

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая работа представляет собой попытку сопоставления данных по четвертичной фауне млекопитающих Восточной и Западной (преимущественно Центральной) Европы¹.

Для того чтобы выяснить эволюцию разных форм и изменение фаун в целом, необходима синхронизация местонахождений. В этом отношении имеются большие трудности, так как у разных авторов наблюдаются большие разногласия в понимании протяженности и положения в пределах четвертичного периода разных его отделов, называемых одинаково. Каждому, кто занимается четвертичными млекопитающими, приходится встречаться с этими несогласиями, очень затрудняющими понимание истории фауны. Для облегчения этого понимания мне казалось полезным дать несколько сопоставлений, основанных на изучении работ советских и зарубежных авторов.

За последнее время наблюдается усиленное внимание геологов и палеонтологов к вопросам расчленения четвертичного периода и положения его нижней границы. Предлагаются разные схемы, часто сопровождаемые указаниями основных местонахождений и руководящих форм разных отделов. В настоящей работе поставлены следующие задачи.

А. Дать сопоставление расчленений антропогена на крупные отрезки у разных авторов и названий у них этих отрезков.

Б. Перечислить важнейшие местонахождения в Восточной и Центральной Европе и указать приуроченность их к подразделе-

¹ В дальнейшем я условно принимаю границу между Восточной и Западной Европой по западной границе СССР.

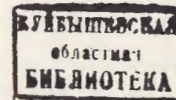
А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р.
КОМИССИЯ ПО ИЗУЧЕНИЮ ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА

Вера ГРОМОВА

КРАТКИЙ ОБЗОР ЧЕТВЕРТИЧНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЕВРОПЫ

(ОПЫТ СОПОСТАВЛЕНИЯ)

Л 19 К 6 2 1



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА • 1965

ниям плейстоцена. Я ограничиваюсь указанными областями за невозможностью охватить весь земной шар и привлекаю пока лишь ближайшие к Восточной Европе страны, синхронизация с которыми должна быть установлена в первую очередь. Южная Европа, в частности Испания, фауна которой очень своеобразна, в наш обзор не включена, за некоторыми исключениями.

В. Дать распределение по отделам и ход изменения во времени ряда руководящих форм млекопитающих. При этом использованы далеко не все группы и роды, что было бы не под силу автору, но лишь наиболее изученные из характерных в стратиграфическом отношении.

Г. Показать синхронность на западе и на востоке некоторых фаунистических рубежей; в некоторых случаях предложить объяснение отдельных расхождений.

Поставленные цели отражены в таблицах. При сложности задач и существующих разногласиях наши схемы, без сомнения, имеют временный характер, но, может быть, они все же помогут согласованию мнений различных авторов по затронутым вопросам.

По характеру моей специальности мне ближе всего палеонтологическая литература, которой я в основном и пользуюсь.

Кроме выполнения указанных выше задач, мне казалось необходимым дать общий очерк распределения ландшафтных зон в Европе в антропогене, так как от этого в значительной степени зависит распределение животных в разные эпохи плейстоцена.

В мою задачу не входило дать полный перечень находок того или иного животного, но лишь общий характер их распределения в пространстве и изменения во времени.

Я сердечно благодарю моих молодых друзей и коллег: Э. А. Вангенгейм, И. А. Дуброву и Е. Л. Дмитриеву, помогавших мне в получении нужной литературы, без чего настоящая работа не могла бы быть написана.

Глава первая

СОПОСТАВЛЕНИЕ РАСЧЛЕНЕНИЙ

Таблица 1 отражает разнообразие взглядов на расчленение антропогена. Из таблицы видно, что указание о находке какой-либо формы в том или ином отделе, например в «нижнем плейстоцене», имеет у разных авторов совершенно различный смысл. Существует по меньшей мере пять различных схем. Мы сочли необходимым принять в качестве эталона классическое альпийское деление на ледниковые и межледниковые эпохи, с которыми сопоставляем схемы разных авторов. Насколько затруднительно сопоставление при отказе от универсальных эталонов, видно на примере работ М. Крецоля (Kretzoi, 1961) и М. Ван дер Флерка (Van der Vlerk, Florschütz, 1953), которые приводят только свои местные названия. Некоторые авторы, сохраняя, по существу, то же деление, что в альпийской схеме, предлагают другие универсальные названия, например Ф. Цейнер (Zeuner, 1952, 1959), но его названия неблагозвучны, трудно запоминаемы и не ясно, в чем же их преимущество. Так же поступает и Крепой, обозначая древнейший и ранний плейстоцен названиями Villanyium и Biharium. Вряд ли войдут в общее употребление эти новые, непривычные обозначения, притом основанные как и более дробные его деления, преимущественно на фауне грызунов, так что корреляция с другими местонахождениями очень затруднена. Уж если отказываться от альпийской терминологии, то удачнее нам кажутся обозначения С. А. Яковлева (1956) — древнеледниковье, древнемежледниковье и т. д. В первый столбец табл. 1 мы дополнительно вводим эти названия¹.

Наиболее широко принято в настоящее время положение нижней границы четвертичной системы под виллафранкскими отложениями (синхронными калабрийским итальянской морской стратиграфии)². До 1948 г. эта граница проводилась над упомянутыми отложениями, которые считались верхнеплиоценовыми; в 1948 г. Международный геологический конгресс в Лондоне рекомендовал спизить границу под виллафранкские отложения (Report of the eighteenth Sess., 1950), исходя из того, что в это время в

¹ В русском издании работы Ф. Цейнера (1963) его термины переведены на русский язык, но все же они менее удобны, чем предложенные С. А. Яковлевым, например «преддиредпоследнее оледенение».

² Подробно о виллафранке см. на стр. 13.

Альпийская схема (в скобках — другие распространенные обозначения)		INQUA Ленинград, 1932; Менделеевский стратиграфический комитет, 1963	В. И. Громов, И. И. Краснов, К. В. Никифорова, 1958; Те же и Е. В. Шанцер, 1960	В. И. Громов, И. И. Краснов, К. В. Никифорова, Е. В. Шанцер, 1961
Голоцен		Голоцен	Голоцен	Голоцен
Вюрм (новоледниковые, валдайское, калининское, висло)		Верхний (поздний) плейстоцен	Верхний поздний	Верхний (поздний)
Рисс-вюрм (новомежