Есекарткан). У куруксайской рыси, как показано при описании, уровень эволюционного развития основных зубных признаков соответствует рысям раннего-среднего виллафранка Европы (рис. I7). Казахстанская рысь, судя по описанию, практически не отличается от L.issiodorensis. Отсутствие метаконид-талонидного комплекса на M_I указывает на то, что Lynx из Есекарткана относится к наиболее ранним представителям этой группы хищников, что подтверждается и общим составом фаунистического комплекса в этом местонахождении.



Р и с .I7. Отношение длины P^4 к его ширине У Lynx issiodorensis (Wedelin, 1981). n – ранне- и средневиллафранкские формы; s – поздневиллафранкские формы; k – рысь из Куруксая

Развитие гепардов род Acinonyx в Евразии можно проследить с начала виллафранка. Более ранняя история этой группы хищников еще мало изучена. Обычно считалось, что гепарды происходят от азиатского миоценового рода Metailurus. Новые данные о гепардах Африки позволяют предположить, что развитие этой линии на самых ранних этапах было связано с африканским континентом, откуда гепарды в начале плиоцена распространились в Евразию (Leakey, 1976; Petter, Howell, 1976).

Самые ранние находки гепардов в Европе отмечаются на уровне 3 млн лет (фауна Этуэр), затем они встречаются на всех стратиграфических уровнях виллафранка. Остатки A.pardinensis найдены в местонахождениях Этуэр, Сен-Валье, Пардин, Виллафранка д'Асти, Вальдарно, Оливола, Вилларойа, Пуэбла де Вальверде.

Имеются данные о находках гепарда в раннеплейстоценовых отложениях Европы. Нижняя челюсть A.intermedius из местонахождения Хундсхейм по размерам меньше A pardinensis что дало основание Э.Тениусу считать его промежуточной формой между плиоценовыми и современными гепардами (Thenius, I953).

В Азии остатки ископаемых гепардов были известны из Индии и Китая. Sivafelis brachygnathus из пинджорской фауны Сиваликских холмов некоторые исследователи относят к роду Acinonyx а Ж.Вире считает, что различия между S.brachygnathus и китайскими ископаемыми формами даже укладываются в пределы видовой изменчивости гепардов (Viret, I954).

Позднеплиоценовые гепарды в Северном Китае описаны только по нижним челюстям и так же, как европейские формы, отнесены к одному виду. Acinonyx pleistocaenicus из Азии морфологически очень близок к A.pardinensis из виллафранка Европы, и только отсутствие сравнимого черепного материала пока не позволяет установить их таксомическую однозначность. С этой точки зрения очень интерес-

ны среднеазиатские находки гепардов, как бы связавшие европейский и центральноазиатский ареалы этих хищников.

Среди современных кошек подсемейства Felinae гепарды считаются одной из наиболее специализированных форм. Специализация связана с приспособлением к быстрому бегу и с особой функцией зубной системы, когда при смыкании верхний и нижний зубные ряды перекрываются так сильно, что зубной аппарат действует, как ножницы. Такое смыкание зубного аппарата обусловливает ряд морфологических особенностей, свойственных только гепардам, - редукцию верхних и нижних клыков, отсутствие протокона на P^4, узость и высоту премоляров.

Позднеплиоценовый гепард, в частности A.pardinensis, был крупнее современного и менее специализирован. У него, с одной стороны, уже отчетливо проявились основные черты специализации гепардов - удлиненные конечности, слабые клыки, слабое развитие протокона P^4; с другой стороны, в строении зубов он еще не приобрел всех характерных черт современных гепардов. Так, например, в морфологии зубов современных леопарда и гепарда установлено 26 различных характеристик. У A.pardinensis анализ по тем же параметрам дает следующую картину: 8 признаков, общих с гепардом, 2 - характерных для леопарда, 5 - переходных и 2 - неопределенных, т.е. позднеплиоценовый гепард по морфологическим признакам более близок к кошкам подсемейства Felinae s.l., чем современный A. jubatus (Petter, Howell, 1976).

В Европе гепарды вымирают в конце раннего плейстоцена. В Центральной Азии развитие рода Acinonyx можно проследить до конца голоцена. Крупный гепард A.pleistocaenicus в раннем плейстоцене замещается формой относительно меньших размеров, которая по степени развития зубного аппарата еще не достигает уровня специализации современного гепарда (гепарды из раннеплейстоценовой фауны Чжоукоутянь-I и -I3).

В позднем плейстоцене и голоцене на территории Центральной Азии существовал гепард, морфологически близкий к современному A.jubatus, но более крупных размеров.

Наиболее ранние находки представителей рода Panthera известны в Европе из позднего виллафранка (Hemmer, Schütt, 1969). Однако долгое время было распространено мнение, что стратиграфический диапазон существования этого рода значительно шире, поскольку происхождение крупных эоплейстоценовых пантер связывалось с плиоценовыми представителями подсемейства Felinae, такими, как "Panthera" cristata из сиваликской фауны Индии и "Panthera"paleoonoa из бланкской фауны Северной Америки. В настоящее время на основе детального морфометрического анализа зубных характеристик позднеплиоценовых крупных кошек доказано, что они принадлежат роду Dinofelis и эволюционно не связаны с пантерами. Х.Хеммер считает, что группа динофелисов, имевшая в плиопене голарктическое распространение, была впоследствии экологически замещена группой крупных кошек рода Panthera (Hemmer, 1973).

Новые данные, полученные в последние годы по плиоценовой фауне Африки (Howell, Petter, 1976), позволяют предположить, что происхождение рода связано с Африкой, где уже с начала виллафранка отмечаются находки крупных кошек рода Panthera, а в конце раннего виллафранка наблюдается большое разнообразие форм.

В Европе наиболее ранние находки крупной кошки Panthera gombaszoegensis известны с позднего виллафранка.

Род Panthera современными систематиками делится на два подрода: P.(Pan-

thera),куда включены львы, леопарды и ягуары, и P.(Tigris) куда относятся тигры. Изучение черепа гомбасцогской пантеры на примере материала из отложений верхнего виллафранка Италии (местонахождение Верхнее Вальдарно и Оливола) позволило проследить у нее на фоне смешанных характеристик всех крупных кошек, входящих в подрод Panthera, некоторое сходство с тиграми (в строении лобных костей). Преобладающими же оказались ягуаровые признаки, которые проявились в морфологии носовых и верхнечелюстных костей и в строении затылочной части черепа (Ficcarelli, Torre, 1967).

Детальный морфометрический анализ зубов ископаемых кошек позволил Х.Хеммеру установить, что основные зубные признаки P.gombaszoegensisрасполагаются в рамках изменчивости современных представителей подрода Panthera и показывают своеобразное сочетание львиных и ягуаровых характеристик (Hemmer, 1971, 1972).

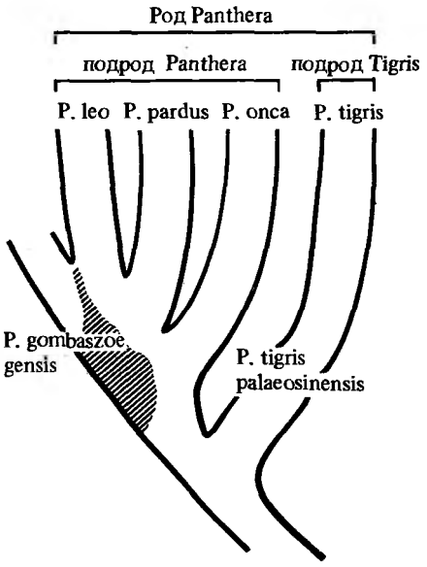
Как уже отмечалось выше, прямые предки ягуароподобной кошки не найдены, древний же геологический возраст находок этих пантер и своеобразное сочетание признаков всех современных крупных кошек позволяют, по-видимому, поставить гомбасцогскую пантеру вблизи основания филогенетической ветви рода Panthera (рис. 18).

В эоплейстоцене-раннем плейстоцене Европы гомбасцогская кошка была широко распространена (рис. 19). Находки ее остатков отмечаются в поздневиллафранкских местонахождениях Тегелен, Эрпфинген, Оливола, Верхнее Вальдарно, они также опредены в составе кромер-миндельских европейских фаун из местонахождений Гомбасцог, Вертешсоллош, Странска Скала, Мосбах, Ковересвард и др. (Hemmer, Schütt, 1969).

Во Франции остатки P.gombaszoegensisотмечаются в составе раннеплейстоценовой фауны пещеры Эскаль (=Jansofelis vaufrey Bonifay) и в местонахождении Шато (Bonifay, 1971; Argant, 1980).

Как и большинство хищников, ягуароподобные кошки в эоплейстоцене имели голарктическое распространение. Находки ископаемых ягуаров в Северной Америке известны с раннего ирвингтона (местонахождение Кёртис-Ранч). Фауна из этого местонахождения сопоставляется с поздневиллафранкскими фаунами Европы (Куртен, 1978). Ирвингтонские ягуары имели крупные размеры и более удлиненные по сравнению с современными кости конечностей. По всем морфологическим признакам они приближаются к европейскому ягуару P.gombaszoegensis и, по мнению Б.Куртена, могут быть конспецифичны (Kurten, 1976). Более ранних, доирвингтонских, находок крупных кошек, которые могли быть предками ягуаров в Америке, неизвестно.

Существует мнение, что эта группа хищников мигрировала в Северную Америку из Старого Света, но никаких данных о промежуточных находках ягуароподобных кошек из Восточной Европы и Северной Азии до настоящего времени известно не было. С этой точки зрения огромный интерес представляет материал по крупным кошкам с территории СССР, откуда из плейстоценовых отложений известны многочисленные остатки представителей рода Panthera (Громова,1932; Верещагин,1971). Изученный на территории СССР материал в основном происходит из позднеплейстоценовых отложений и принадлежит пещерной кошке P.spelaea, но имеются находки и из более древних отложений, например кости Panthera sp. из Колкотовой балки (стратотипа тираспольского фаунистического комплекса) и локтевая кость крупной кошки Panthera sp. из местонахождения Цимбал (таманский



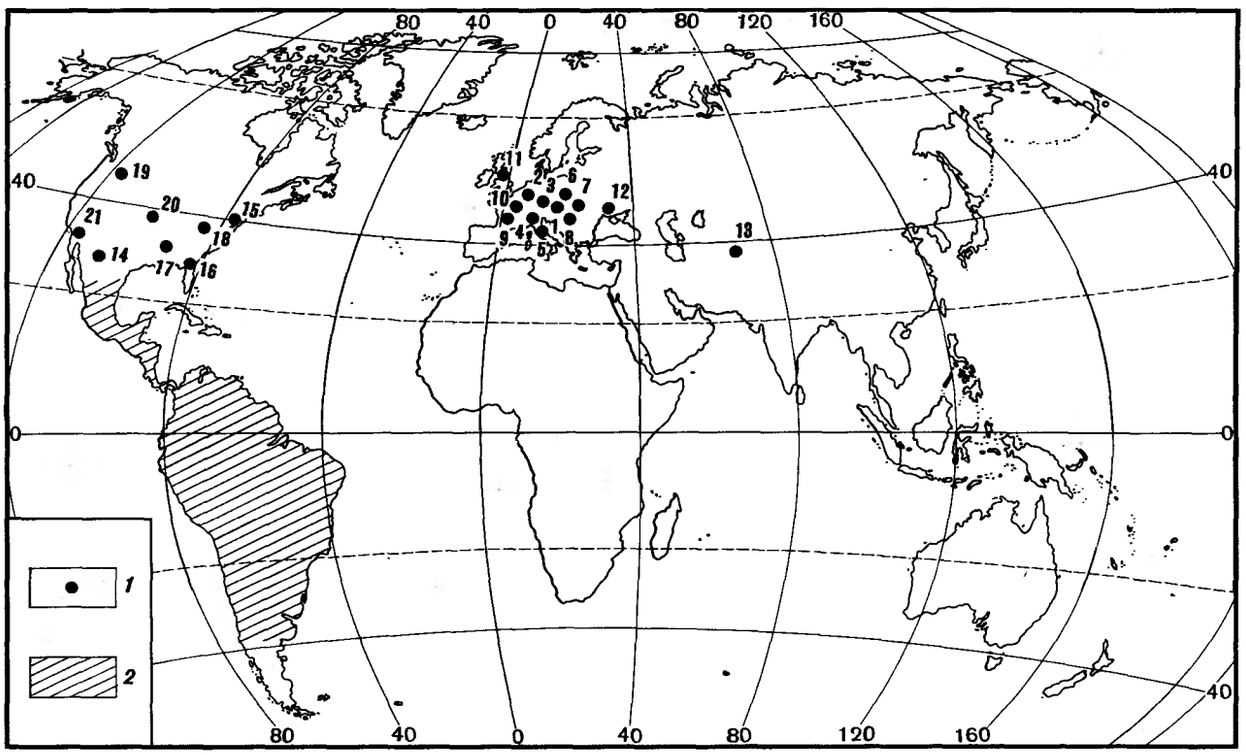
Р и с. I8. Положение Panthera gombaszoegensis в схеме филогении рода Panthera(Hemmer, I97I).

Р и с. I9. Распространение ископаемых и современных ягуаров

I Тегелен;2-Мосбах; 3 Эрпфинген; 4 Оливола; 5-Верхнее Вальдарно; 6-Странска Скала; 7-Гомбасцог; 8-Виллань; 9-Эскаль; I0-Шато; II-Вестбари; I2-Тамань; I3-Лахути-2; I4-Кёртис-Ранч; I5-Порт Кеннеди Кейв; I6-Колемен; I7-Конрад; I8-Камберленд Кейв; I9-Делайт; 20-Кордон; 2I-Ирвингтон

I - Эоплейстоцен-раннеплейстоценовые ягуары.

II - Современный ареал



фаунистический комплекс). Эти остатки, несомненно, заслуживают детального исследования. Так, последняя находка обнаруживает признаки ягуаров в очертаниях и пропорциях proc. olecranon, эти признаки отмечены Н.К.Верещагиным (I97I). Находки ягуароподобных кошек на территории СССР - пантера с ягуаровыми признаками в таманской фауне Восточной Европы и P. gombaszoegensis в Таджикистане - существенно дополнили наши представления о распространении этого хищника. Теперь стало очевидным, что его ареал простирался далеко на восток. Тем не менее вопрос о путях миграций этой группы хищников и о связях ягуароподобных кошек Америки и Евразии пока остается открытым. По-видимому, ключом к решению этой проблемы в дальнейшем может послужить материал из Северной Азии, откуда в последние годы получено много новых данных по хищникам (Сотникова, I978).Крупные кошки в этом материале представлены довольно фрагментарными остатками, которые пока не могут быть использованы для детального сравнения, но уже дают представление о большом разнообразии крупных представителей подсемейства Felinae в позднеплиоцен-плейстоценовое время в этом регионе.

Таким образом, начало эоплейстоцена в Северной Голарктике характеризуется появлением первых пантер, мигрировавших из Африки. Первые продставители рода Panthera обладали смешанными признаками всех крупных кошек, входящих в состав рода. Появляясь практически одновременно в Евразии и Северной Америке, эта группа хищников сразу же занимает ведущую роль в фаунистических комплексах эоплейстоцен-раннеплейстоценового времени, оттесняя на второй план более специализированных крупных кошачьих - гомотерия и мегантереона.

В эоплейстоцене Европы и, по-видимому, Азии присутствовала только одна крупная кошка - рода Panthera. В раннеплейстоценовых отложениях Европы, как правило, встречаются уже три формы крупных кошек: P.gombaszoegensis, P. leo fossilis и P.pardus.

В конце раннего плейстоцена ягуароподобная кошка в Евразии вымирает, по-видимому уступая место более прогрессивным формам плейстоценовых львов и леопардов.

Подсемейство Machairodontinae в фауне Куруксая и Лахути-2 представлено тремя родами: Megantereon, Homotherium и Hemimachairodus[1].

Кинжалозубый или незазубреннозубый мелкий махайродус - мегантереон и саблезубый или зазубреннозубый махайродус - гомотерий в виллафранкских фаунах Евразии встречаются, как правило, вместе. В куруксайской фауне Таджикистана впервые для территории СССР отмечается совместное присутствие этих двух махайродусов.

Гомотерий и мегантереон являются представителями двух основных ветвей в подсемействе Machairodontinae, которые начиная с миоцена развивались параллельно.

Данных об эволюционном развитии кинжалозубых махайродусов до появления в начале виллафранка рода Megantereon очень мало. П.Тейяр де Шарден рассматривал Machairodus maximiliani из отложений китайского "понта" как предковую форму для виллафранкских махайродусов (гомотерия и мегантереона) (Teilhard, Leroy, 1945). Эта точка зрения основывалась на своеобразных зубных признаках китайского мио-плиоценового махайродуса, который имел смешанные зубные характеристики зазубренно- и незазубреннозубых форм. Все зубы M.maximiliani, кроме верхних клыков, были лишены зазубрин, P^4 имел отчетливый протоконовый выступ (признаки кинжалозубых махайродусов), в то время как верхний клык был зазубрен с обеих сторон (признак, собственно, саблезубых махайродусов). Однако позже было установлено, что верхние клыки кинжалозубых махайродусов могли иметь зазубренность, особенно на самых ранних этапах развития этой группы подсемейства Machairodontinae. Верхние клыки с характерной мелкой зазубренностью с двух сторон имели махайродусы с относительно слабо выраженными признаками саблезубых кошек. У них отсутствовал подбородочный выступ или гребень на нижней челюсти, а премоляры и нижний клык были нормально развиты. Эти представители семейства Felinae были объединены в один род Paramachairodus (Pilgrim, 1931). Г.Бомон обратил внимание на большое сходство мегантереонов и смилодонов (род Smilodon) с миоценовыми парамахайродусами и высказал предположение, что последние могут рассматриваться в качестве предковой группы для позднеплиоцен-плейстоценовых кинжалозубых махайродусов (Beaumont, 1978).

---

[1] Hemimachairodus из местонахождения Куруксай (точка Лагерная) описан и обсужден в другой работе автора (Биостратиграфия..., 1988).

Первые находки парамахайродусов отмечаются в валлезии. В местонахождении Эппельсгейм Paramachairodus ogygia найден вместе с зазубреннозубым махайродусом Machairodus aphanistus. В раннем туролии P. ogygia замещается P.orientalis. В это время наблюдается расцвет и широкое расселение группы кинжалозубых махайродусов. Находки P.orientalis (=M.schlosseri) известны в Европе и Азии, в вместе с зазубреннозубым Machairodus giganteus отмечаются в Греции-Пикерми, на территории СССР в местонахождениях Тараклия, Чемишлия.

Между раннетуролийскими парамахайродусами и временем появления рода Megantereon существует хиатус, равный приблизительно 4 млн лет, для которого данные о развитии группы незазубреннозубых махайродусов отсутствуют.

Мегантереоны, как и парамахайродусы, имели сравнительно небольшие размеры, массивную голову и мощный приземистый скелет. Бо́льшая по сравнению с парамахайродусами специализация мегантереонов выразилась в удлинении и утоньшении верхних клыков, в полной потере зазубрин на них, в заметной редукции премоляров. В нижней челюсти клыки уменьшаются и становятся более резцоподобными, на четвертом премоляре количество задних бугорков сокращается, на челюсти формируется небольшой подбородочный отросток.

Наиболее древняя находка мегантереона в Европе отмечалась до сих пор в составе фаунистического комплекса Этуэр во Франции. Однако сейчас остатки мегантереона(Megantereon sp.) впервые определены автором в составе фаунистического комплекса Одесских катакомб. Фауна Одесских катакомб рассматривается нами как предшествующая фаунистическому комплексу Этуэр. Малая степень редукции P_3 отличает одесского мегантереона от виллафранкских форм. Этот признак в развитии линии кинжалозубых махайродусов рассматривается как примитивный. Таким образом, род Megantereon в Европе, по-видимому, появляется в самом конце русциния, а затем в раннем виллафранке широко расселяется. Верхний предел стратиграфического распространения рода в Европе ограничивается концом виллафранка. Находки остатков мегантереона встречены во многих европейских местонахождениях.

В настоящее время все находки мегантереонов из европейского виллафранка большинством исследователей относятся к одному виду M.megantereon. К этому же виду отнесены и мегантереоны с территории азиатского обрамления Средиземного моря и Средней Азии. Примером могут служить мегантереон из виллафранкских отложений Израиля - местонахождение Убейдия (Tobien, 1981) и мегантереон из Куруксая.

В Центральной Азии наиболее ранние находки остатков мегантереона известны из района Юше в провинции Шанси (Teilhard,Leroy, 1945). Весь комплекс сопутствующей фауны, найденной в этом районе в позднеплиоценовых красноцветных отложениях, указывает на ранневиллафранкский возраст фауны Юше. Центральноазиатский вид Megantereon nichowanensis(Teilhard et Piveteau) описан по материалу из местонахождения Нихэвань (Teilhard, Piveteau, 1930). Ж.Вире свел этот вид в синонимику европейского вида M.megantereon, посчитав увиденные им отличия в зубных признаках европейского и азиатского махайродусов несущественными (Viret, 1954). Однако M.nichowanensis из Юше (Joung,1935; Teilhard,Leroy, 1945) , которого Ж. Вире не принял во внимание, характеризуется теми же морфологическими признаками, что и мегантереон из Нихэвани (в отличие от европейского вида он имел более мощные верхние клыки, P^3, расположенный под углом

к P^4, и более сильно редуцированный P_3). Из-за отсутствия серийного материала таксономический ранг этих отличий окончательно не установлен, но они имеются и поэтому пока, по-видимому, целесообразно сохранить за центрально-азиатскими формами видовое название M.nichowanensis.

Стратиграфический диапазон M.nichowanensis в Центральной Азии - поздний плиоцен-ранний эоплейстоцен (виллафранк). В раннем плейстоцене на этой территории еще существовал род Megantereon свидетельством тому служат находки M.inexpectatus в местонахождении Чжоукоутянь-I (Teilhard, 1939). Таким образом, верхний предел распространения этого рода в Центральной Азии ограничивается ранним плейстоценом.

В Индии находки махайродусов многочисленны, но очень фрагментарны. Г.Пилгрим упоминает из сиваликской серии отложений три вида мегантереонов (Pilgrim, 1933). Megantereon praecox из миоценовых (зона нагри) отложений этой серии по всем морфологическим характеристикам близок китайским формам рода Machairodus (Ficcarelli, 1979).

Большая часть остатков из пинджорских отложений Индии, как показали результаты недавней ревизии материалов, принадлежит одному виду Megantereon falconeri. Эта форма характеризуется высокой степенью редукции P_3 и близка к мегантереону из позднего виллафранка Европы (Petter, Howell, 1982).

Находки остатков мегантереона отмечаются также в слоях джетис (виллафранк) на о-ве Ява. По форме и размерам клыка он близок M.nichowanensis из позднего плиоцена Китая (Koenigswald, 1974).

Кинжалозубые махайродусы в последние годы найдены также в нескольких местонахождениях Южной и Восточной Африки, но пока еще очень мало изучены. M.eurynodon имел широкие верхние клыки и сильно редуцированный нижний P_3. Эти признаки больше сближают африканскую форму с азиатскими мегантереонами из Индии и Китая, чем с европейскими. Находки мегантереона известны на юге Африки из виллафранкских отложений местонахождения Кромдрай, на востоке - в отложениях формации Коби Фора в районе оз.Рудольф и в отложениях формации Шунгура в бассейне р. Омо (Ewer , 1955; Leakey, 1976; Howell, Petter , 1976).

Стратиграфический диапазон рода в Африке - от раннего макапания до корнелия, что соответствует интервалу от раннего виллафранка до среднего плейстоцена (Hendey, 1974). В бассейне Омо абсолютный возраст слоев с остатками мегантереона оценивается в 3 млн. лет, т.е. можно считать, что в Африке и Евразии эта группа кошачьих появляется практически одновременно.

В Северной Америке находки мегантереонов упоминаются в местонахождениях Хагермен, Бродуотер, Рексрод, Санта-Фе-Рива, Хейл XVA (Kurten, Anderson, 1980). Отмечается большое морфологическое сходство американского Megantereon hesperus и европейского M.megantereon (Schultz, Martin, 1970). До сих пор считалось, что этот род в Америке появляется в то же время, что в Евразии и Африке, поскольку возраст отложений американских местонахождений с остатками мегантереонов укладывается по абсолютной шкале от 3,3 до 2,0 млн лет (Куртен, 1978).

Однако данные, опубликованные недавно, несколько изменили наши представления о стратиграфическом диапазоне этого рода. Из отложений позднего хемфилла Флориды (США) описан M.hesperus, который по степени развития P_3 и клыка определяется как более примитивный, чем виллафранкский мегантереон Старого Света (Berta, Galiano , 1983). Б.Куртен (1978) сопоставляет поздний хемфилл с чар-

нотием Европы, т.е. если эти корреляции верны, то мегантереон в Северной Америке появляется немного раньше, чем в Африке, и практически одновременно с европейским (мегантереон из Одесских катакомб).

Виллафранкские мегантереоны Евразии, Африки, Америки образуют довольно однородную группу. Отличия, на которых основывается разделение европейского, центральноазиатского, африканского и американского видов, очень незначительны. Б.Куртен отметил, что в течение виллафранка европейские мегантереоны увеличиваются в размерах (Kurten 1968;Kurten,Grusafont, 1977). По размерам и степени развития верхнего клыка среди европейских мегантереонов выделяются эволюционно более поздние (поздневиллафранкские) и более ранние(ранне-средневиллафранкские) формы. К последней группе принадлежит и мегантереон из Куруксая. Стадия эволюционного развития последнего соответствует мегантереону из средневиллафранкских фаун Европы (Сен-Валье и Пуэбла де Вальверде).

В фаунистических комплексах позднего виллафранка находок остатков мегантереонов становится меньше. В конце виллафранка эти хищники вымирают на большей части евроазиатского ареала. Однако имеются данные о присутствии остатков мегантереона в раннеплейстоценовых отложениях Северного Китая. Отсюда описан крупный хищник - Megantereon inexpectatus(Teilhard, 1939). По-видимому, позднеплиоценовый центральноазиатский вид M.nichowanensis эволюционно замещается более крупной формой M.inexpectatus(Teilhard,Leroy, 1945). Таким образом, увеличение в размерах, отмеченное Куртеном для мегантереонов европейского виллафранка, на азиатском материале прослеживается до конца раннего плейстоцена. В конце раннего плейстоцена эти махайродусы вымирают в Евразии.

В Америке кинжалозубые махайродусы доживают до голоцена. Плейстоценовый этап развития этой ветви махайродонтин представлен в Америке родом Smilodon. S.gracilis из ирвингтонских отложений Северной Америки считается связующим звеном между мегантереонами и более поздними смилодонами, поскольку в морфологии его зубов прослеживаются смешанные признаки мегантереонов и смилодонов. Так, подбородочный выступ у него уже заметно редуцирован; но клыки еще не несут следов вторичной зазубренности, что является важной характеристикой более поздних смилодонов Америки. Поздние смилодоны были очень специализированными хищниками. Они имели крупные размеры, длинные мощные зазубренные клыки. Смилодоны, по-видимому, доживают в Америке до голоцена. Эти хищники существовали параллельно с пещерной кошкой и были очень распространены (находки известны более чем из 40 местонахождений) в ранчолабрейское время (Kurten,Anderson, 1980).

Зазубреннозубые махайродусы - род Machairodus - появляются в позднем миоцене. Стратиграфический диапазон существования рода велик - с позднего миоцена до начала позднего плиоцена. В позднем плиоцене он замещается, по-видимому, эволюционно родом Homotherium.

Анализ черепов позднеплиоценового гомотерия из местонахождения Куруксай и черепа Machairodus giganteus tarakliensis Riabinin из позднего миоцена Молдавии показал, что в общих чертах изменения у гомотерия по отношению к махайродусу выразились в удлинении верхних клыков, в усилении затылочной части черепа благодаря мощному развитию гребней и увеличению скульптированности затылочной области, в удлинении и усилении мастоидных и парокципитальных отростков черепа, в выдвижении вперед и опускании сочленовного отростка, сокращении длины зубного ряда за счет редукции премоляров и верхнего моляра, в по-

степенном расширении и укорачивании лицевой части черепа. В нижней челюсти наблюдается повышение уровня резцового ряда относительно щечных зубов, редукция нижнего клыка и смыкание его с резцовым рядом, расширение резцового отдела черепа и разворот резцового ряда (в мандибуле вместе с нижним клыком) в дугу. Отмечается также увеличение подбородочного гребня и выступа, уменьшение высоты короноидного отростка. В хищнических зубах наблюдается отчетливая тенденция к усовершенствованию режущих функций - M_I упрощается, теряя талонид, P^4 становится тонким, лезвиеобразным за счет потери внутреннего выступа (протокона).

В истории зазубреннозубых махайродусов Европы прослеживается несколько последовательных этапов, но их границы и систематический статус изменений, сопровождающих каждый этап, установлены пока весьма предположительно (Beaumont, 1978).

Находки наиболее примитивных, сходных с псевдолурусами махайродусов отмечаются в составе фаун, которые рассматриваются как переходные от астарация к валлезию (Kurten, 1976; Schmidt-Kittler, 1976). У ранних махайродусов хищнический зуб M_I еще имел хорошо развитый метаконидно-талонидный комплекс, подбородочный отросток и гребень отсутствовали. Подобную форму из формации Беглия (Тунис) Б.Куртен отнес к роду Machairodus (M.robinsoni Kurten) а Н.Шмидт-Китлер выделил в отдельный род Miomachairodus (M.pseudailuroides Schmidt-Kittler, Турция, местонахождение Ени Эскихисар).

В валлезии появляются более прогрессивные формы махайродусов. Так, у Machairodus aphanistus, наиболее характерного представителя валлезийской группы зазубреннозубых кошек, отмечается еще довольно слабое развитие резцового ряда, отсутствие подбородочного выступа или гребня на мандибуле, совсем не редуцированные премоляры с хорошо развитыми дополнительными бугорками и нижний M_I с метаконидно-талонидным комплексом. В то же время у M.aphanistus наблюдается уже тенденция к все большей специализации - верхние клыки удлиняются, метаконид и талонид на M_I так же, как и протоконовый выступ на P^4, становятся менее отчетливыми, на нижней челюсти увеличивается углубление для верхнего клыка.

Еще в большей степени специализация выражена у раннетуролийских махайродусов. У наиболее характерного представителя этой группы зазубреннозубых кошек - Machairodus giganteus - преобладает морфотип M_I без метаконидно-талонидного комплекса и P^4 с редуцированным протоконовым выступом.

Сразу после стратиграфического уровня Пикерми (ранний туролий) находки махайродусов в Европе становятся довольно редкими. Позднетуролийские формы Европы из-за бедности находок изучены пока недостаточно, и их пока нельзя отделить от предшествующей группы саблезубых кошек.

Русцинийских находок саблезубых кошек в Европе очень мало. В качестве примера можно привести только несколько ископаемых костей Machairodus sp. из Монпелье и обломки зубов из Венже.

В плиоцене Азии (Китай), наоборот, можно отметить несколько форм с более прогрессивной зубной специализацией. К сожалению, точный стратиграфический уровень предвиллафранкских находок в Китае или не установлен (для Machairodus horribilis), или установлен весьма предположительно (для Machairodus tingii). У M.horribilis впервые для рода Machairodus отмечается отчетливая ре-

дукция четвертого премоляра, и этот признак, несомненно, служит показателем дальнейшей специализации махайродусов в направлении к роду Homotherium.

У M.tingii премоляры редуцированы меньше, чем у M.horribilis, но резцы уже расположены так же, как у гомотерия, в виде дуги и загнуты внутрь (Chang, 1957, табл. III, фиг.1-4).

Отмеченные выше особенности раннеплиоценовых махайродусов Китая показывают, что M.tingii и M.horribilis из всех известных зазубреннозубых махайродусов наиболее близки гомотериям и могут предположительно рассматриваться как наиболее вероятные предковые формы рода Homotherium.

Гомотерий появляется на границе русциния и виллафранка и сразу же становится очень широко распространенной формой. Это уже сформировавшийся высокоспециализированный хищник, который имел довольно крупные размеры, более длинные и стройные по сравнению с мегантереоном конечности, верхние клыки гомотериев были изогнуты наподобие сабли и зазубрены с двух сторон. Характерным признаком гомотериев является сильная редукция премоляров, Третьи премоляры этих хищников (особенно нижний P_3) практически перестают функционировать, поэтому P^3_3 у всех известных экземпляров почти не затронуты стиранием, размеры и количество дополнительных бугорков на P_3 сильно варьируют, часто этот зуб не имеет постоянного места в мандибуле, а иногда его альвеола зарастает. Тем не менее в большинстве случаев P^3_3 у гомотерия - это маленькие, однокоренные и одновершинные зубы, которые расположены близко к P^4_4 и не отделены от них диастемой. По-видимому, у самых древних представителей рода Homotherium следовало бы ожидать меньшей редукции премоляров, чем у более поздних форм. Однако, как показал анализ материала, этот признак у гомотериев в целом прослеживается, но имеет достаточно высокую степень изменчивости. Так, например, наиболее ранний гомотерий из фаунистического комплекса Одесских катакомб характеризуется относительно малой редукцией P_3. У гомотериев из виллафранкских отложений Евразии степень редукции P_3 гораздо выше, но даже среди позневиллафранкских форм встречаются экземпляры с относительно мало редуцированным P_3.

Верхний хищнический зуб гомотерия достигает крайней степени специализации. Он представляет собой узкое тонкое лезвие, состоящее из трех-четырех бугорков, расположенных на одной оси. Внутренний выступ (протокон) на P^4 редуцирован, протоконовый корень, как правило, срастается с основным корнем P^4. Препарастиль практически редуцирован. У гомотериев первой половины виллафранка чаще встречается морфотип P^4 со слабым препарастилем, для поздневиллафранкских гомотериев более характерен морфотип без препарастиля.

В виллафранке Европы отмечается присутствие двух видов гомотерия. Крупный, с длинными верхними клыками гомотерий(H.nestianus Fabrini)известен из двух местонахождений - Верхнее Вальдарно в Италии и Рокканейра во Франции. Форма меньших размеров (H.crenatidens) встречена во многих местонахождениях Европы. На территории СССР находки гомотерия отмечены в фауне Одесских катакомб и в хапровской фауне Приазовья (Алексеев, 1945; Байгушева, 1971).

В западном секторе Азии близкий по размерам к H.crenatidens,но имеющий очень мощные и длинные клыки гомотерий (H.davitasvilli) описан из акчагыльских отложений Грузии (Векуа, 1972), присутствие гомотерия, сходного с H.crenatidens, отмечается также в виллафранке Турции (местонахождение Гюльяци)(Зиккенберг, Тобиен, 1977).

В Индии из отложений сиваликской серии Г.Пилгрим упоминал только находки мегантереонов (Pilgrim,1932). Современные исследователи показали, что, как и во всех евроазиатских местонахождениях фауны виллафранкского возраста, в Индии присутствуют мегантереон - M.falconeri (Petter,Howell, 1982) и гомотерий - H.palaeindicus(Bonis, 1976). Сравнение индийского гомотерия с евроазиатскими формами затруднено из-за фрагментарности индийских находок.

В Центральной Азии остатки гомотерия, сходного с европейским H.crenatidens, известны из местонахождения Нихэвань (Teilhard, Piveteau, 1930), обломок зазубренного клыка, принадлежащего, очевидно, гомотерию, известен из местонахождения I2 (Teilhard, 1938). Фаунистические комплексы из местонахождений I2 и Нихэвань, коррелируются соответственно с ранне- и поздневиллафранкскими фаунами Европы (Kurten, 1963a).

На о-ве Ява в отложениях стадии джетис (виллафранк) отмечаются находки гомотерия, близкого гомотериям из Китая (Koenigswald, 1974).

Распространение рода Homotherium в Африке устанавливается благодаря находкам на юге Африки и на востоке в бассейне р.Омо и в районе оз. Рудольф (Hendey 1974; Leakey, 1976; Howell, Petter, 1976). Из африканских находок лучше всего изучен H.problematicus из местонахождения Макапансгат на юге Африки. Этот гомотерий характеризуется крупными размерами и относительно малой редукцией нижнего третьего премоляра. Размеры его верхнего клыка и хищнического зуба превосходят размеры всех известных представителей рода (Collings, 1972). Близкая форма найдена в отложениях формаций Коби Фора и Куби Алги в районе оз. Рудольф (Leakey, 1976). Возраст отложений в точке Макапансгат по абсолютным датировкам 2,75 млн лет, в бассейне Омо возраст формаций Усно и Шунгура, откуда известны находки гомотерия, определяется от 3,3 до 2,4 млн лет (Coppens, Howell, 1979). Возраст формации Коби Фора по абсолютным датировкам определяется в пределах I,8-2,0 млн лет. Формация Куби Алги древнее, ее возраст определяется в пределах 3,5-4,5 млн.лет, т.е. в Африке гомотерий появляется приблизительно в то же время, что и в Европе.

Находки остатков поствиллафранкских гомотериев хорошо известны в Европе и Центральной Азии (Китай). Среди европейских поздних гомотериев различают два вида - H.latidens (он отличается небольшими размерами и укороченным верхним клыком) и H.moravicum, который морфологически довольно близок виллафранкскому H.crenatidens, но известен везде по очень фрагментарным остаткам, и его связь с H.crenatidens точно не выявлена.

В Китае из местонахождений раннеплейстоценовой фауны Чжоукоутянь I,9 и I3 описаны остатки некрупного гомотерия H.ultimus с сильно редуцированными третьими премолярами и относительно коротким клыком (Pei, 1934; Teilhard, 1939).

Иногда H.latidens и H.ultimus объединяют с плейстоценовыми американскими зазубреннозубыми махайродусами - динобастисами (род Dinobastis) (Churcher, 1965; Bonis. 1976). Ч.Чарчер обратил внимание на сходство, в основном по зубным характеристикам, D.serus из плейстоценовых отложений Северной Америки с евроазиатским гомотерием, в частности с H.ultimus, и посчитал род Dinobastis синонимом рода Homotherium. Л.Бонис также объединил поздних гомотериев Евразии (H.latidens и H.ultimus) с американскими динобастисами, но включил евроазиатские формы в род Dinobastis. Однако при детальном рассмотрении американские динобастисы оказались в гораздо меньшей степени специализированными хищниками. Интерпретируя исследование черепа динобастиса, проведенное Ч.Чарчером,

и сравнивая этого хищника с евроазиатскими гомотериями, можно отметить, что основные отличия у них наблюдаются в затылочной области черепа. Мастоидные отростки у динобастисов развиты в меньшей степени и не опускаются так низко, как у гомотерия. Сочленовный отросток сохраняет нормальные пропорции, и его суставная поверхность не опускается до уровня щечных зубов, как у гомотерия. Сочленовный отросток едва достигает уровня верхнего края наружного слухового отверстия. Верхний клык у динобастиса короткий и имеет иной угол наклона к губной плоскости, нижний клык слабо редуцирован и не сомкнут с резцовым рядом. Все эти характеристики не только не позволяют отождествлять гомотериев и динобастисов, но и, по-видимому, исключают предположение о последовательной связи между евроазиатским родом Homotherium и американским родом Dinobastis.

На территории СССР находки поздних гомотериев отмечаются в Южном Таджикистане - Лахути-2, в Забайкалье, в местонахождениях Кижинга-Кудун и Засухино (Ербаева и др., 1977; Вангенгейм, Сотникова, 1981), на Северо-Востоке СССР в бассейне р. Адыча (Сотникова,1978). К сожалению, весь материал по азиатским поздним гомотериям с территории СССР весьма фрагментарен и представлен в основном остатками посткраниального скелета, поэтому сопоставление этих форм с европейскими и центральноазиатскими затруднено. В общих чертах это был гомотерий небольших размеров, особенно мелкая форма отмечается на севере Азии.

Таким образом, гомотерий в Евразии доживает до конца раннего плейстоцена, но его ареал резко сокращается на юге (находки поздних гомотериев не известны в Африке, Индии, Передней Азии, их очень мало в Средиземноморье) и захватывает более северные районы Евразии, вплоть до бассейна р. Колымы на севере Азии.

В конце раннего плейстоцена зазубреннозубые махайродусы вымирают в Евразии, уступая место более прогрессивной и многообразной группе крупных кошек рода Panthera.

Глава У

СОПОСТАВЛЕНИЕ ФАУНЫ ЮЖНОГО ТАДЖИКИСТАНА (КУРУКСАЙ И ЛАХУТИ-2) С ПОЗДНЕПЛИОЦЕН-РАННЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМИ ФАУНАМИ ЕВРАЗИИ ПО ХИЩНЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ

Изучение эволюционных изменений в отдельных группах млекопитающих, выяснение стратиграфических интервалов существования родов и видов Carnivora и уточнение их ареалов дало возможность проследить закономерности последовательной смены плиоцен-раннеплейстоценовых комплексов хищных млекопитающих и определить место изученных ассоциаций хищников из Куруксая и Лахути-2 в исторической последовательности развития фаунистических группировок Евразии. За основу сравнительного анализа взяты фауны с богатым составом хищников, хорошо изученные по другим группам млекопитающих и имеющие четкое стратиграфическое положение.

Географическое положение фауны Южного Таджикистана, находящейся на стыке разных палеозоогеографических подобластей, определило своеобразный состав хищных млекопитающих. Как показал анализ куруксайской фауны, в ее составе в первую очередь присутствуют формы, характерные для фаунистических сообществ Средиземноморской палеозоогеографической подобласти. Роль центрально- и южноазиатских элементов в этом сообществе была подчиненной, поэтому сопоставление виллафранкской фауны Южного Таджикистана в основном проводилось с хорошо изученными фаунистическими группировками западной части Палеарктики.

Фауна Лахути-2 принадлежит иному фаунистическому этапу. В составе ассоциации хищных млекопитающих из местонахождения Лахути-2 преобладают элементы, составляющие основу раннеплейстоценового комплекса млекопитающих Европейско-Сибирской палеозоогеографической подобласти. Хорошая изученность этого этапа развития хищных млекопитающих позволила провести сравнительный анализ лахутинской фауны по всей Северной Палеарктике.

Раннеплиоценовый комплекс хищников (ранний-начало позднего русциния, зона MN I4 и начало MN I5) наиболее полно охарактеризован в местонахождениях Монпелье и Перпиньян. По составу форм этот комплекс существенно отличается от виллафранкских хищных Евразии и соответственно от куруксайской ассоциации хищников Южного Таджикистана (табл. 32).

Предвиллафранкский комплекс хищников (конец позднего русциния, зона MN I5) наиболее полно представлен в местонахождениях Лайна (Испания) и Одесские катакомбы (СССР). Костеносные горизонты в этих местонахождениях приурочены к заполнениям карстовых пустот, поэтому выводы относительно возраста костеносных отложений можно делать исключительно по составу фауны.

Таблица 32

Стратиграфическое распространение хищных млекопитающих

Основные роды и виды Carnivora	Плиоцен				Эоплейстоцен															
	Русциний				Виллафранк ранний						Виллафранк средний					Виллафранк поздний				
	MN I4		MN I5		MN I6						MN I7					MN-MQ I8-I9				
	Монпелье	Перпиньян	Лайна	Одесские катакомбы	Этуэр	Квабеби	Виллафранка д'Асти	Виалетт	Вилларойа	Гюльши	Пардин	Сен-Вальье	Пуэбла де Вальверде	Курукслай	Гренчану	Оливола	Верхнее Вальдарно	Сенез	Нойленген	Эрдфинген
Machairodus sp.	+	+																		
Metailurus christoli	+																			
Plesioqulo monspessulanus	+																			
Lutra affinis	+																			
Pristiphoca occitana	+																			
Parameles gennevauxi	+																			
Viverra pepratxi	aff.	+					cf.													
Agriotherium insignis	+			sp.																
Ursus ruscinensis	+	+	+																	
Caracal brevirostris		+																		
Canis michauxi		+																		
Nyctereutes donnezani		+	+																	
Pachycrocuta pyrenaica		+	+	+																
Lynx sp.			+	+																
Chasmaporthetes lunensis			+	sp.	+		+		+	+	+	+	+	+		+		+	+	cf.
Vulpes praecorsac				+																
Vulpes odessana				+						+										

Parameles ferus				+																					
Homotherium sp.				+																					
Megantereon sp.				+																					
Ursus minimus				+	+	+	+	gr.	gr.																
Baranogale antiqua					+								+												
Enchydrictis ardea					+				+				+						+						
Aonyx bravardi					+								+												
Nyctereutes megamastoides					+	+			+		+		+	+	+	+	+					+	+		
Pachycrocuta perrieri					+			+	+	+	+?		+	+	+	+	+	+			+		+		
Homotherium crenatidens					+	sp.	+	+	+	sp.			+		+		+	+	+	+		cf.			
Acinonyx pardinensis					+		+	+	+				+	+	cf.				+						
Lynx issiodorensis (ранняя форма)					+	+	+	+	+		+		+	+	gr.	+									
Megantereon megantereon (ранняя форма)					+			+	+				+	+	+	+									
Vulpes alopecoides					+?				+	cf.			+	+								+?	gr.		
Ursus etruscus											+		+	+	cf.	+	+	+	+						
Viretailurus schaubi													+	+											
Meles thorali													+			sp.									
Canis falconeri														+				+							
Canis kuruksaensis															+										
Canis (gr lepophagus-arnensis															+			+				gr.			
Canis etruscus																	+	+							+
Lynx issiodorensis (поздняя форма)																	+	+				cf.			
Megantereon megantereon (поздняя форма)																+	+	+	+						
Panthera gombaszoegensis																	+	+							+
Pachycrocuta brevirostris																	+	+							

Хищные млекопитающие в местонахождении Лайна представлены следующими формами: Nyctereutes donnezani,Ursus ruscinensis, Pachycrocuta pyrenaica,Chasmaporthetes lunensis,Lynx.sp.(форма, сходная с "Caracal" brevirostris).

Возраст фаунистического комплекса Лайна определяется как конец раннего плиоцена (или конец русциния) по присутствию Mimomys stehlini. Фаунистический комплекс Лайны помещается в верхи зоны MN 15 (Méon et al.,1979;Soria,Aguirre, 1976).

Анализ состава комплекса хищных млекопитающих позволяет отметить, что енотовидная собака и медведь характеризуются более примитивными признаками по сравнению с виллафранкскими N.megamastoides и U.minimus. Пахикрокута находится на эволюционной ступени, предшествующей виллафранкской Pachycrocuta perrieri. Рысеподобная кошка имеет также более примитивные характеристики по сравнению с виллафранкской L.issiodorensis. И только хазмапортетес представлен формой, не отличимой от виллафранкского вида.

По составу форм хищников фауна Лайны близка комплексу млекопитающих из Одесских катакомб. До сих пор нет единого мнения относительно возраста одесской фауны. Л.И.Алексеева (1977) включает ее в состав молдавского фаунистического комплекса. Иногда ее сопоставляют с фауной Хапров. В одной из последних работ по корреляции фаун Х.Тобиен интерпретирует ее возраст как чарнотий (Tobien, 1981).

Хищных млекопитающих из Одесских катакомб изучали А.К.Алексеев (1945), А.Д.Рощин (1948, 1956), И.А.Одинцов (1965, 1967), И.Я.Яцко (1956). Ниже приводится список хищных млекопитающих из этого местонахождения: слева - по данным указанных выше авторов, справа - ревизованный автором (по некоторым группам - Machairodontinae,Hyaenidae) состав хищников с учетом современной таксономии.

Таблица 33

Хищные млекопитающие из Одесских катакомб

Canis peteny	?Nyctereutes sp.
Vulpes corsac praecorsac	Vulpes praecorsac
Vulpes odessana	Vulpes odessana
Putorius sp.	Mustela (Putorius) sp.
Parameles ferus	Parameles ferus
Ursus arvernensis	Ursus ex.gr.ruscinensis - minimus
Hyaenarctos sp.	Agriotherium sp.
Hyaena sivalensis	Pachycrocuta pyrenaica
Hyaenidae gen.	Chasmaporthetes cf.lunensis
Lynx sp.	Lynx cf.issiodorensis
Epimachairodus sp.	Homotherium sp.
	Megantereon sp.

Анализ состава хищников Одесских катакомб показывает, что основное ядро фауны составляют уже виллафранкские элементы. Такие хищники, как гомотерий, мегантереон, рысь, пахикрокута, хазмапортетес в комплексе характерны для фаунистических группировок виллафранкского времени. Верхний стратиграфический предел распространения фауны Одесских катакомб ограничивается ранним

виллафранком по присутствию представителей таких родов, как Agriotherium и Parameles. Нижний предел, казалось бы, должен был ограничиваться также ранним виллафранком, поскольку в составе комплекса присутствуют такие характерные виллафранкские элементы, как гомотерий, мегантереон, рысь, сходная с L.issiodorensis. Однако гомотерий по сравнению с H.crenatidens обладает целым набором примитивных характеристик (малая редукция P_3 и P_4, слабое развитие подбородочного гребня и выступа), что не позволяет относить его к типично виллафранкским видам. Мегантереон (кол. ОГУ № 3197, 3236, 3224) также отличается от виллафранкских форм малой редукцией верхнего премоляра (длина P^3 = 20,5-20,0 мм). Пахикрокута представлена характерным для русцинийских фаун Европы видом, филетически связанным с виллафранкским видом P. perrieri. **Медведь** определен как U.arvernensis (Рощин, 1956). По современной систематике U.arvenensis - синоним U.minimus. **Отличия** U.ruscinensis и эволюционно с ним связанного ранневиллафранкского U.minimus незначительны, поэтому в настоящее время необходима ревизия одесского материала для точной видовой идентификации медведя из катакомб.

Таким образом, ассоциация хищников из Одессы явно древнее типично виллафранкских фаун, а присутствие рыси виллафранкского типа, гомотерия, мегантереона в составе фауны Одесских катакомб дает основание предположить, что возраст этого фаунистического комплекса немного моложе фауны из местонахождения Лайна.

Сравнение фаунистических комплексов Лайны и Одесских катакомб с фауной из местонахождения Куруксай по хищникам показывает, что состав комплексов и уровень развития таких куруксайских форм, как мегантереон, гомотерий, рысь, пахикрокута, медведь, енотовидная собака, существенно отличаются от предвиллафранкских и пограничных с виллафранкскими фаунистических ассоциаций Европы. Это позволяет считать куруксайскую фауну значительно моложе.

Ранневиллафранкский комплекс хищников (зона MN 16) очень хорошо представлен в Западной Европе. К этому стратиграфическому уровню относятся фаунистические комплексы в местонахождениях Виалетт и Этуэр во Франции, Виллафранка д'Асти и Вальдарно в Италии, Вилларoя в Испании. На территории СССР близка к этому уровню фауна Квабеби, в Забайкалье фауна Береговой, в Турции - фауна Гюльяци, в Монголии - фаунистический комплекс Шамара, в Китае - комплекс Юше.

Во всех местонахождениях хорошо представлена ассоциация хищников. Для сравнения с куруксайской фауной наиболее интересными представляются фаунистические комплексы Этуэра, Квабеби, Гюльяци. Центральноазиатская фауна в настоящее время еще изучается и поэтому пока детально не сравнивается с куруксайской.

Фауна Этуэра, по Бут (1972), приурочена к аллювиальным отложениям, представленным галечниками с прослоями песка и гравия. Аллювиальные толщи переслаиваются со слоями пемзы и пемзовых песков. В этом разрезе отмечаются два фаунистических горизонта (Этуэр и Рокканейра). Нижний горизонт (Этуэр) располагается непосредственно под прослоем вулканической пемзы с абсолютной датой 3.3-3,1 млн лет.

Состав хищных млекопитающих а Этуэре весьма разнообразен: Nyctereutes megamastoides, Baranogale antiqua, Enhydrictis ardea, Aonyx bravardi, Ursus minimus, Agriotherium insigne, Pachycrocuta perrieri, Chasmaporthetes lunensis, Lynx issiodorensis, Acinonyx pardinensis, Homotherium crenatidens, Megantereon megantereon.

Список приведен по данным Ж.Вире (Viret, 1954) и с учетом современной таксономии. В более поздних работах в составе комплекса Этуэр упоминается также волк средних размеров Canis aff.etruscus. Однако пока нет единого мнения, действительно ли его остатки происходят из фаунистического горизонта Этуэра.

Основное ядро комплекса хищных представлено в местонахождении Этуэр наиболее характерным для виллафранка набором форм: две гиены - пахикрокута и хазмапортетес; два махайродуса - гомотерий и мегантереон; рысь, енотовидная собака, медведь. Присутствие второго медведя (род Agriotherium) ограничивает верхний, а появление рода Acinonyx - нижний пределы распространения фауны ранним виллафранком. Эти выводы подтверждаются эволюционным уровнем развития пахикрокуты, енотовидной собаки и рыси. В списке 1954 г. медведь из Этуэра определен как U.etruscus, но позднее Б.Куртен отнес его к виду U.minimus (Kurten, 1968). Этот вывод более соответствует общему облику фауны из местонахождения Этуэр. Более древний по сравнению с куруксайской возраст фауны Этуэра определяется уровнем развития рода Ursus и присутствием медведя - агриотерия. Как особенность, свойственную больше русцинийским и ранневиллафранкским фаунистическим группировкам, можно отметить в составе фауны Этуэра обилие мустелид и медведей.

В местонахождении Квабеби находки остатков млекопитающих приурочены к толще морских песчано-глинистых отложений акчагыльского возраста. Костеносные слои с резким несогласием залегают на мощной толще , представленной чередованием конгломератов и глинисто-песчанистых отложений, миоценового (меотис-понт) возраста. Перекрываются эти слои континентальными образованиями апшеронского возраста. Возраст костеносной толщи по составу фауны определяется как ранний виллафранк и коррелируется с фаунистическими группировками Этуэра и Гюльяци (Cabunia, Vekua, 1981).

Фауна крупных млекопитающих описана А.К.Векуа (1972). Список хищников, по А.К.Векуа, следующий: Canis sp.,Nyctereutes megamastoides,Ursus arvernensis, Machairodus davitašvilli, Therailurus sp.,Lynx issiodorensis.

Анализируя хищников Квабеби, можно сделать следующие замечания. Размеры хищнического зуба Canis sp. находятся в пределах изменчивости рода Vulpes, поэтому кажется целесообразным мелкого представителя семейства Canidae из Квабеби отнести к лисам. **Ursus arvernensis** (по современной таксономии U.minimus), судя по описанию, представлен более примитивной, чем **U.etruscus**, формой. Махайродус по всем признакам (сильная редукция и упрощение премоляров $P\frac{3}{3-4}$, большая величина и дугообразное расположение резцов, отсутствие M^{I}) должен быть отнесен к роду Homotherium. По-видимому, этому же зверю принадлежит обломок нижней челюсти, определенный как ?Therailurus sp. Таким образом, общий состав хищных в Квабеби - типично виллафранкский. Ранневиллафранкский возраст этой ассоциации хищников определяется уровнем эволюционного развития рода Ursus, на этом же основании устанавливается, что фаунистический комплекс Квабеби предшествует куруксайскому.

В западном секторе Азии известно относительно немного местонахождений с фауной виллафранкского облика, поэтому особый интерес представляет возможность сопоставления куруксайской фауны с фаунистическим комплексом в местонахождении Гюльяци (Турция).

Это местонахождение расположено в верхней части пресноводных отложений бассейна Сандикли (верхняя часть персидской серии Центральной Анатолии). Мощность костеносной толщи около 60 м, она представлена гумусированными известняковы-

ми илами. Находки крупных млекопитающих приурочены к более высоким частям разреза.

Из хищных млекопитающих, по определениям Г.Шютт и Х.Тобиена, в местонахождении обнаружены: Vulpes odessana, Vulpes cf. alopecoides, Enhydrictis sp. или Pannonictis sp.,Lynx issiodorensis,Dinofelis sp.nov.,Homotherium sp.,Chasmaporthetes lunensis,Pachycrocuta perrieri. Стратиграфический уровень фауны Гюльяци определяется как ранний виллафранк по присутствию гиппариона, мастодонта и Mimomys polonicus(Зиккенберг, Тобиен, 1977). Хищные млекопитающие - хазмапортетес и пахикрокута были широко распространены в течение всего виллафранка. Находки Vulpes odessana известны пока только в двух местонахождениях - Одесские катакомбы и Этулия в Молдавии (Алексеева, 1977), т.е. находок этой формы выше стратиграфического уровня Этулии (ранний виллафранк) известно не было. Рысь, по заключению Х.Тобиена, представлена в Гюльяци примитивной формой. Учитывая эти данные, можно рассматривать фаунистический комплекс Гюльяци как более древний относительно куруксайского. Эти выводы подтверждаются и общим составом фаунистической группировки в этом местонахождении.

Хорошо выделяется по хищным млекопитающим более молодой стратиграфический уровень, который соответствует среднему виллафранку (зона MN 17). К этому стратиграфическому уровню относится фауна из местонахождений Рош-Ламбер,Пардин, Рокканейра, Сен-Валье во Франции, Пуэбла де Вальверде в Испании, на территории СССР фауна Хапров и Ливенцовки в европейской части и Куруксай в азиатской части СССР. Наиболее близок куруксайский комплекс хищников ассоциациям хищных млекопитающих из местонахождений Пуэбла де Вальверде и Сен-Валье. Костеносные слои местонахождения Пуэбла де Вальверде приурочены к верхней части мио-плиоценовой толщи, слагающей Сарьонскую впадину.

Хищные в Пуэбла де Вальверде представлены следующими видами:Canis cf.falconeri, Vulpes alopecoides,Nyctereutes megamastoides,Ursus etruscus,Pachycrocuta perrieri,Chasmaporthetes lunensis,Megantereon megantereon,Viretailurus cf. shaubi,Acinonyx pardinensis,Lynx issiodorensis,Felinae-две формы(Kurten,Crusafont,1977).Некоторые из вышеуказанных хищников имеют широкий стратиграфический диапазон в большинстве случаев ограниченный началом виллафранка.Сравнительно небольшая величина и другие примитивные признаки, отмеченные Б.Куртеном и М.Крусафонтом у Carnivora из Пуэбла де Вальверде, характерны для хищников раннего и среднего виллафранка. Средневиллафранкский возраст этой фауны устанавливается по присутствию рода Viretailurus и по эволюционному уровню развития рода Ursus. Крупный волк C.falconeri по заключению Б.Куртена и М.Крусафонта более примитивен, чем волк из более молодого (поздневиллафранкского) стратиграфического уровня Тассо в Италии. Таким образом, возраст фауны Пуэбла де Вальверде определяется как средний виллафранк, что подтверждается данными по другим группам млекопитающих, в частности эволюционным уровнем развития оленей (Heintz,1970).

Ассоциация хищников Пуэбла де Вальверде по общему составу очень близка фауне Куруксая, эволюционная стация развития родов Pachycrocuta,Megantereon, Lynx соответствует куруксайской.

Фауна из французского местонахождения Сен-Валье детально изучена Ж.Вире (Viret, 1954).Это местонахождение располагается в долине р.Роны. Здесь на

мио-плиоценовых отложениях с несоглаием залегает толща лёссовидных пород. Костеносный горизонт приурочен к верхам этой толщи. Кости рассеяны по слою или сконцентрированы в небольшие линзы, иногда они покрыты железистыми дендритами или известковистой корочкой. Перекрываются костеносные лёссовидные породы современной почвой.

Хищные млекопитающие в Сен-Валье представлены: Nyctereutes megamastoides, Vilpes alopecoides, Baranogale antiqua, Enhydrictis ardea, Aonyx bravardi, Meles thorali, Ursus etruscus, Pachycrocuta perrieri, Chasmaporthetes lunensis, Lynx issiodorensis, Viretailurus schaubi, Acinonyx pardinensis, Homotherium crenatidens, Megantereon megantereon.

Фауна Сен-Валье давно известна во Франции как более молодая, чем фауны Этуэра и Виалетт (Viret, 1954; Bout,1960). Эти данные подтвердились при изучении оленей. Э.Эйнц поместил фауну Сен-Валье в зону сен-валье, соответствующую среднему виллафранку (Heintz,1970). По хищным млекопитающим разногласий с этой датировкой нет. Род Meles появляется со среднего виллафранка, его присутствие в Сен-Валье ограничивает нижний возрастной предел распространения этой фауны. По уровню развития рыси и мегантереона фауна Сен-Валье также не может быть моложе среднего виллафранка. Эволюционная стадия развития рыси, мегантереона, пахикрокуты, медведя соответствует куруксайским хищникам. Отличие фаунистического комплекса Сен-Валье от фауны Куруксая подчеркивается только общим составом комплекса (обилием мустелид и отсутствием каких-либо представителей рода Canis).

На территории СССР находки костных остатков хапровского фаунистического комлпекса приурочены к отложениям, которые представляют собой типичный речной аллювий. Мощность этих отложений достигает 18 м, они залегают под скифскими глинами и слагают наиболее высокую террасу Северо-Восточного Приазовья. Наиболее многочисленные остатки млекопитающих найдены в Хапровском и Ливенцовском карьерах. Детальный анализ хапровской фауны дан в работе Л.И.Алексеевой (1977), фаунистические сообщества Хапров и Ливенцовки коррелируются со средневиллафранкскими фаунами Западной Европы. Данные о хищных млекопитающих приведены у В.С.Байгушевой (1971). Здесь представлены: Nyctereutes megamastoides, Canis sp., Meles sp., Lutra sp., Mustelidae gen., Ursus cf.etruscus,Crocuta sp.,Machairodus sp.,Félis (Lynx) sp., Felidae gen.?

Остатки N.megamastoides детально описаны Л.И.Алексеевой (1977), по остальным хищным приведена только краткая характеристика материала (Байгушева, 1971).

Canis sp. по размерам крупнее койото- и шакалоподобных собак и приближается к группе этрусских волков. Meles sp. практически не отличается от Meles thorali из Сен-Валье.Выдру, по-видимому, следует относить к роду Aonyx.Crocuta sp. совмещает признаки родов Hyaena и Crocuta и,несомненно,должна быть отнесена к роду Pachycrocuta. От Machairodus sp. известны остатки зазубренного верхнего клыка и нижняя челюсть. По степени редукции третьего премоляра и другим морфологическим особенностям махайродус из хапровского фаунистического комплекса принадлежит к роду Homotherium. Lynx sp. определить точнее едва ли удастся, поскольку материал по рыси представлен только клыком.

Анализируя состав хищников хапровского фаунистического комплекса, можно сделать следующие выводы. В целом ядро этой ассоциации типично виллафранкское. Нижний предел распространения хапровской фауны определяется по при-

сутствию в составе комплекса барсука рода Meles и этрусского медведя и ограничивается средним виллафранком. Собака типа Canis etruscus обычно встречается в составе поздневиллафранкских фаун Европы. Для более точного определения возраста хапровской ассоциации хищников необходим морфометрический анализ остатков пахикрокуты и собаки.

Детальное сравнение хищников Хапров с куруксайскими затруднено из-за недостаточной изученности хапровского материала. Обилие представителей семейства Mustelidae больше сближает фауну Хапров с фаунистическим комплексом Сен-Валье, чем с куруксайской ассоциацией хищных млекопитающих.

Таким образом, по составу и эволюционному уровню развития отдельных форм хищники Куруксая обнаруживают наибольшее сходство с ассоциацией хищных млекопитающих из местонахождения Пуэбла де Вальверде в Испании. По предварительным же оценкам всего комплекса млекопитающих из местонахождения Куруксай сложилось мнение, что куруксайская фауна наиболее близка фауне зоны пинджор из серии сиваликских отложений Индии (Дмитриева, 1977; Шарапов, 1975; Трофимов, Решетов, 1975). Учитывая эту точку зрения,особое внимание заслуживает сравнение куруксайских хищников с индийскими. Возраст фауны зоны пинджор определяется как поздний плиоцен (ранний-средний виллафранк) на основании ревизии индийских ископаемых слонов (Maglio, 1973).

По данным Г.Пилгрима(Pilgrim,1932),из пинджорских отложений известны следующие хищники: Canis cautleyi, Sivacyon curvipalatus, Agriotherium sivalense, Melursus (?) theobaldi, Sinictis lydekkeri, Mellivora sivalensis, Enhydriodon sivalensis, Lutra palaeindica, Viverra bakerii, **Vishnuictis durandi,** Hyaenictis bosei, Crocuta sivalensis, Crocuta colvini, Crocuta felina, Megantereon (?) falconeri, Megantereon (?) palaeindicus, Felis subhimalayana,Panthera cristata, Sivafelis potens, Sivafelis brachygnathus.

Хищные млекопитающие зоны пинджор представлены фрагментарным материалом, большинство форм, приведенных в списке Пилгрима, описано еще в начале века. В последнее время предпринимались попытки ревизии этих остатков по отдельным группам хищников. Так, на основе анализа зубных характеристик сиваликская пантера Panthera cristata отнесена к роду Dinofelis (Hemmer,1973). Установлено также, что большинство остатков, определенных как Meganthereon falconeri, принадлежат мегантереону, морфологически близкому M.megantereon из Европы, а M.palaeindicus должен рассматриваться в составе рода Homotherium (Petter,Howell,1982; Bonis, 1976). Анализ гиен из Сиваликов показал, что пинджорские формы Crocuta colvini и C.felina являются синонимами Hyaena brevirostris neglecta (Vos et al., 1987); т.е. по принятой в работе номенклатуре они относятся к роду Pachycrocuta. Кроме того, по данным Ж.Вире, Sivafelis brachygnathus близок к гепардам и практически не отличается от позднеплиоценового Acinonyx из Китая (Viret, 1954).

Анализ пинджорской фауны по ревизованным спискам и данным Г.Пилгрима позволяет отметить, что в составе комплекса преобладают характерные для виллафранкских фаун элементы: мегантереон, гомотерий, пахикрокута, гепард, медведь-агриотерий, второй медведь (Melursus), похожий на Ursus, присутствует род Canis. В то же время очевидно, что по составу форм фауна позднего плиоцена Индии существенно отличается как от куруксайской, так и от других позднеплиоценовых группировок Евразии в первую очередь обилием виверровых (роды Viverra и Vishnuictis) и крупных Mustelidae (роды Lutra, Sinictis, Enchydriodon Mellivora).

Поздневиллафранкский (раннеэоплейстоценовый) интервал (зоны MN-MQ 18-19) изучен в Европе очень хорошо. В Италии он делится на три последовательные зоны - оливола, тассо и фарнета (Azzaroli, 1977). Во Франции по оленям Э.Эйнц разделил поздний виллафранк на две зоны - сенез и пейроль (Heintz, 1970). По хищникам подобного дробного деления пока не получается, но в целом поздневиллафранкский этап хорошо отделяется от позднеплиоценового этапа развития хищных млекопитающих.

Комплекс хищных млекопитающих наиболее полно представлен в местонахождениях Сенез и Блассак во Франции, Оливола, Верхнее Вальдарно в Италии, Эрпфинген и Нойлинген в ФРГ, Кишланг в Венгрии и Гренчану (Буджулешти) в Румынии. На территории СССР хорошего комплекса поздневиллафранкских хищников пока неизвестно.

Фауна в местонахождении Сенез найдена в верхних горизонтах озерной толщи, заполняющей древнюю впадину, образованную после извержения вулкана. Абсолютный возраст I,4 - I,5 млн лет для фаунистического комплекса Сенеза определяется по подстилающим озерные отложения базальтам (Бут, 1972).

Хищные Сенеза изучались С.Шаубом (Schaub,1944) и Р.Баллезио (Ballesio, 1963), ревизованный список хищников взят из работы Э.Эйнца и др. (Heintz et al., 1974).Здесь определены: Nyctereutes megamastoides, Vulpes alopecoides, Canis sp. (размеры с C.arnensis), Ursus etruscus, Pachycrocuta cf. perrieri, Chasmaporthetes lunensis, Acinonyx pardinensis, Homotherium crenatidens, Megantereon megantereon.

По хищным млекопитающим более молодой (относительно фаунистического комплекса Курукса́я) возраст фауны Сенеза определяется эволюционным уровнем развития мегантереона, который по зубным характеристикам приближается к группе поздневиллафранкских мегантереонов из Верхнего Вальдарно и отличается от мегантереонов из Пуэбла де Вальверде, Вилларои, Этуэра, Сен-Валье и Курукса́я (табл. 27).

Хищные млекопитающие виллафранка Италии изучались рядом исследователей (Fabrini, 1890,1897; Berzi, 1966; Torre, 1967,1979; Ficcarelli, Torre,1967, 1968, 1970; Ficcarelli, 1979, 1981). Ревизованные списки хищных млекопитающих взяты из работы А.Аццароли и др. (Azzaroli et al., 1982). Самым богатым местонахождением фауны поздневиллафранкского возраста в Италии является Оливола. Вся фауна Оливолы была собрана из одного горизонта в отложениях речных известковистых суглинков с тонкими линзами грубоокатанных конгломератов. Эта фауна отличается от средневиллафранкской в нескольких аспектах.Средневиллафранкская лошадь Equus stenonis vireti здесь эволюционно замещается Equus stenonis stenonis, лептобос замещается более прогрессивной формой - Leptobos etruscus(Azzaroli,1977).В составе комплекса хищных млекопитающих происходят также заметные изменения. Наряду с обычными для виллафранкских фаун формами: Enhydrictis ardea, Ursus etruscus, Chasmaporthetes lunensis, Pachycrocuta perrieri, Megantereon megantereon, Homotherium crenatidens,Lynx issiodorensis, Acinonyx pardinensis - здесь впервые появляются Canis etruscus, Felis lunensis, Panthera gombaszoegensis и Pachycrocuta brevirostris.

Богатый комплекс хищных млекопитающих известен также из местонахождения Верхнее Вальдарно (стратиграфический уровень Тассо). По составу крупных мле-

копитающих А.Аццароли помещает эту фауну несколько выше фаунистического комплекса Оливола. Костные остатки собраны в озерных отложениях второй озерной фазы впадины Верхнее Вальдарно. Раньше считалось, что отложения этой фазы охватывают промежуток времени вплоть до конца виллафранка. Однако теперь в Италии обнаружены другие местонахождения, фауна которых имеет еще виллафранкский характер, но несколько моложе самых верхних слоев второй озерной фазы Верхнего Вальдарно. Примером может служить фауна из стратиграфического уровня Фарнета, которая приурочена к желтым речным пескам в долине р.Чиана. Пески фарнета расположены стратиграфически выше самой высокой части верхневиллафранкских слоев Верхнего Вальдарно. Более молодой возраст фаунистического комплекса Фарнета определяется эволюционным уровнем слона меридионалоидной группы, который имеет признаки более прогрессивные, чем типичный Archidiskodon meridionalis из Оливола и Вальдарно (Аццароли, Амброзетти, 1972).

По хищным млекопитающим такое дробное разделение верхнего виллафранка проследить не удается. Состав фаунистического комплекса Верхнего Вальдарно близок фаунистическому комплексу Оливола. Здесь обнаружены: Canis falconeri, Canis arnensis, Canis etruscus, Martes sp., Pannonictis nestii, Ursus etruscus, Pachycrocuta brevirostris, Pachycrocuta perrieri, Megantereon megantereon, Homotherium crenatidens, Lynx issiodorensis, Panthera gombaszoegensis (= Panthera toscana).

Как видно из приведенных списков, состав комплекса хищников в позднем виллафранке существенно меняется, появляются новые элементы, в первую очередь это крупные пантера и гиена, затем мелкая кошка F.lunensis и очень много разнообразных представителей рода Canis. По появлению этой ассоциации, а также по уровню эволюционного развития махайродусов и рыси фауна Куруксая отличается от поздневиллафранкских фаунистических сообществ Италии.

В Центральной Европе очень интересный и богатый по составу комплекс хищников представлен в местонахождении Кишланг. Фауна Кишланга изучалась М.Кретцоем (Kretzoi, 1954). Остатки млекопитающих найдены в толще песков с включениями гравия и щебня. Костеносная толща с резким несогласием перекрывается горизонтом позднеплейстоценовых лёссов. Возраст фаунистического комплекса Кишланга М.Кретцой определяет первой половиной виллафранкского яруса. Л.И.Алексеева (1977) сопоставляет фауну Кишланга с хапровской фауной Восточной Европы. Однако по современным представлениям присутствие в составе комплекса рода Lagurodon ограничивает нижний предел распространения этой фауны верхним виллафранком. Анализ хищных млекопитающих подтверждает последнюю точку зрения.

В составе фауны Кишланга, по данным М.Кретцоя и с учетом современной таксономии, можно назвать следующих хищников: Canis sp.,Vulpes (s.l.) sp.,Xenalopex remenyii - форма, наиболее близкая к мелким Canis ex. gr. lepophagus-arnensis, Ursus minimus, Ursus etruscus, Meles sp., Xenictis cf. nestii, Lutra cf. bravardi, Pachycrocuta robusta (=P.brevirostris), Felis cf. lunensis, Lynx sp., Panthera (?) issiodorensis (=Lynx issiodorensis), Leo sp. (=Panthera sp.), Epimachairodus cf. crenatidens (=Homotherium cf. crenatidens), Machairodontinae gen.

Семейство Canidae в Кишланге представлено крупным волком (Canis sp.),лисицей (Vulpes sp.) и мелким волком (Xenalopex remenyii), который по размерам и морфологическим характеристикам приближается к группе койотоподобных собак

Таблица 34

Стратиграфическое распространение хищных млекопитающих

Основные роды и виды	Бихарий																	
	Поздний эоплейстоцен			Ранний плейстоцен														
	Чернота I	Бетфия У	Фойгштедт	Валлоне	Сензель	Розье	Вюрцбург	Вестбари	Эскаль	Мосбах	Мауэр	Зюссенборн	Хундсхейм	Златый Конь	Странска Скала	Гомбаспог	Вертешсоллош	Лахути-2
Vulpes praecorsac		+																
Pannonictis pliocaenica	+	+																
Baranogale helbingi	+																	
Canis mosbachensis	+	+	+	sp.	sp.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	cf.
Xenocyon lycaonoides						+	+	+	+	+				+	+	+		+
Panthera gombaszoegensis		+					+		+	+		+		+	+	+	+	+
Homotherium sp.	+		+		+		+			+	+	+	+	+	+	+		+
Lynx sp.		+			+	+			+	+	+			+				
Panthera pardus			+							+	+		+	+	+	+		
Acinonyx pardinensis				+						+			sp.					
Ursus deningeri		sp	+	sp.				+	+	+	+	+	+	+	+	sp.	+	
Martes vetus		+	sp.															
Mustela palerminea	+	+	sp.						+	sp.			sp.	+		+	+	
Gulo schlosseri		+							+	+						+		
Meles meles		+	+					sp.	sp.	ssp.				+		+		+
Lutra simplicidens			+									cf.	+					
Pachycrocuta brevirostris					+				sp		+	+	sp.	+	+	+	+	+
Pachycrocuta perrieri				+						+								
Panthera leo ssp.				+				+		+	+					+		
Cuon priscus										+			+		+			
Crocuta crocuta										+		+	+		+	+		
Vulpes sp.									+				+	+	+	+	+	

(C.lepophagus - C. arnensis). Обилие представителей семейства Canidae и появление крупного волка, как уже отмечалось выше, характерно для поздневиллафранкских фаун Европы. Обломок нижней челюсти рыси был отнесен к роду Panthera из-за крупных размеров этой кошки. Сравнение с известными материалами по Lynx issiodorensis показывает, что размеры рыси из Кишланга находятся в пределах изменчивости этого вида.

Типично виллафранкский облик фауны Кишланга определяется по присутствию Homotherium cf.crenatidens,Lynx issiodorensis, Ursus ex.gr.minimus-etruscus. Нижний возрастной предел распространения этой фауны ограничивается поздним виллафранком, поскольку в составе комплекса определены такие характерные элементы, как крупная кошка рода Panthera (=Leo sp.) и крупная пахикрокута (P.brevirostris).

Присутствие пантеры и крупной пахикрокуты позволяет считать фауну Кишланга моложе фауны Куруксая. По этим же признакам моложе куруксайской можно считать фаунистические комплексы из местонахождений Эрпифинген и Нойленген (ФРГ). В первом местонахождении наряду с характерными виллафранкскими элементами Ursus etruscus, Pachycrocuta perrieri, Chasmaporthetes lunensis уже появляются Canis etruscus и Panthera gombaszoegensis а в фаунистическом комплексе местонахождения Нойленген наряду с Nyctereutes megamastoides, Vulpes sp. (группа alopecoides - praeglacialis), Chasmaporthetes lunensis, Lynx cf.issiodorensis,Homotherium cf.crenatidens присутствует мелкая койотоподобная собака из группы C.arnensis Определение возраста фауны Эрпфингена и Нойленгена по хищным не противоречит возрасту, который дает Х.Тобиен по общему составу млекопитающих из этих местонахождений (Tobien, 1974, 1980).

В бихарии (позднем эоплейстоцене-раннем плейстоцене) в развитии млекопитающих Европы выделяются три зоны (Guerin,1982),которые надстраивают выделенные П.Меном (Mein,1975) зоны в неогене. Зона MQ-20Г.Герена соответствует ваалию и менапию североевропейской стратиграфической шкалы, т.е. позднему эоплейстоцену, зоны MQ-21 и 22 равны, соответственно кромеру и минделю или раннему плейстоцену принятой нами схемы.

Позднеэоплейстоценовый комплекс хищников (начало бихария, зона MQ-20) - этому стратиграфическому уровню по данным различных авторов соответствуют фауны Сензель и Валлоне во Франции (Guerin, 1982; Guerin et al.,1983), возможно, Фоггия в Италии (Beaumont, 1979), а также фаунистические группировки с поздним Archidiskodon meridionalis в Центральной Европе (местонахождения Фойгштедт, Чернота I, Бетфия У и др. (Kahlke,1973), таманская фауна в СССР. Во всех этих местонахождениях присутствуют достаточно полные ассоциации хищных млекопитающих, которые имеют существенно иной, отличный от виллафранкского состав представителей отряда Carnivora (табл. 34).

В составе комплекса позднеэоплейстоценовых хищных млекопитающих по сравнению с виллафранкским происходят существенные изменения. Вымирают представители родов Chasmaporthetes в Евразии, Megantereon и Nyctereutes в Европе, основу нового комплекса составляют элементы, появившиеся в позднем виллафранке, но наряду с этим еще сохраняются и типично виллафранкские формы: Pannonictis, Baranogale, Pachycrocuta perrieri, Vulpes praecorsak sp.Lynx, близкая к поздней форме Lynx issiodorensis.

От куруксайской ассоциации позднеэоплейстоценовый комплекс хищников отличается присутствием новых элементов - Panthera gombaszoegensis, Pachycrocuta brevirostris, Xenocyon lycaonoides, Gulo schlosseri.

Раннеплейстоценовая фауна Европы хорошо изучена, хищники в ее составе занимают значительное место. Наиболее интересны для сравнения с фауной Лахути-2 фаунистические комплексы в местонахождениях Эскаль, Мосбах II, Вюрцбург, Зюссенборн, Хундсхейм, Златый Конь, Странска Скала, Гомбасцог, Вертешсоллош, Петралона, Вестбари (табл. 34). Наиболее характерными элементами раннеплейстоценового комплекса хищников в Европе становятся волк средних размеров с признаками, уже свойственными современным Canis lupus, крупный Xenocyon **lycaonoides**, один-два вида лисиц рода Vulpes, один-два вида медведей (Ursus deningeri, Ursus sp.)барсук, сходный с современным Meles meles, росомаха средних размеров **Gulo schlosseri**, горностай **Mustela palerminea**, крупная пахикрокута Pachycrocuta brevirostris,ягуароподобная кошка Panthera gombaszoegensis и часто один-два представителя рода Panthera (лев, леопард), гомотерий (Homotherium moravicum или H.latidens), мелкие представители рода Felis. Состав этого комплекса показывает, что в раннем плейстоцене Европы существовала ассоциация хищников, совершенно отличная от виллафранкской.

Раннеплейстоценовая фауна западного сектора Азии известна меньше. Хищные млекопитающие из этого региона практически не изучались, поэтому особый интерес представляет фауна Лахути-2, где обнаружен довольно богатый комплекс хищников, позволяющий сопоставить эту фауну с другими евроазиатскими фаунистическими группировками этого стратиграфического уровня.

Фауна Лахути-2 в Южном Таджикистане не так богата, как куруксайская. Тем не менее ее возраст довольно четко определяется по комплексу данных - фаунистических, геологических и палеомагнитных. По данным В.С.Зажигина (1980), эволюционный уровень развития таких родов, как Microtus,Ellobius и Clethrionomys, позволяет считать фауну Лахути-2 моложе фаун таманского типа. Раннеплейстоценовый возраст фаунистического комплекса Лахути-2 подтверждается и положением костеносного горизонта в разрезе. Он располагается непосредственно ниже инверсии Матуяма-Брюнес.

В составе фауны Лахути-2 определены: Canis cf. mosbachensis,Xenocyon,lycaonoides,Meles ex. gr. meles,Pachycrocuta brevirostris ssp.,Panthera gombaszoegensis,Homotherim sp. Сравнение показывает, что в Лахути-2 присутствуют роды и виды, составляющие основу европейского раннейплейстоценового комплекса хищных млекопитающих. Ареал этого комплекса, по-видимому, был очень широк. Ассоциация, сходная с фауной Лахути-2, найдена также в олерских отложениях в бассейне рек Чукочья и Адыча на территории Северо-Востока СССР. В составе олерского комплекса млекопитающих присутствуют: Canis ex. gr. mosbachensis, Xenocyon cf. **lycaonoides**, Gulo cf. schlosseri, Homotherium sp., Panthera sp.(Сотникова, 1978). На территории центральноазиатской части СССР богатая по составу форм ассоциация раннеплейстоценовых хищных млекопитающих изучена в Западном Забайкалье - местонахождение Засухино(Вангенгейм, Сотникова, 1981). Костеносные горизонты в этом местонахождении приурочены к овражно-балочным отложениям, заполняющим древнюю балку в коренных породах. Состав фаунистического комплекса из основного костеносного горизонта Засухина типичен для позднеэоплейстоцен-раннеплейстоценового времени. Нижний возрастной предел распространения этой фауны ограничивается ранним плейстоценом по присутствию в составе комплекса Microtus (Pitymys) gregaloides.

Из хищных млекопитающих здесь определены: Nyctereutes sp., Canis variabilis, Xenocyon lycaonoides, Ursus sp., Gulo sp., Pachycrocuta brevirostris cf. sinensis, Homotherium sp., Panthera ex gr. tigris, Felis ex gr. microtus.

Ассоциация хищных млекопитающих из Засухина на уровне родовых таксонов состоит из форм, типичных для раннеплейстоценовой фауны Евразии, но наряду с этим здесь присутствуют типичные центральноазиатские элементы: волк средних размеров (C.variabilis),крупная пахикрокута, пантера с тигриными признаками, мелкая кошка. Отмечается также присутствие енотовидной собаки, что характерно только для поствиллафранкских фаун Центральной Азии.

Очень близка фаунистическому комплексу Засухина фауна Налайхи, найденная в МНР в бассейне р. Тола. Фаунистические находки приурочены к верхним частям аллювиальной толщи, залегающей на красноцветных породах элювиально-склонового генезиса. По общему составу форм млекопитающих фауна Налайхи коррелируется с известными фаунами раннеплейстоценового возраста (Жегалло, и др., 1982).

В составе комплекса Налайхи автором определены: **Canis variabilis, Xenocyon lycaonoides, Ursus sp., Pachycrocuta brevirostris sinensis, Panthera cf. tigris palaeosinensis.**

Все отмеченные особенности состава хищных млекопитающих из Забайкалья характерны и для фауны МНР. По составу форм они близки также хищным млекопитающим из местонахождений раннеплейстоценовой фауны (Чжоукоутянь-I, -9, -I3) в Китае.

Таким образом, раннеплейстоценовые ассоциации хищных из Забайкалья, МНР, КНР в целом имеют много общего с фауной Лахути-2, но отличаются присутствием элементов, характерных только для центральноазиатского региона (енотовидной собаки, крупной пантеры с тигриными признаками, волка Canis variabilis,очень крупного подвида пахикрокуты - **Pachycrocuta brevirostris sinensis).**

Глава VI

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Анализ рассмотренных комплексов и изучение истории отдельных групп хищных млекопитающих показывают, что в интервале плиопен–ранний плейстоцен можно выделить три крупных этапа: русцинийский, виллафранкский и бихарийский. Границы между этапами нерезкие. Существуют переходные фауны между русцинием и виллафранком и между виллафранком и бихарием. Внутри этапов в свою очередь прослеживается смена ассоциаций хищных млекопитающих, характеризующих разные стадии развития фауны. В целом они соответствуют биостратиграфическим зонам, выделенным по другим группам млекопитающих. Границы этих зон определяются по смене состава хищников, происходившей за счет экспансии новых родов и видов, вымирания старых и по эволюционным изменениям, прослеживающимся в отдельных филетических линиях.

Для русцинийских (раннеплиоценовых) фаун наиболее характерными элементами были представители родов Machairodus, Plesiogulo, Metailurus, в переходных к виллафранку фаунах эти роды уже не встречаются. Здесь наряду с типично русцинийскими формами: Nyctereutes donnezani, Pachycrocuta pyrenaica, Parameles, Agriotherium – уже появляются виллафранкские роды и виды – Chasmaporthetes lunensis, Lynx, а также Homotherium и Megantereon, представленные формами, менее специализированными по сравнению с виллафранкскими.

Начало виллафранкского этапа развития фауны определяется существенными изменениями в составе семейства Felidae. В это время наблюдается миграция рода Acinonyx из Африки в Евразию. Эволюционные изменения происходят в линиях саблезубых (род Homotherium) и кинжалозубых (род Megantereon) махайродусов – появляются типично виллафранкские виды. Характерной формой становится Lynx issiodorensis. Наблюдается эволюционное замещение русцинийских видов виллафранкскими в ряде филогенетических линий. В то же время фауна нижнего виллафранка еще включает такие русцинийские элементы, как роды Agriotherium, Parameles, изредка встречаются виверры. Этот комплекс характеризует зону П.Мена MN I6.

Средневиллафранкский комплекс в целом сохраняет состав форм, сложившийся в раннем виллафранке. Заметные изменения происходят только у хищников, связанных с лесными биотопами. Вымирают медведи-агриотерии, барсуки-парамелесы, исчезают последние представители рода Viverra. Из центральных районов Азии в Европу проникают виретайлурусы и барсуки рода Meles. В Азии отмечается разнообразие мелких представителей рода Canis. Эволюционные изменения на-

блюдаются в родах Ursus и Pachycrocuta. Этот комплекс характеризует зону MN 17. Фауна Куруксая достаточно полно отражает эту стадию виллафранкского этапа.

Поздневиллафранкский (раннеэоплейстоценовый) комплекс хищников по основному составу форм также близок позднеплиоценовому. Однако в это время уже наблюдается появление новых родов и видов. Характерными элементами этого комплекса становятся крупная кошка рода Panthera и крупная гиена-пахикрокута (P. brevirostris), мигрировавшие из Африки. В составе рода Canis уже существуют основные биологические типы, характеризующие все современные формы этого рода (ископаемые волки, шакалы, койоты). Эволюционные изменения отмечаются у рыси, мегантереона, медведя. Этот комплекс характеризует две зоны: MN-MQ 18-19.

Позднеэоплейстоценовый комплекс хищников рассматривается как переходный к типично бихарийскому (раннеплейстоценовому) этапу развития фауны. Основу этого комплекса составляют элементы, появившиеся еще в начале эоплейстоцена,- волк средних размеров, крупная пахикрокута, крупная пантера. Начало позднего эоплейстоцена определяется инвазией рода Xenocyon, по-видимому, из Центральной Азии и появлением рода Gulo, сформировавшегося на севере Азии. В это время уже вымирают характерные виллафранкские элементы - род Chasmaporthetes в Евразии и роды Megantereon и Nyctereutes в Европе, но сохраняются такие виллафранкские реликты, как роды Pannonictis, Baranogale, Vulpes praecorsac. Этот комплекс характеризует зону MQ 20 К.Герена.

В начале раннего плейстоцена на территории Северной Евразии формируется комплекс хищников, основные элементы которого уже представлены современными родами, а иногда и видами. Доминирующими среди кошачьих становятся многочисленные представители рода Panthera, среди собачьих - волк Canis gr. mosbachensis-variabilis. Наряду с этим еще сохраняются такие специализированные формы, как ксеноцион, крупная пахикрокута, гомотерий. В это время появляются впервые мигранты из южных районов Азии - пятнистые гиены (род Crocuta) и красные волки (род Cuon). Наблюдается все большая дифференциация в составе центральноазиатского и европейско-сибирского комплексов хищных млекопитающих. К этой стадии бихарийского этапа относится фауна Лахути-2. В конце раннего плейстоцена происходит наиболее существенная перестройка ассоциации хищных млекопитающих. В Евразии вымирают представители родов Homotherium, Megantereon, Pachycrocuta, Xenocyon, в Европе - род Acinonyx. Раннеплейстоценовые виды большинства родов замещаются формами, близкими к современным. Раннеплейстоценовый комплекс хищных млекопитающих характеризует зоны MQ 21-22.

Последовательность рассмотренных комплексов контролируется эволюционными стадиями развития форм, прослеживающимися в отдельных филогенетических линиях Carnivora.

Линия енотовидных собак: Nyctereutes donnezani (ранний плиоцен) - Nyctereutes megamastoides (поздний плиоцен-ранний эоплейстоцен). Наблюдается увеличение размеров, происходят изменения зубной системы, направленные на ослабление хищнической специализации, формируется сильная подугловая лопасть.

Линия волкоподобных собак: Canis etruscus (ранний эоплейстоцен) - Canis mosbachensis (поздний эоплейстоцен-ранний плейстоцен). Размеры не меняются,

наблюдается постепенное приобретение признаков современных волков – уровень ряда моляров поднимается выше уровня ряда премоляров, в лобно-носовой части черепа формируется характерный изгиб.

Линия медведей: Ursus ruscinensis (ранний плиоцен) – Ursus minimus (поздний плиоцен, ранний виллафранк) – Ursus etruscus (поздний плиоцен–ранний эоплейстоцен). Моляры постепенно расширяются, удлиняются и усложняются дополнительными бугорками. Премоляры уменьшаются, упрощаются, расстояния (диастемы) между ними увеличиваются.

Линия хазмапортетесов: Chasmaporthetes borissiaki (ранний плиоцен) – Chasmaporthetes lunensis (поздний плиоцен–ранний эоплейстоцен). Наблюдается незначительное увеличение размеров, происходит полная потеря первого нижнего премоляра.

Линия пахикрокут: Pachycrocuta pyrenaica (ранний плиоцен) – Pachycrocuta perrieri (поздний плиоцен–ранний плейстоцен). Вторичная инвазия из центра происхождения рода – Pachycrocuta brevirostris (эоплейстоцен–ранний плейстоцен). Пропорции зубов меняются, на нижнем хищническом зубе наблюдается постепенная утрата метаконида, талонид сокращается, количество бугорков на нем уменьшается.

Линия мегантереонов: Megantereon sp. (конец раннего плиоцена) – Megantereon megantereon (ранняя форма; поздний плиоцен) – Megantereon megantereon (поздняя форма; ранний эоплейстоцен). Наблюдается незначительное увеличение размеров, все большая редукция P_3 и удлинение верхнего клыка.

Линия гомотериев: Homotherium sp. (конец раннего плиоцена) – Homotherium gr.crenatidens (поздний плиоцен–ранний эоплейстоцен) – Homotherium gr.latidens (ранний плейстоцен). Наблюдается редукция премоляров, полная потеря протоконового выступа и его корня и редукция препарастиля на верхнем хищническом зубе, верхний клык становится короче.

Линия рысей: Lynx issiodorensisi ssp. (ранняя форма; поздний плиоцен) – Lynx issiodorensis ssp. (поздняя форма; ранний эоплейстоцен). У поздней формы преобладающим становится морфотип M_1 с хорошо развитым метаконидно-талонидным комплексом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение хищных млекопитающих Южного Таджикистана позволило выделить две разновозрастные ассоциации, в составе которых выявлено присутствие представителей пяти семейств и тринадцати родов Carnivora. Большинство форм, таких, как шакало- и койотоподобные собаки, мосбахская собака, ксеноцион, этрусский медведь, крупная пахикрокута, хазмапротетес, ягуароподобная кошка, хемимахайродус, установлены на территории СССР впервые.

Особенно полно в изученных фаунах представлены хищные млекопитающие позднего плиоцена. В составе фауны Куруксая отмечается присутствие наиболее характерных для виллафранка Евразии родов Carnivora:Nyctereutes,Canis,Ursus,Pachycrocuta,Chasmaporthetes,Lynx,Acinonyx,Homotherium,Megantereon,Hemimachairodus. По составу видов и эволюционному уровню развития отдельных форм хищники Куруксая соответствуют ассоциации Carnivora из позднего плиопена (среднего виллафранка) Европы, особенно близка куруксайская ассоциация хищным млекопитающим из средневиллафранкского местонахождения Пуэбла де Вальверде в Испании. Зоогеографический анализ показал, что в составе фауны Куруксая преобладают хищные, характерные для фаунистических группировок Средиземноморской палеозоогеографической подобласти, роль центральноазиатских и индомалайских элементов в этом сообществе была подчиненной.

В раннеплейстоценовой ассоциации из местонахождения Лахути-2 отмечается присутствие родов Canis,Xenocyon,Meles,Pachycrocuta,Panthera,Homotherium. Видовой состав ассоциации хищных из Лахути-2 показывает, что здесь присутствуют формы, составляющие основу европейско-сибирского позднеэоплейстоцен-раннеплейстоценового сообщества хищных млекопитающих.

Большинство родов и видов Carnivora, входящих в состав ассоциаций хищников из Куруксая и Лахути-2, появляются в плиоцене. Многие группы хищников в плиоцене-раннем плейстоцене имели достаточно высокие темпы эволюции и могут быть использованы для биостратиграфического расчленения верхнекайнозойских отложений. Эволюционные изменения прослеживаются у енотовидных собак, волков, медведей, хазмапортетесов, рысей, гомотериев и мегантереонов. Детальный морфометрический анализ зубов пахикрокут позволил выделить несколько стадий в развитии этой группы гиен.

Для решения проблемы корреляции позднекайнозойских фаун различных палеозоогеографических областей и подобластей проведен анализ распространения

изученных групп хищников. Большинство представителей отряда Carnivora в плиоцен-раннем плейстоцене имело широкие ареалы: хазмапортетесы, мегантереоны, рыси, пантеры - голарктический, гомотерии, пахикрокуты, шакалы, гепарды - палеарктический, койоты и ксеноционы были распространены в Северной Голарктике, остальные - в Северной Палеарктике.

Изучение хищников Таджикистана дало возможность расширить представления об ареалах таких видов, как Ursus etruscus, Pachycrocuta perrieri, Chasmaporthetes lunensis, Homotherium crenatidens, Megantereon megantereon, Xenocyon lycaonoides, Panthera gombaszoegensis.

Анализ опубликованных материалов позволил также установить присутствие родов Chasmaporthetes и Megantereon в плиоцене Украины (Одесские катакомбы), рода Homotherium в позднем плиоцене юга СССР (Квабеби и Хапры).

Выяснение стратиграфических интервалов распространения хищных млекопитающих, установление эволюционных изменений в отдельных группах Carnivora, уточнение их ареалов дали возможность провести комплексный анализ изменений, происходящих в разновозрастных ассоциациях хищников с плиоцена до конца раннего плейстоцена. Анализ фаун выявил общие закономерности в изменении состава комплекса хищников Европы и западного сектора Азии.

В течение плиоцена-раннего плейстоцена в развитии отряда Carnivora выделяются три крупных этапа - раннеплиоценовый (русцинийский), позднеплиоцен-раннеэоплейстоценовый (виллафранкский) и позднеэоплейстоцен-раннеплейстоценовый (бихарийский). Внутри этих этапов в свою очередь отмечается смена ассоциаций хищных млекопитающих, характеризующая разные стадии развития фауны. Эти стадии в целом соответствуют зонам, выделенным П.Меном и К.Гереном по млекопитающим (Mein, 1975; Guerin, 1982). По хищным хорошо прослеживаются зоны MN 15, MN 16, MN 17, MN-MQ 18-19; MQ 20, MQ 21-22.

Литература

А л е к с е е в А. К. Epimachairodus з одеського пліоцену// Доп. АН УРСР. 1945. № 3/4. С.10-14.

А л е к с е е в а Л. И. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука, 1977. 214 с (Тр. ГИН АН СССР; Вып.300).

А л е к с е е в а Л. И., Г а р у т т В. Е. Остатки слонов из местонахождений Куруксай и Лахути//Граница неогена и четвертичной системы. М.: Наука, 1980. С. 249-251.

А ц ц а р о л и А., А м б р о з е т т и П. Поздневиллафранкские и раннe-среднеплейстоценовые фауны Италии//Геология и фауна нижнего и среднего плейстоцена Европы. М: Наука, 1972. С.40-45.

Б а й г у ш е в а В. С. Ископаемая териофауна ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье)//Материалы по фаунам антропогена СССР. Л.: Наука, 1971. С.5-29.

Биостратиграфия позднего плиоцена-раннего плейстоцена Таджикистана (по фауне млекопитающих). М.: Наука, 1988. 126 с.

Б о г а ч е в В. В. Палеонтологические заметки//Тр.Аз. фил. АН СССР. 1938. Т. 9, № 39. С.1- 96.

Б у т П. Абсолютный возраст вулканогенных формаций Оверни и Веле и хронология четвертичной фауны млекопитающих Европы//Геология и фауна нижнего и среднего плейстоцена Европы. М.: Наука, 1972. С.7-23.

В а н г е н г е й м Э. А., Ж е г а л л о В. И. Лошади местонахождений Куруксай и Лахути//Граница неогена и четвертичной системы. М.: Наука, 1980. С.252-254.

В а н г е н г е й м Э. А., С о т н и к о в а М. В. Геология и фауна местонахождения Засухино, Западное Забайкалье//Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР. 1981. № 51. С. 106-117.

В е к у а А. К. Квабебская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука, 1972. 353 с.

В е р е щ а г и н Н. К. Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 703 с.

В е р е щ а г и н Н. К. Пещерный лев и его история в Голарктике и в пределах СССР// Материалы по фаунам антропогена СССР.Л.: Наука, 1971. С.123-199.

В и с л о б о к о в а И. А. Олени из местонахождения Куруксай//Граница неогена и четвертичной системы. М.: Наука, 1980. С.256-259.

Г р и ц а й Т. Г. Работы Одесской палеонтологической экспедиции АН УССР// Природа. 1939. № 3. С. 90-91.

Г р о м о в а В. И. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья и по истории млекопитающих Восточной Европы и Северной Азии вообще//Тр. Комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР. 1932, Т.2. С. 69-184.

Г р о м о в В. И. Изучение четвертичной фауны Северного Кавказа// Вестн. АН СССР. 1933. № 4 С. 46.

Г р о м о в В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. (Млекопитающие, палеолит)//Тр. Ин-та геол. наук. Геол. сер. 1948. № 64. Вып. 17. С.1-520.

Д а в и д А. И. Отряд Carnivora: Хищные//Плейстоцен Тирасполя. Кишинев: Штиинца, 1971. С. 90-92.

Д м и т р и е в а Е. Л. Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий. М.: Наука, 1977. 120 с.

Д м и т р и е в а Е. Л. Полорогие из местонахождения Куруксай//Граница неогена и четвертичной системы. М.: Наука, 1980. С 260-262.

Д м и т р и е в а Е. Л., Н е с м е я н о в С. А. Млекопитающие и стратиграфия континентальных третичных отложений юго-востока Средней Азии. М.: Наука, 1982. 137 с.

Д о д о н о в А. Е. О верхнеплиоцен-нижнеплейстоценовых отложениях восточной части Таджикской депрессии//Стратиграфия, палеогеография и литогенез антропогена Евразии. М.: ГИН АН СССР, 1973. С.103-117.

Додонов А. Е. Антропоген Южного Таджикистана. М.: Наука, 1986. 163 с.

Додонов А. Е. Сотникова М. В. О тафономии местонахождений верхнеплиоцен-эоплейстоценовых остатков млекопитающих в Южном Таджикистане//Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена.М.:ГИН АН СССР, 1977. С.95-99.

Ербаева М. А., Сотникова М. В., Шевченко В. К. Новое эоплейстоценовое местонахождение фауны млекопитающих в Забайкалье// Там же. 1977. С. 103-128.

Жегалло В. И., Зажигин В. С., Колосова Г. Н. и др. Налайха - опорный разрез нижнего плейстоцена Монголии//Стратиграфия и палеогеография антропогена. М.: Наука, 1982. С.124-142.

Зажигин В. С. Мелкие млекопитающие из местонахождений Куруксай и Лахути//Граница неогена и четвертичной системы. М.: Наука, 1980. С.239-241.

Зиккенберг О., Тобиен Г. Млекопитающие позднего плиоцена и граница плиоцена-плейстоцена в Анатолии//Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР. 1977. № 47. С.28-36.

Кожамкулова Б. С. Ископаемые наземные хищники Южного Таджикистана//Изв. АН ТаджССР. Отд-ние биол. наук. 1969. Т.4, № 37.С.96-98.

Кожамкулова Б. С. Раннеантропогеновые млекопитающие Таджикистана: (Обзор находок остатков)//Биостратиграфические и палеобиофациальные исследования и их практическое значение. М.: Недра, 1970. С. 59-61.

Костенко Н. Н., Кожамкулова Б. С. Палеонтологические критерии в корреляции нижнеантропогеновых отложений Казахстана и Таджикистана//Вестн. АН КазССР. 1964. Т.6, № 23. С.89-91.

Куртен Б. Трансберингийские популяции хищных в плейстоцене// Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 258-262.

Куртен Б. Голарктические Carnivora в позднем плиоцене и эоплейстоцене//Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР. 1978. № 48. С.15-21.

Лозиев В. П., Лим С. С. О находке окаменелостей илийского фаунистического комплекса в северо-восточной части междуречья Кафирнигана и Илька//Докл. АН ТаджССР. 1962. Вып.5, № 3. С.39-40.

Лоскутов В. В.,ЕршоваД. Н.,Колотов В. А.,Лим В. В. О стратиграфии верхнеплиоцен-нижнечетвертичных отложений Таджикской депрессии//Изв. АН ТаджССР. Отд-ние физ-мат. и геол. наук. 1971. Т.2, № 40. С.91-101.

Матюшкин Е. Н. Рыси Голарктики//Сб. тр.Зоол.музея МГУ. 1979. Т. 18 С.76-161.

Никифорова К. В. Общая стратиграфическая шкала верхнеплиоценовых и четвертичных (антропогеновых) отложений на территории СССР//Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М.: Недра, 1982.П/т 1. С. 120-129.

Никонов А. А. Кладбище древних животных в Таджикистане//Природа. 1971. № 3. С.85-91.

Никонов А. А. К обоснованию стратиграфии верхнеплиоценовых и четвертичных отложений Афгано-Таджикской депрессии//Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР. 1972. № 39. С.31-49.

Никонов А. А., Пеньков А. В. О стратиграфии плиоцен-четвертичных отложений Афгано-Таджикской депрессии и их корреляции с опорными разрезами юга СССР по палеомагнитным данным//Хронология ледникового века. Л.: ВГО, 1971. С.32-35.

Никонов А. А. Пеньков А. В., Трофимов Г. А. и др. Новые данные по геологии и фауне млекопитающих верхнего плиоцена и нижнего плейстоцена Южного Таджикистана//Бюл.МОИП. Отд.геол. 1971. Т.46, № 6. С. 146-147.

Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.; Л: Наука, 1956. 293 с.

Одинцов И. А. Vulpes praecorsac Kormos из плиоценовых отложений г.Одессы//Палеонтол. сб.Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1965. № 2, вып.2.С.57-63.

Одинцов И. А. Новый вид плиоценового хищника Vulpes odessana sp. nov. в карстовых пещерах Одессы//Там же. 1967. № 4, вып.1. С.130-137.

Пеньков А. В., Гамов Л. Н. Магнитостратиграфия ископаемых почв (Южный Таджикистан)//Главное геомагнитное поле и проблема палеомагнетизма: Тез.докл. М.: ИФЗ АН СССР, 1976. Ч. 3. С.125.

Пеньков А. В., Гамов Л. Н. Палеомагнитные реперы в плиоцен-четвертичных толщах Южного Таджикистана//Граница неогена и четвертичной системы. М.: Наука, 1980. С.184-189.

Рощин А. Д. Новый род ископаемого животного семейства Mustelidae из плиоцена Одессы//Тр. Одес. ун-та. Сб. геол. фак. 1949. Т.1. С.97-110

Рощин А. Д. Верхньоплiоценова фауна пiвдня Украiни//Тр. Одес. пед. iн-та. 1956. Т. 14. С.28-35.

Сотникова М. В. Хищники эоплейстоцена Южного Таджикистана//Бюл. МОИП. Отд. геол. 1974а. Т. 79, № 5. С.143-144.

Сотникова М. В. Хищные млекопитающие виллафранка Центральной и Средней Азии//Первый Междунар. конгр. по млекопитающим. М.: ВИНИТИ, 1974б. Т.2. С.221.

Сотникова М. В. Верхнеплиоценовые Carnivora Центральной Азии// Изв.АН СССР. Сер.геол. 1976. № 11. С.133-137.

Сотникова М. В. Новые данные о хищных млекопитающих верхнего плиоцена и нижнего плейстоцена на территории Северо-Востока СССР//Бюл.Комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР. 1978. № 48. С.22-30.

Сотникова М. В. Род Felis (Lynx) в плиоцене Монголии и СССР//Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1979. С.23-30.

Сотникова М. В. Хищные млекопитающие из местонахождений Куруксай и Лахути//Граница неогена и четвертичной системы. М.: Наука, 1980а. С.243-249.

Сотникова М. В. Позднеплиоценовые Mustelidae из местонахождения Шамар (МНР)//Бюл.Комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР. 1980б. № 50. С.138-145.

Сотникова М. В. Этапы развития хищных млекопитающих в позднем кайнозое Евразии//Тез. докл. ИНКВА: XI конгр. М.: ВИНИТИ, 1982, С.241-242.

Сотникова М. В. Ассоциация мелкий волк - ксеноцион в позднем эоплейстоцене Центральной Азии//Бюл.Комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР 1988. № 57. С.78-89.

Тлеубердина П. А. Позднеогеновая фауна юго-востока Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1982. 120 с.

Трофимов Б. А., Решетов В. Ю. Азия, как центр развития млекопитающих//Природа. 1975. № 8. С.32-43.

Шарапов Ш. Обзор местонахождений плиоцен-нижнеплейстоценовых наземных млекопитающих Таджикистана//Вопросы зоологии Таджикистана. Душанбе: Дониш, 1972. С.216-231.

Шарапов Ш. Sogdianotherium - новый род семейства Giraffidae из верхнего плиоцена Таджикистана//Палеонтол. журн. 1974. № 4. С.32-36.

Шарапов Ш. Остатки Equidae из верхнего плиоцена Южного Таджикистана//Зоологический сборник Душанбе: Дониш, 1975. Ч.2. С.122-166.

Шарапов Ш. Дикобраз, медведь, мастодонт и жираф из местонахождения Куруксай//Граница неогена и четвертичной системы. М.:Наука, 1980. С.251-252, 258.

Шарапов Ш. Новая находка Nyctereutes Temminck, 1839 в Таджикистане//Докл.АН Тадж.ССР. 1981. Т.24, № 3. С.190-194.

Шарапов Ш. Куруксайский комплекс позднеплиоценовых млекопитающих Афгано-Таджикской депрессии. Душанбе: Дониш, 1986. 269 с.

Хоменко И. П. Hyaena borissiaki n. sp. из руссильонской фауны Бессарабии//Тр.Палеозоол. ин-та АН СССР. 1932. Т.1. С.81-136.

Яцко И. Я. О находках гиен в древних карстовых пещерах г. Одессы//Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества Одессы, 1956.Т.15. С.335-340.

Argant A. Une breche fossilifere du Pleistocene moyen de Saone et Loire: Etude paleontologique du gisement de Chateau // Mem. Univ. Cl. Bernard, Lyon, 1980. P. 1-143.

8.Зак.1331

A z z a r o l i A. The Villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary // G. geol. Ser. 2. 1977. Vol. 41. P. 61-79.

A z z a r o l i A., d e G i u l i C., F i c c a r e l l i G., T o r r e D. Table of the stratigraphic distribution of terrestrial mammalian faunas in Italy from the Pliocene to the early Middle Pleistocene // Geogr. Fis. Dinam. Quat. 1982. N 5. P. 55-58.

B a l l e s i o R. Monographie d'un Machairodus du Gisement villafranchien de Seneze: Homotherium crenatidens Fabrini // Trav. Lab. Géol. Lyon. N.S. 1963. N 9. P. 1-129.

B e a u m o n t G. Observations sur les Herpestinae (Viverridae, Carnivora) de l'Oligocene supérieur avec quelques remarques sur des Hyaenidae du Néogène // Arch. Sci. 1967. Vol. 20. P. 79-108.

B e a u m o n t G. Recherches sur les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Pliocène inférieur des sables à Dinotherium des environs d'Eppelsheim (Rheinhessen) // Ibid. 1975. Vol. 28. P. 369-404.

B e a u m o n t G. Notes complémentaires sur quelques Félidés (Carnivores)// Ibid. 1978. Vol. 31. P. 219-227.

B e a u m o n t G. Note sur quelques Carnivores (Mammiferes) du Quaternaire ancien de la Province de Foggia (Italie) //Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 1979. N 355. Vol. 74. P. 217-226.

B e r t a A., G a l i a n o H. Megantereon hesperus from the late Hemphillian of Florida with remarks on the phylogenetic relationships of machairodonts (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) // J. Paleontol. 1983. Vol. 57, N 15. P. 892-899.

B e r z i A. L'orso di Gaville nel Valdarno Superiore // Palaeontogr. ital. 1966. Vol. 60. P. 19-32.

B i s h o p M. The Mammal Fauna of the Early Middle Pleistocene Cavern-infill site of Wester-Sub-Mendip Somerset // Spec. Pap. Palaeontol. 1982. N 28. P. 1-107.

B o l o m e y A. Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien// Ber. geol. Ges. DDR. 1965. Bd. 10, H. 1. S. 77-88.

B o n i f a y M.F. Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France // Mém. Mus. nat. Hist. natur. N.S., sér. C. 1971. Vol. 21. P. 43-377.

B o n i s L. Un Félide à longues canines de la colline de Perrier (Puy-de-Dôme) // Ann. Peléontol. 1976. Vol. 62. P. 9-196.

B o u l e M. Révision des éspeces européennes de Machairodus // Bull. Soc. géol. France. Ser. 4. 1901. T. 1. P. 551-573.

B o u t P. Le villafranchien du Velay et du Bassin hydrographique moyen et supérieurs de l'Allier. Thesis, Jeanne d'Arc, Le Puy-en-Velay, 1960.344 p.

C h a n g H. On new material of some Machairodonts of Pontian age from Shansi // Verebr. palasiat. 1957. Vol. 1, N 3. P. 193-200.

C o l l i n g e G.E. A new species of machaerodont from Makapansgat // Palaeontol. Afr. 1972. N 14. P. 87-92.

C o p p e n s Y., H o w e l l F.C. Mammalian faunas of the Omo group: Distributional and biostratigraphical aspects // Univ. Chicago press. 1976. N 3. P. 177-190.

C r o i z e t J.B., J o b e r t A. Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme. P., 1828. 224 p.

C r u s a f o n t P.M. El primer representante del genero Canis en el Pontiense eurasiatico (Canis cipio n.sp.) // Bol. Real. soc. exp. hist. natur. Sec. geol. 1950. Vol. 48. P. 43-51.

C r u s a f o n t P.M., A g u i r r e E. Eurybоas lunensis et Hyaena donnezani associés en Espagne dans le gisement d'âge pliocène terminal de Layna (Soria) // C.r. Acad. sci. 1971. Vol. 273. P. 2476-2478.

D e l C a m p a n a D. La Lycyaena lunensis n.sp. dell'ossario pliocenico di Olivola Val di Marga // Palaeontogr. ital. 1914. Vol. 11, N 20. P.87-104.

D e p e r e t C. Animaux Pliocènes du Roissillon // Mém. Soc. géol. France Paléontol. 1890. Vol. 3. P. 1-194.

E r d b r i n k D.P. A review of fossil and recent bears of the Old World. Deventer. 1953. 597 p.

E w e r R.F. The fossil carnivores of the Transvaal Caves, Machairodontinae // Proc. Zool. Soc. 1955. Vol. 125. P. 587-615.

F a b r i n i E.I. Machairodus (Megantereon) del Val d'Arno superiore // Boll. Roy Com. geol. ital. Ser. 3. 1890. Vol. 1. P. 121-144, 161-177.

F a b r i n i E.I. La Lince del Pliocene italiano // Palaeontogr. ital. 1897. Vol. 2. P. 1-24.

F i c c a r e l l i G. The Villafranchian machairodonts of Tuscany // Ibid. 1979. Vol. 71. P. 17-26.

F i c c a r e l l i G. Remarks on the genus Ursus // Proc. Field. Conf. Neogene-Quatern. Boundary, India, 1979. Calcutta, 1981. P. 21-24.

F i c c a r e l l i G., T o r r e D. Upper Villafranchian panthers of Tuscany // Palaeontogr. ital. 1968. Vol. 64. P. 173-184.

F i c c a r e l l i G., T o r r e D. Remarks on the taxonomy of hyaenids// Ibid. 1970. Vol. 66. P. 13-33.

F i c c a r e l l i G., T o r r e D. Phyletic relationships between Lynx group issiodorensis and Lynx pardina // Boll. Soc. paleontol. ital. 1977. Vol. 16, N 2. P. 197-202.

G a b u n i a L.K., V e k u a A.K. Terrestrial mammals of the Pliocene and the early Pleistocene and boundary between Neogene and Quaternary in Georgia, USSR // Proc. Field Conf. Neogene-Quater. Boundary, India, 1979. Calcutta, 1981. P. 45-48.

G a l i a n o H., F r a i l e y D. Chasmaporthetes kani, new species from China, with remarks on phylogenetic relationships of genera within the Hyaenidae (Mammalia, Carnivora) // Amer. Mus. Novit. 1977. N 2632. P. 1-16.

G h e n e a C. Stage of the researches concerning the Plio-Pleistocene Boundary in Romania, Bulgaria and Greece // G. geol. 1977. Vol. 41, fasc. 1/2. P. 187-201.

G o d i n a A.Ya. On new finds of Sivatheriinae on the territory of the USSR // J. Palaeontol. Soc. Ind. 1977. Vol. 20. P. 21-25.

G u e r i n 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 // Geobios. 1982. N 15, fasc. 4. P. 593-598.

G u é r i n C., M o u r e r C.-C h a u v i r é, B a l l e s i o R., F a u r e M., D e b a r d E. Biostratigraphie comparée des faunes de grands Mammifères et d'oiseaux du Pléistocène moyen et supérior en Europe occidentale et en URSS d'Europe // Bull. Assoc. franç. Quatern. 1983. N 2/3. P. 133-144.

H a y O.P. Descriptions of Pleistocene vertebrata, types of specimen of which are preserved in the United States National Museum // Proc. US Nat. Mus. 1921. N 59. P.617-638.

H e i n t z E.Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne // Mém. Mus. nat. hist. natur. C. 1970. Vol. 22, fasc. 1. P. 1-303.

H e i n t z E., G u e r i n C., M a r t i n R., P r a t F. Principaux gisements villafranchieus de France: Lisies fauniques et biostratigraphie // Mem. B.R.G.M. Lyon. 1974. Bd. 1, N 78. P. 169-182.

H e m m e r H. Zur Charakterisierung und stratigraphischen Bedeutung von Panthera gombaszoegensis (Kretzoi, 1938) // Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh. 1971. H. 12. S. 701-711.

H e m m e r H. Fossil mammals of Java. II. Zur Fossilgeschichte des Tigers (Panthera tigris L.) in Java // Proc. Kon. ned. akad. wetensch. B. 1971. Bd. 74, N 1. S. 35-52.

H e m m e r H. Zur systematischen Stellung von "Jansofelis vaufreyi" Bonifay, 1971, und "Felis lunellensis" Bonifay, 1971, aus dem Pleistozän Südfrankreichs (Carnivora, Felidae) // Neues Jb. Geol. und Palaontol. Monatsh. 1972. H 4. S. 215-223.

H e m m e r H. Neue Befunde zur Verbreitung und Evolution der Pliozän-pleistozänen Cattung Dinofelis (Mammalia, Carnivora, Felidae) // Ibid. 1973. H. 3. S. 157-169.

H e m m e r H., S c h ü t t G. Ein Unterkiefer von Panthera gombaszoegen-

sis (Kretzoi, 1938) aus den Mosbacher Sanden // Mainzer Naturwiss. Arch. 1969. N 8. S. 90-101.

H e n d e y Q.B. Faunal dating of the Late Cenozoic of Southern Africa, with special reference to the Carnivora // Quatern. Res. 1974. N 4. P.149-161.

H e n d e y Q.B. The age of the fossils from Board's quarry, Langebaanweg, South Africa // Ann. S. Afr. Mus. 1978. Vol. 75, N 1. P. 1-24.

H o w e l l F.C., P e t t e r G. Carnivora from Omo group formations, Southern Ethiopia // Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin. Chicago; L.: Univ. Chicago press, 1976. P. 314-331.

H o w e l l F.C., P e t t e r G. The Pachycrocuta and Hyaena lineages (Plio-Pleistocene and extant species of the Hyaenidae) // Geobios. 1980. N 13, fasc. 4. P. 579-623.

J o h n s t o n C.S. Preliminary report on the vertebrate type locality of Cita Canyon and the description of an ancestral coyote // Amer. J. Sci. Ser. 5. 1938. Vol. 35. P. 383-390.

K a h l k e H.D. The macrofaunas of Continental Europe during the Middle Pleistocene: stratigraphic sequence and problems of intercorrelation // After the Australopithecines. The Hague: Mouton Publ., 1973. P. 309-374.

K o e n i g s w a l d G.H.R. Fossil mammals of Java. VI Machairodontinae from the Lower Pleistocene of Java // Proc. Kon. ned. akad. wetensch. B. 1974. Vol. 77, N 4. P. 267-273.

K o u f o s G.D. Chasmaporthetes bonisi, a new hyaenid (Carnivora, Mammalia) from the late Miocene of Macedonia (Greece) // Bull. Soc. géol. France. Ser. 8. 1987. T. 3, N 5. P. 913-920.

K r e t z o i M. Materialen zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen // Proc. Intern. Congr. Rool. Budapest, 1929. P. 1293-1355.

K r e t z o i M. Die Raubtiere von Gombaszog nebst einer Ubersicht der Gesamtfauna. (Ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartaers) // Ann. Mus. Nat. Hung. 1938. Bd. 31. S. 88-157.

K r e t z o i M. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög // Ann. Mus. Nat. Hung. 1941. Bd. 34. S. 105-139.

K r e t z o i M. Bericht über calabrische (villafranchische) Fauna von Kislang, Kom Fejer // Jahresber. Ung. geol. Anst. (1953). 1954. Bd. 1. S. 213-265.

K u r t e n B. The status and affinities of Hyaena sinensis Owen and Hyaena ultima Matsumoto // Amer. Mus. Novit. 1956. N 1764. P. 1-48.

K u r t e n B. Villafranchian faunal evolution // Comment. biol. Soc. sci. fenn. 1963a. Vol. 24, N 3. P. 1-18.

K u r t e n B. Return of a lost structure in the evolution of the felid dention // Ibid. 1963b. Vol. 26, N 4. P. 1-12.

K u r t e n B. Pleistocene mammals of Europe. L.: Weidenfeld and Nicolson, 1968. 317 p.

K u r t e n B. Pleistocene jaguars in North America // Comment. biol. Soc. sci. fenn. 1973. Vol. 62. P. 1-23.

K u r t e n B. A history of Coyote-like dogs (Canidae, Mammalia) // Acta zool. fenn. 1974. Vol. 140. P. 3-34.

K u r t e n B. Fossil Carnivora from the Late Tertiary of Bled Douarah and Cherichira, Tunisia // Notes Service géol. Tunis. 1976. Vol. 42. P. 177-214.

K u r t e n B. The Lynx from Etouaires, Lynx issiodorensis (Croizet et Jobert), late Pliocene // Ann. zool. fenn. 1978. Vol. 15. P. 314-322.

K u r t e n B. Status of the Fossil Hyaenids Ictitherium viverrinum and Thalassictis robusta (Mammalia) // Ztschr. geol. Wiss. 1982. H. 7. S. 1009-1018.

K u r t e n B., A n d e r s o n E. Pleistocene mammals of North America. N.Y.: Columbia Univ. press, 1980. 442 p.

K u r t e n B., C r u s a f o n t P.M. Villafranchian carnivores (Mammalia) from la Puebla de Valverde (Teruel, Spain) // Comment. biol. Soc. sci. fenn. 1977. Vol. 85. P. 1-39.

K u r t e n B., P o u l i a n o s N. New stratigraphic and faunal material

from Petralona Cave with special reference to the Carnivora // Anthropos. 1977. Vol. 4. P. 47-130.

K u r t e n B., W e r d e l i n L. The relationships of Lynx shansius Teilhard // Ann. zool. fenn. 1984. N 21. P. 129-133.

L e a k e y M.G. Carnivora of the east Rudolf succession // Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin. Chicago; L.: Univ. Chicago press, 1976. P. 302-313.

M a g l i o V.J. Origin and evolution of the Elephantidae // Trans. Amer. Phil. Soc. N.S. 1973. Vol. 63, pt 3. P. 1-149.

M a r t i n R.Les affinités de Nyctereutes megamastoides (Pomel) Canidé du gisement villafranchien de St.Vallier (Drôme Fr) // Palaeovertebrata. 1971. Vol. 4. P. 39-66.

M a r t i n R. Trois nouvelles espèces de Caninae (Canidae, Carnivora) des gisements Plio-Villafranchiens d'Europe // Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon, 1973. N 57. P. 87-96.

M e i n P. Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères // Rep. on Activity of R.C.M.N.S. Working Groups. Bratislava, 1975. P. 78-81.

M é o n H., B a l l e s i o R., G u é r i n C., M e i n P. Approche climatologique du Néogène supérieur (Tortonien à Pléistocène moyen ancien) d'après les faunes et les flores d'Europe Occidentale // Mém. Mus. nat. Hist. natur. 1980. Vol. 27. P. 182-195.

M o r a l e s J., A g u i r r e E. Carnivores de Venta del Moro (1) // Trab. Sobre Neogeno-Quatern. 1976. N 5. P. 31-32.

M u s i l R. Die Caniden der Stránska skála // Anthropos. N.S. 12. 1972. Bd. 20. P. 77-106.

P e i W.C. On the Carnivora from locality 1 of Choukoutien // Paleontol. sin. Ser. C. 1934. Vol. 8, fasc. 1. P. 1-166.

P e t t e r G., H o w e l l C. Origine et radiation du genre Acinonyx (Carnivora, Felidae) les formations pléistocènes d'Afrique, d'Europe et d'Asie // C.r. Acad. sci. 1976. T. 9. P. 843-845.

P e t t e r G., H o w e l l F.C. Un Félidé machairodonte des formations plio-pleistocènes des Siwaliks: Megantereon falconeri Pomel (M.sivalensis F. et C.) // Ibid. Ser. 3. 1982. T. 295, N 2. P. 53-56.

P o m e l A. Nouvelle espèce de chien fossile découverte dans les alluvions volcaniques de l'Auvergne // Bull. Soc. géol. France. 1842. Vol. 14. P. 1-38.

P o n s M.J., C r u s a f o n t P.M. Sobre la identidad del "Canis" adoxus Martin (1973) y su implicacion en el conocimiento del género Vulpes // Acta geol. Hisp. 1978. Vol. 13, N 4. P. 129-132.

P i l g r i m G.E. Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe // Brit. Mus. Nat. Hist. 1931. Vol. 2. P. 1-174.

P i l g r i m G.E. The fossil Carnivora of India // Palaeontol. Ind. 1932. Vol. 18.P. 3-232.

S c h a u b S. Observations critiques sur quelques Machairodontides // Eclog. geol. helv. 1934. Vol. 27, N 2. P. 399-407.

S c h a u b S. Ein neues Hyaenidengenus von der Montagne de Perrier // Ibid. 1941. Vol. 34, N 2. P. 279-286.

S c h a u b S. Die oberpliocaenen Säugetierfauna von Senéze (Haute-Loire) und ihre verbreitungsgeschichtliche Stellung // Ibid. 1944. Vol. 36, N 2. P. 270-289.

S c h a u b S. Revision de quelques Carnassiers villafranchiens du Niveau des Etouaires (Montagne de Perrier, Puy-de-Dôme) // Ibid. 1949. Vol.42, N 2. P.492-506.

S c h m i d E. Untersuchungen am Gebiss von Leoparden und anderen Feliden // Ztschr. Säugetierk. 1940. Bd. 15. S. 1-180.

S c h m i d t-K i t t l e r N. Raubtiere aus dem Jungtertiar Kleinasiens // Palaeontogr. Abt. A. 1976. Bd. 155. S. 1-131.

S c h u l t z C.B., M a r t i n L.D. Machairodont cats from the Early Pleistocene Broadwater and Lisco Local Faunas // Bull. Univ. Neb. State Mus. 1970. Vol. 9, N 2. P. 33-38.

S c h u l t z C.B., M a r t i n L.D. Two lynx-like cats from the Pliocene and Pleistocene // Ibid. 1972. Vol. 9, N 7. P. 197-203.

S c h ü t t G. Die Hyänen der Mosbacher Sande (Altpleistozän, Wiesbaden/Hessen). Mit einem Beitrag zur Stammesgeschichte der Gattung Crocuta // Mainzer Naturwiss. Arch. 1971. N 10. S. 29-76.

S c h ü t t G. Fossil mammals of Java. IV. Zur Kenntnis der pleistozänen Hyänen Javas // Proc. Kon. ned. acad. wetensch. B. 1972. Bd. 75, N 4. S. 261-287.

S c h ü t t G. Pleistozäne Caniden (Carnivora, Mammalia) aus Java // Ibid. 1973. Bd. 76, N 5. S. 446-470.

S c h ü t t G. Die Carnivoren von Würzburg-Schalksberg. Mit einem Beitrag zur biostratigraphischen und zoogeographischen Stellung der altpleistozänen Wirbeltierfaunen vom Mittelmain (Unterfranken) // Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh. 1974. Bd. 147, H. 1. S. 61-90.

S c h ü t t G., H e m m e r H. Zur Evolution des Löwen (Panthera leo L.) im europäischen Pleistozän // Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh. 1978. H. 4. S. 228-255.

S i m p s o n G.G. The principles of classification and a classification of mammals // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1945. Vol. 85. P. 1-350.

S o r i a D., A g u i r r e E. El canido de Layna: Revision de los Nyctereutes fossiles // Trab. Sobre Neogeno-Quatern. 1976. N 5. P. 83-115.

S t i r t o n R.A., C h r i s t i a n W.G. A member of the Hyaenidae from the Upper Pliocene of Texas // J. Mammal. 1940. N 21. P. 445-448.

T e i l h a r d d e C h a r d i n P. The fossils from Locality 12 of Choukoutien // Palaeontol. sinica. N.S. C. 1938. Vol. 5. P. 47.

T e i l h a r d d e C h a r d i n P. On two skulls of Machairodus from the lower Pleistocene beds of Choukoutien // Bull. Geol. Soc. China. 1939. Vol. 19. P. 235-256.

T e i l h a r d d e C h a r d i n P. The fossils from Locality 18 near Peking // Palaeontol. sinica. N.S. C. 1940. Vol. 9. P. 2-94.

T e i l h a r d d e C h a r d i n P., P i v e t e a u J. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine) // Ann. paléontol. 1930. Vol. 19. P. 1-134.

T e i l h a r d d e C h a r d i n P., P e i W.C. The fossil mammals of Locality 13 in Choukoutien // Palaeontol. sinica. N.S. C. 1941. Vol. 11. P. 1-62.

T e i l h a r d d e C h a r d i n P., L e r o y P. Les Félidés de Chine // Publ. Inst. Céobiol. Peking, 1945. N 11. P. 1-58.

T h e n i u s E. Gepardreste aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich // Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh. 1953. H. 3. S. 225-238.

T h e n i u s E. Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartär von Hundsheim (Niederosterreich) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung Cuon // Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh. 1954. Bd. 99, H. 2. S. 230-286.

T h e n i u s E. Ursidenphylogenese und Biostratigraphie // Sonderh. Ztschr. Säugetierk. 1959. Bd. 24. S. 78-81.

T h e n i u s E. Über das Vorkommen von Streifenhyänen (Carnivora, Mammalia) im Pleistozän Niederösterreichs // Ann. Natur. Hist. Mus. Wien. 1965. Bd. 68. S. 263-268.

T o b i e n H. Taxonomic status of some Cenozoic mammalian local faunas from the Mainz Bazin // Mainzer geowiss. Mitt. 1980. N 9. S. 203-235.

T o b i e n H. Mammals of the Neogene-Quaternary boundary in the eastern Mediterranean area and from the upper Siwaliks // Proc. Field Conf. Neogene-Quatern. Boundary, India, 1979. Calcutta. 1981. P. 185-197.

T o r r e D. I cani villafranchiani della Toscana // Palaeontogr. ital. 1967. Vol. 63. P. 113-138.

T o r r e D. The Ruscinian and the Villafranchian dogs of Europe // Soc. Paleontol. Ital. 1979. Vol. 18, N 2. P. 162-165.

T o r r e s T.J. Ursidos del Pleistocene-Holoceno de la Peninsula Ibérica: Tes. Doct. Madrid, 1984. 550 p.

T r o f i m o v B.A. Primate Paradolichopithecus sushkini sp.nov. from upper Pliocene of the Pamirsoeidmont // J. Paleontol. Soc. Ind. 1977. Vol. 20. P. 26-32.

V i r e t J. Le loess bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de mammifères villafranchiens // Nouv. Arch. Mus. Hist. Natur. 1954. Vol. 4. P. 1-200.

V o s J., L e i n d e r s Y.Y.M., H u s s a i n S.T. A historical review of the Siwalik Hyaenidae (Mammalia, Carnivora) and description of two new finds from the Upper Siwalik of Pakistan // Proc. Kon. ned. akad. wetensch. B. 1987. Bd. 90, N 4. S. 333-369.

W e r d e l i n L. The evolution of lunxex // Ann. zool. fenn. 1981. Vol.18. P. 37-71.

Y o u n g C.C. Miscellaneous mammalian Fossils from Shansi and Honan // Palaeontol. sinica. Ser. C. 1935. Vol. 9, fasc. 2. P. 5-42.

ОБЪЯСНЕНИЕ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Таблица I

Canis kuruksaensis sp. nov.

Кол. ПИН 3I20-25I: I - зубы, вид сбоку, 2 - череп, вид снизу

Canis sp.

Кол. ПИН 3I20-355, фрагмент черепа: 3 - вид сбоку, 4 - вид снизу

Acinonyx sp.

Кол. ПИН 3I20-349, изолированный P^{4}: 5 - вид сбоку, 6 - вид снизу

Таблица II

Panthera gombaszoegensis (Kretzoi)

Кол. ГИН 3848/362-67, нижняя челюсть: I - вид сбоку, 2 - вид сверху

Nyctereutes megamastoides (Pomel)

Кол. ГИН 3848/650-73, фрагмент черепа: 3 - вид сбоку; кол. ГИН 3848/64I-69, фрагмент черепа: 4 - вид снизу

Canis ex. gr. lepophagus Johnston

Кол. ПИН 3I20-356, фрагмент нижней челюсти: 5 - вид сбоку; кол. ПИН 3I20-6I6, фрагмент нижней челюсти: 6 - вид сбоку

Таблица III

Xenocyon lycaonoides Kretzoi

Кол. ГИН 3848/355-67, две ветви нижней челюсти: I - вид сверху, 2 - вид сбоку

Canis cf. mosbachensis Soergel

Кол. ГИН 3848/358-67, фрагмент верхней челюсти: 3 - вид сверху; кол. ГИН 3848/357-67, фрагмент нижней челюсти: 4 - вид сверху, 5 - вид сбоку

Таблица IУ

Meles ex. gr. meles L.

Кол. ГИН 3848/648-67, нижняя челюсть: I - вид сверху, 2 - вид сбоку

Ursus cf.etruscus Cuv.

Кол. ПИН 3I20-70I, нижняя челюсть: 3 - вид сбоку, 4 - вид сверху

Lynx ex gr. issiodorensis (Cr. et Job.)

Кол. ГИН 3848/63-97, фрагмент верхней челюсти: 5 - вид сбоку; кол. ПИН 3I20-359, фрагмент нижней челюсти: 6 - вид сбоку

Таблица У

Pachycrocuta perrieri (Cr. et Job.)

Кол. ПИН 3I20-289, фрагмент нижней челюсти: I - вид сбоку; кол. ПИН 3I20-609, нижняя челюсть с молочными зубами: 2 - вид сбоку

Chasmaporthetes lunensis (Del Campana)

Кол. ПИН 3I20-26, нижняя челюсть: 3 - вид сбоку

Таблица УI

Pachycrocuta brevirostris (Aymard)

Кол. ГИН 3848/282-67, нижняя челюсть: I - вид сбоку, 2 - вид сверху

Homotherium sp.

Кол. ГИН 3848/905-67, фрагмент верхнего клыка: I - вид сбоку

Таблица УII

Chasmaporthetes lunensis (Del Campana)

Кол. ПИН 3I20-352, нижняя челюсть: I - вид сбоку, 2 - вид сверху

Megantereon megantereon Cr. et Job.

Кол. ПИН 3I20-347, верхний клык: 3 - вид сбоку

Таблица УIII

Homotherium crenatidens Fabrini

Кол. ПИН 3I20-344, две ветви нижней челюсти: I - вид сбоку

Megantereon megantereon Cr. et Job.

Кол. ГИН 3848/460-73, нижняя челюсть: 2 - вид сбоку

Lynx ex gr. issiodorensis (Cr. et Job.)

Кол. ПИН 3I20-702, нижняя челюсть: 3 - вид сбоку

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

ГЛАВА I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И МЕТОДИКА ОБРАБОТКИ ИСКОПАЕМЫХ ХИЩНИКОВ .. 6

ГЛАВА II. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ИХ КРАТКАЯ ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ И ТАФОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ 9

ГЛАВА III. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ I4

ГЛАВА IУ. ПЛИОЦЕН-РАННЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ ИСТОРИЯ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ... 60

ГЛАВА У. СОПОСТАВЛЕНИЕ ФАУНЫ ЮЖНОГО ТАДЖИКИСТАНА (КУРУКСАЙ И ЛАХУТИ-2) С ПОЗДНЕПЛИОЦЕН-РАННЕПЛЕЙСТОЦЕНОВЫМИ ФАУНАМИ ЕВРАЗИИ ПО ХИЩНЫМ МЛЕКОПИТАЮЩИМ 9I

ГЛАВА УI. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ I06

ЗАКЛЮЧЕНИЕ I09

ЛИТЕРАТУРА III

ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ I20

C O N T E N S

1 INTRODUCTION 3

C h a p t e r 1. HISTORY AND METHODS OF STUDY OF FOSSIL CARNIVORES 6

C h a p t e r 2. STRATIGRAPHIC POSITION OF MAMMALIAN FAUNA LOCALITIES, THEIR BRIEF GEOLOGICAL AND TAPHONOMIC CHARACTERISTICS 9

C h a p t e r 3. SYSTEMATIC PART I4

C h a p t e r 4. PLIOCENE-EARLY PLEISTOCENE EVOLUTION OF CARNIVORA 60

C h a p t e r 5. CORRELATION OF SOUTH TAJIKISTAN (KURUKSAI AND LAKHUTI-2) FAUNA AND LATE PLIOCENE-EARLY PLEISTOCENE EURASIAN FAUNAS BY MEANS OF CARNIVORA 9I

C h a p t e r 6. STRATIGRAPHIC SIGNIFICANCE OF CARNIVORA I06

CONCLUSIONS I09

REFERENCES III

PHOTOPLATES EXPLANATIONS I20

Научное издание

СОТНИКОВА МАРИНА ВЛАДИМИРОВНА

ХИЩНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ
ПЛИОЦЕНА - РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА
СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Труды, вып. 440

Утверждено к печати

Ордена Трудового Красного Знамени
Геологическим институтом

Редактор издательства Е.Ю.Федорова

Художественный редактор И.Ю. Нестерова
Технический редактор Н.В. Вишневская

ИБ № 39675

Подписано к печати 14.02.89.Т-00261
Формат 70x100/16.Бумага офсетная №1
Печать офсетная.Усл.печ.л.10,4+0,7вкл.
Усл.кр.-отт.11,4.Уч.-изд.л.11,0
Тираж 600 экз.Тип.зак.1331.Цена 2р.20к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7,
Москва В-485,Профсоюзная ул.,д.90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034,Ленинград В-34,9-я линия,12

В издательстве "Наука" готовятся к выпуску книги:

Мейен С.В. Проблемы теоретической стратиграфии. Геол. ин-т.-М.: Наука. Кн. 2, 1989 (I).-20 л.-ISBN 5-02-004633-7: 3 р. 40 к.

В сборник работ палеоботаника и геолога-стратиграфа С.В.Мейена (1935-1987) вошли издающаяся впервые монография "Введение в теорию стратиграфии" (1974) и более поздние статьи, посвященные основным проблемам теории стратиграфии (общим принципам стратиграфии, концепции гомотаксиса, проблеме геохронологических границ, палеоэкосистемному подходу и др.).

Для геологов-стратиграфов, палеонтологов.

Грунт Т.А. Брахиоподы отряда Атиридида.-М.: Наука, Кн. 2, 1989 (III).-20 л.-(Труды Палеонтол. ин-та. Т.238).-ISBN5-02-004614-0: 4 р.

В монографии на палеонтологическом материале рассматривается систематическое положение ряда семейств отряда Атиридида, относящихся к одному из классов беспозвоночных - брахиоподам (плеченогим). Приведенное в книге монографическое описание ископаемых представителей этих организмов позволяет выявить их эволюционное изменение, а также установить их положение в различных горизонтах фанерозоя, что имеет прикладное значение для геологических изысканий.

Для палеонтологов, геологов-стратиграфов.

Вахрамеев В.А. Проблемы стратиграфии мезозоя: Избранные труды/ Отд-ние геологии, геофизики, геохимии и горных наук АН СССР.- М.: Наука. Кн. 2, 1989 (I).-30 л.- ISBN 5-02-004638-8 (в пер.): 6 р. 40 к.

Книга является первой частью избранных трудов члена-корреспондента АН СССР В.А.Вахрамеева (1912-1986) - крупнейшего специалиста в области стратиграфии и палеофлористики мезозоя. В нее включена серия статей по стратиграфии юрских и меловых отложений Сибири и Дальнего Востока, а также по вопросам корреляции континентальных толщ мезозоя на фитостратиграфической основе, их ярусного расчленения, некоторым проблемам теории стратиграфии. Помещается очерк о жизни и деятельности В.А.Вахрамеева, список его научных трудов.

Для геологов, биостратиграфов, палеонтологов.

Силур и девон юго-востока Западно-Сибирской плиты/Ин-т геологии и геофизики Сиб. отд-ния АН СССР.-М.: Наука. Кн. 2, 1989 (II).-10 л. - ISBN 5-02-004601-9: 2 р.

В книге впервые приведены подробные сведения о стратиграфии силура и девона юго-востока Сибирской платформы. Описаны палеонтологические остатки (брахиоподы, кораллы и др.).

Для геологов, стратиграфов, палеонтологов.

Вернадский В.И. Биосфера и ноосфера/Секция наук о Земле.-М.: Наука. Кн. 2, 1989 (П).-20 л.-ISBN 5-02-004618-3 (в пер.): 4 р. 40 к.

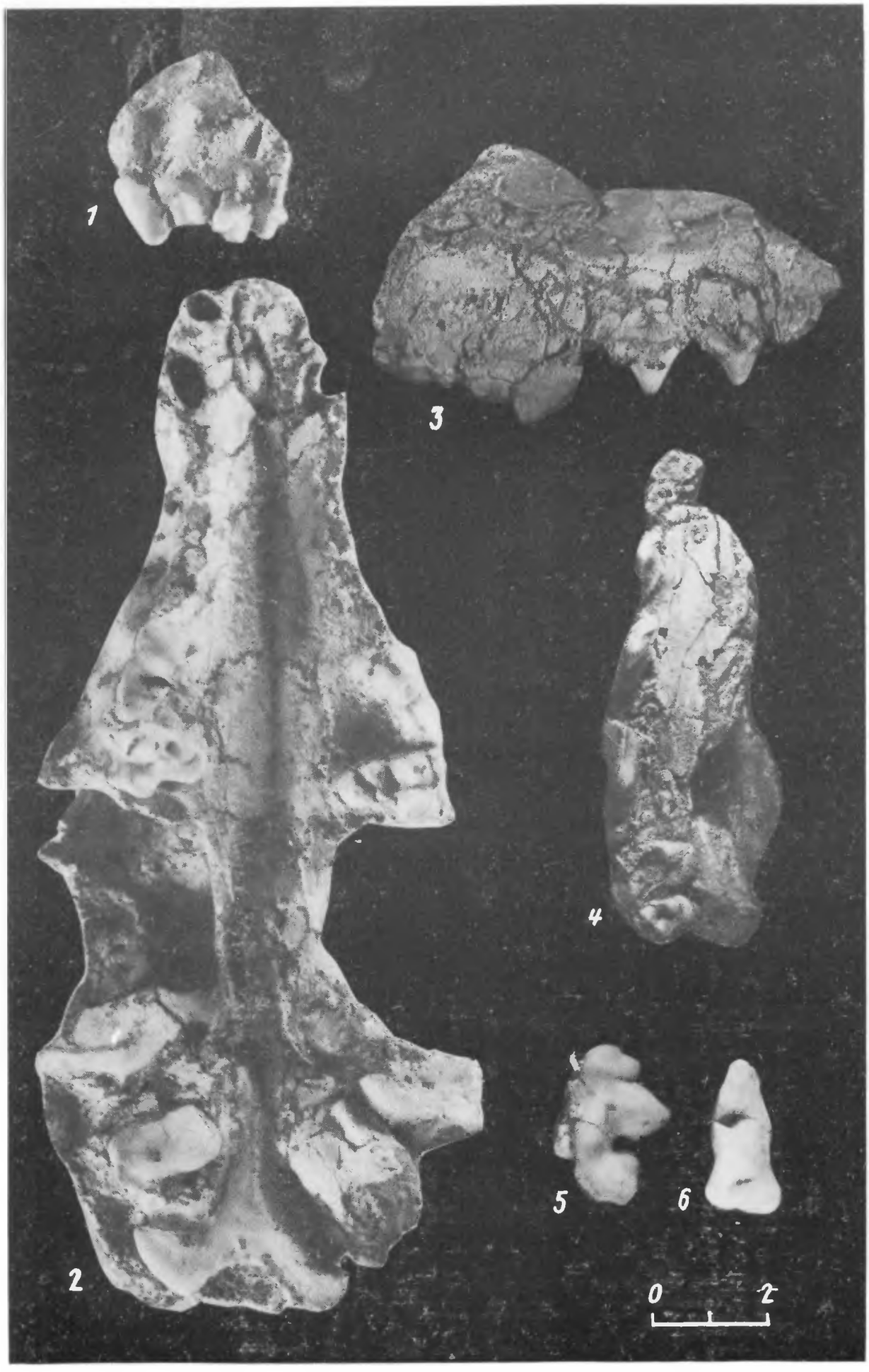
Книга открывается классической работой "Биосфера", в которой впервые изложена целостная концепция биосферы, сформулированы представления об ее организованности, тесно связанной с организованностью окружающего космического пространства и о путях ее развития. Определены верхняя и нижняя границы биосферы, сгущения и разряжения живого вещества. В двух последующих статьях разбираются вопросы эволюции живого вещества и эволюции видов в биосфере и т.д.

Для широкого круга специалистов в области естественных наук.

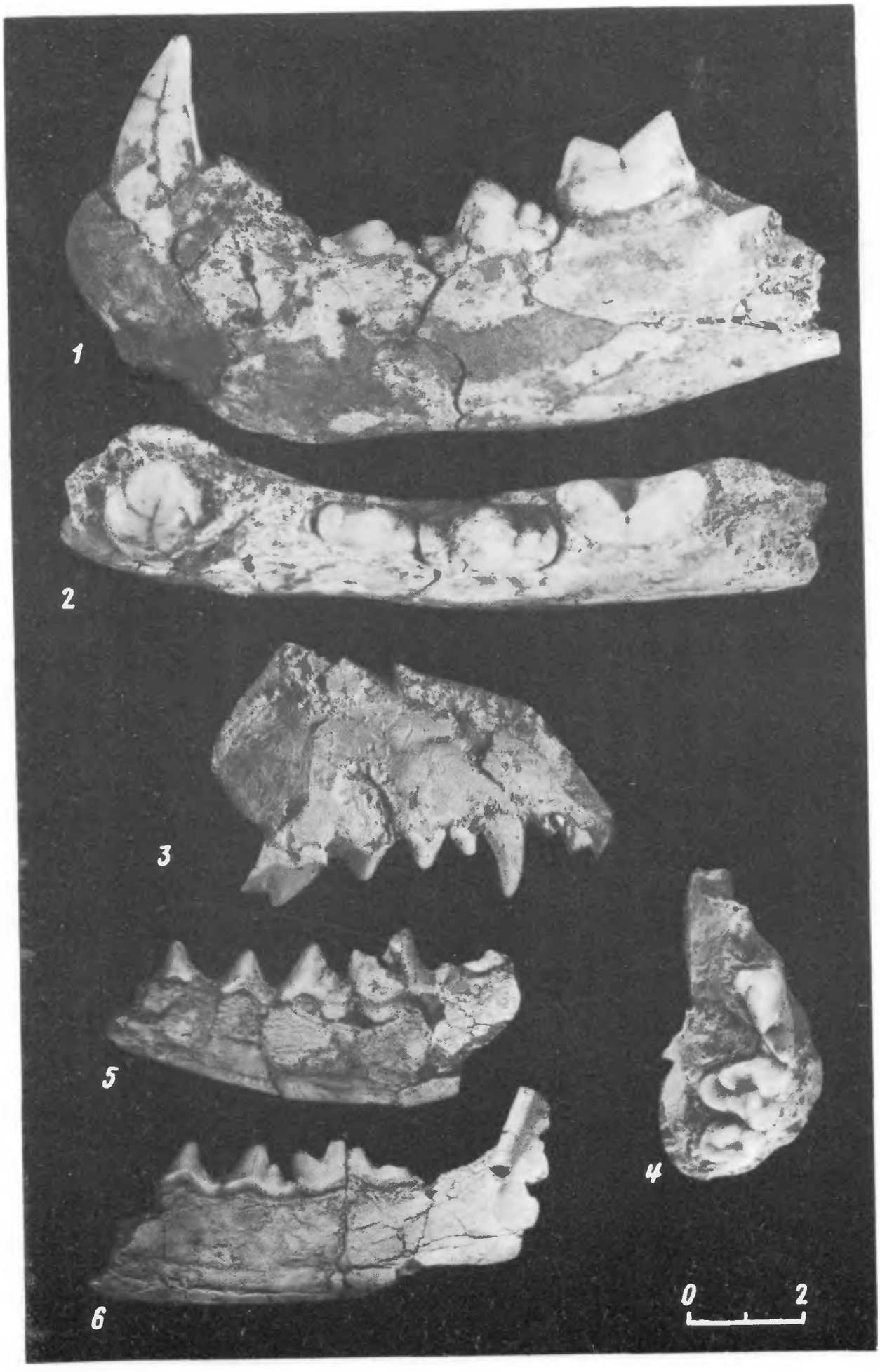
Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю. Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира.-М.: Наука. Кн. 2, 1989 (I).-20 л.-(Труды Палеонтол. ин-та. Т. 235).- ISBN 5-02-004611-6: 4 р.

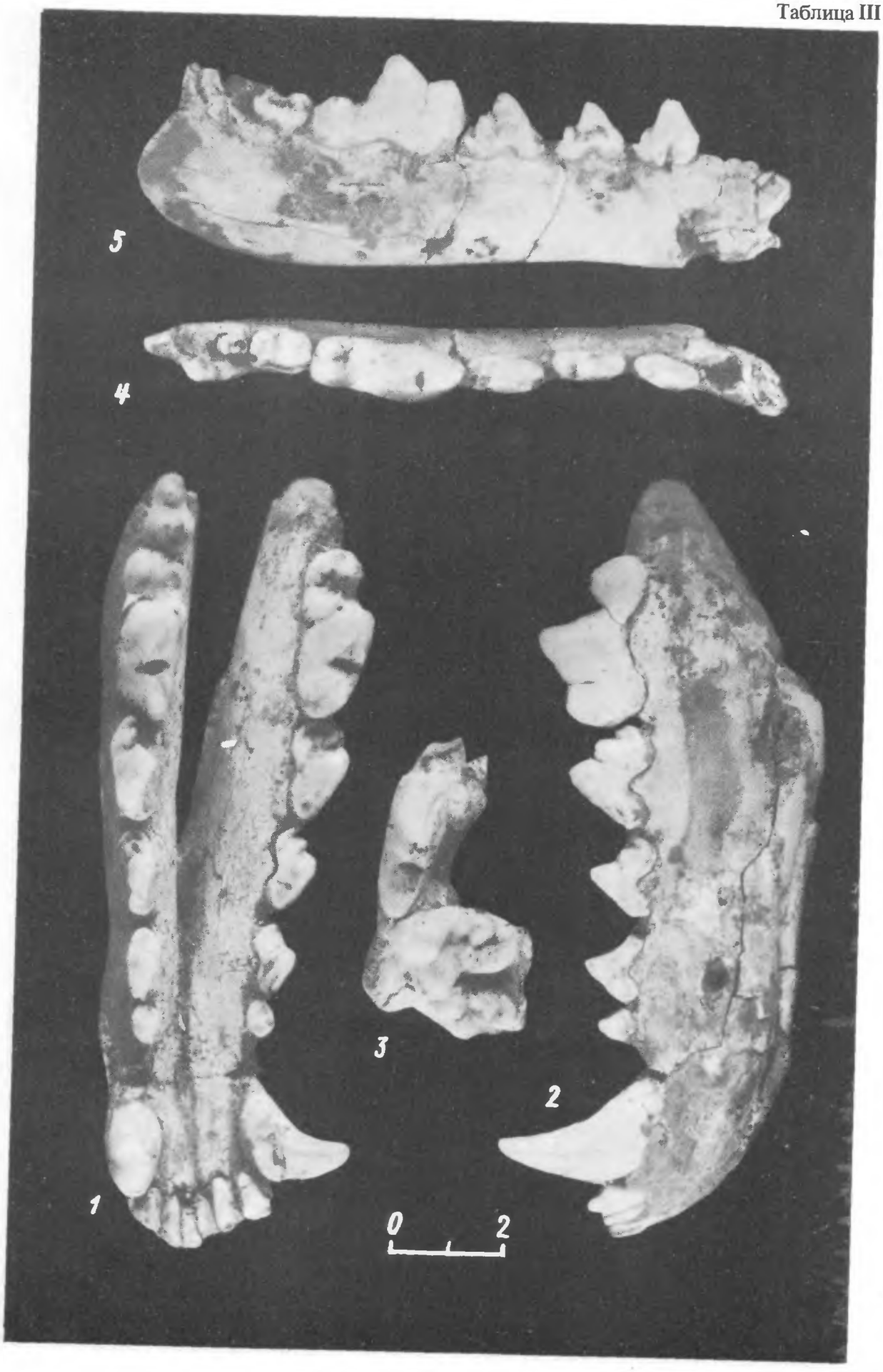
В монографии всесторонне охарактеризованы раннепермские аммоноидеи Памира. Даны представления авторов о стратиграфии нижнепермских отложений Памира, приведена характеристика всех местонахождений аммоноидей, отражающая их взаимосвязь и размещение в сложных геологических структурах Юго-Восточного Памира. Большое внимание уделено вопросам филогении ряда групп аммоноидей, наиболее важных для биостратиграфии и корреляции. В систематической части даны описания аммоноидей болорского яруса Юго-Восточного Памира.

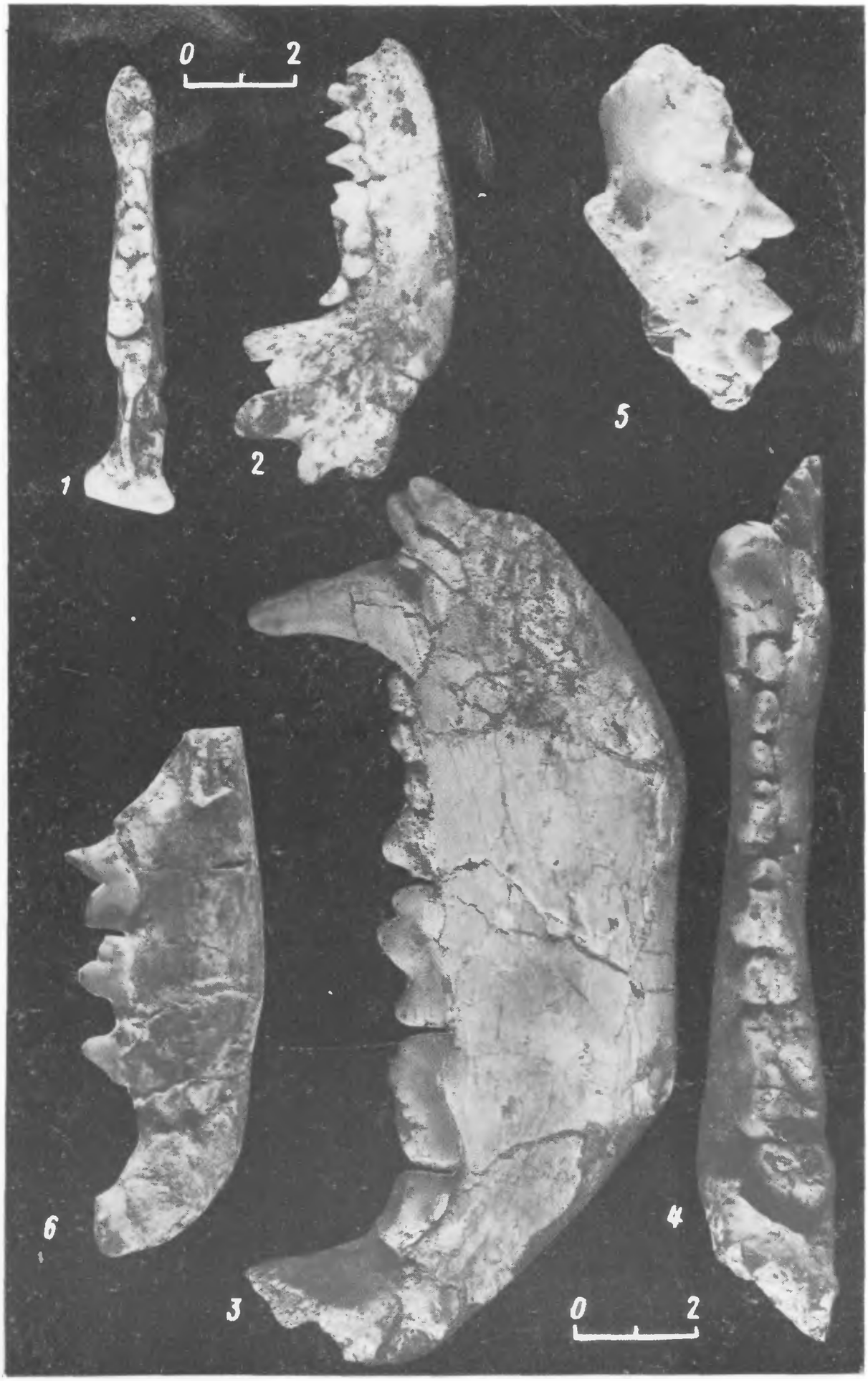
Для палеонтологов и геологов-стратиграфов.

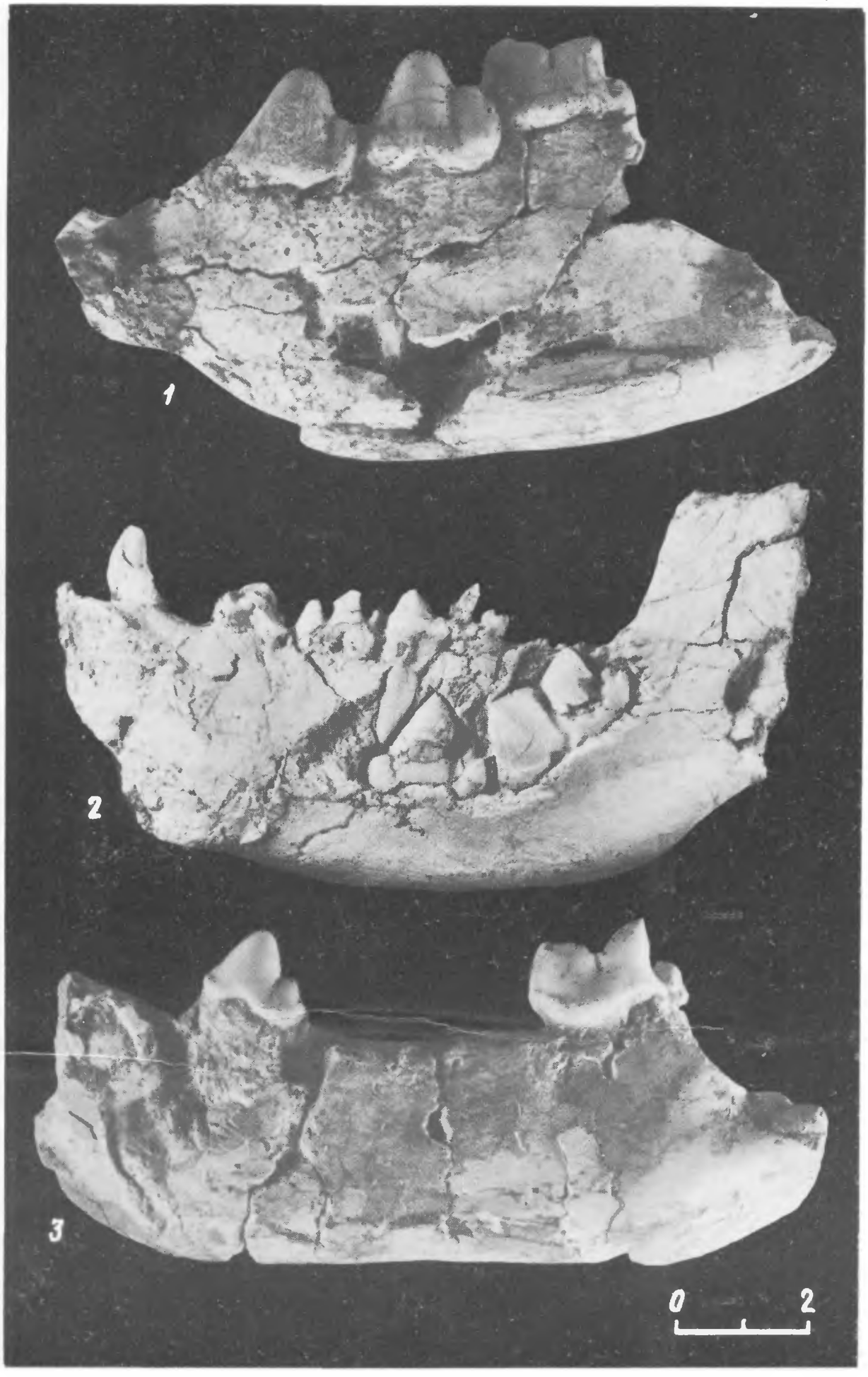


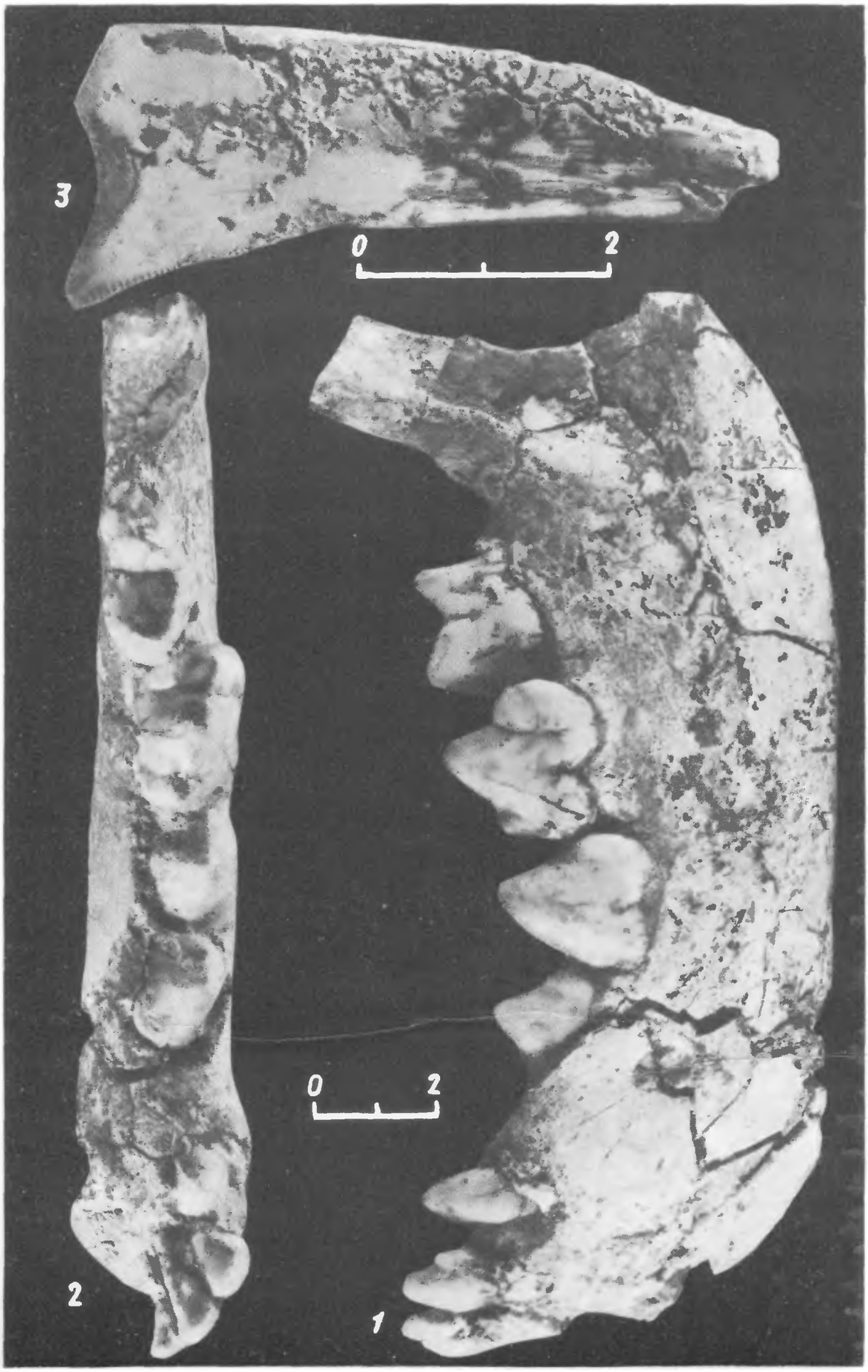
Зак. 1331

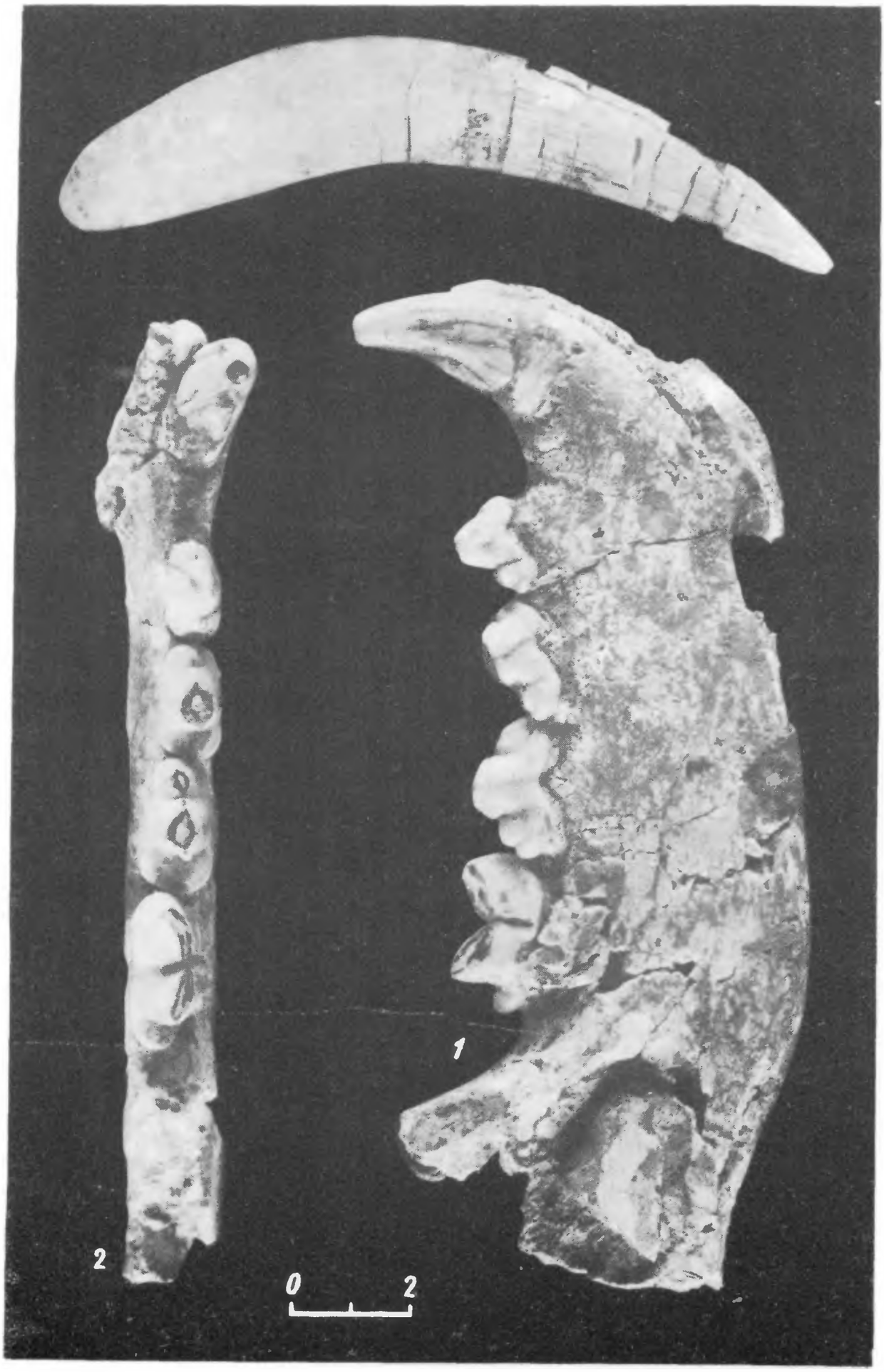

1
2
3
4
5
6
0
2

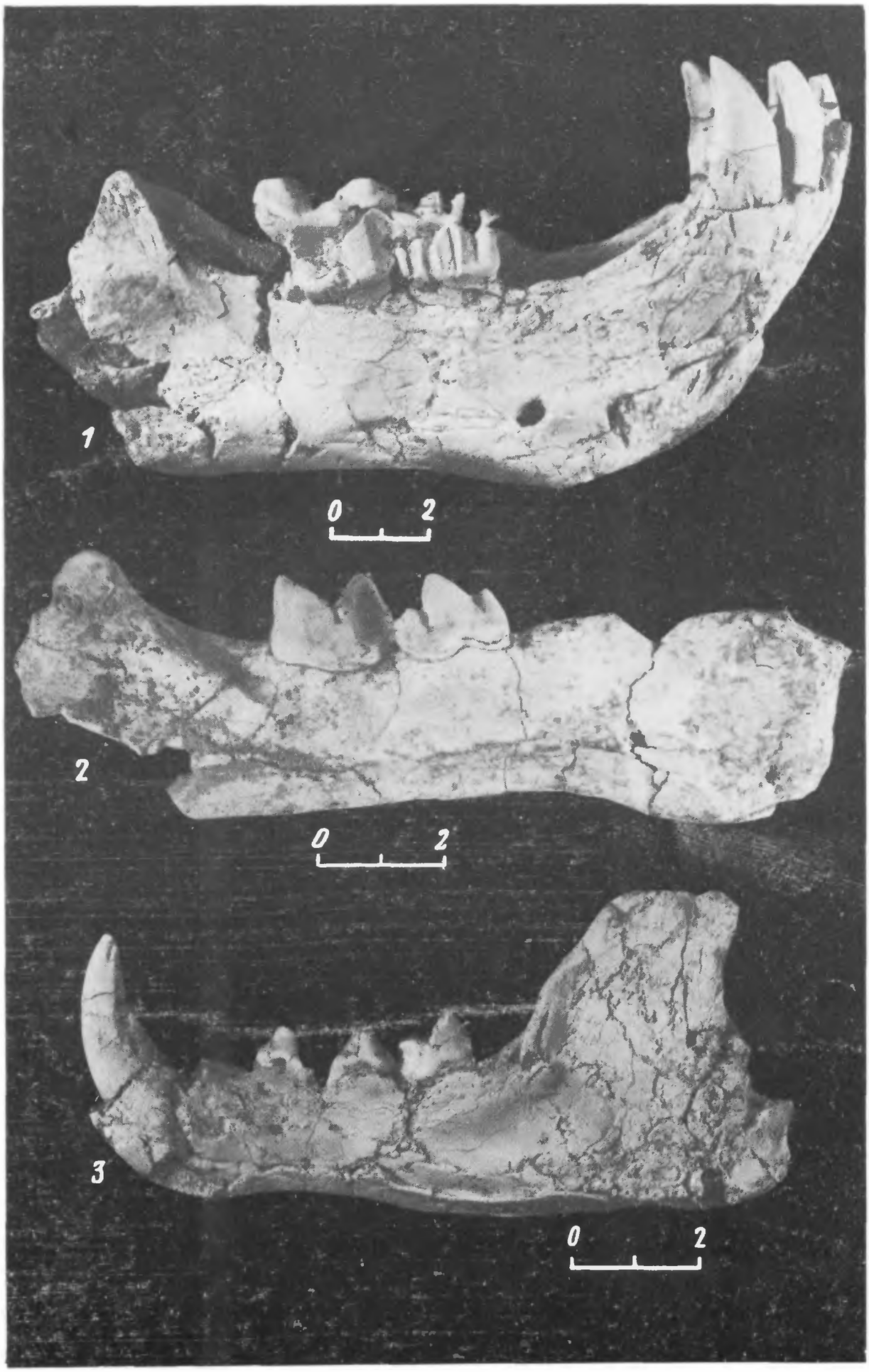

5
4
3
2
1
0
2


0 2
1
2
5
6
3
4
0 2


1
2
3
0
2


3
0
2
0
2
2
1


1
2
0
2


1
0 2
2
0 2
3
0 2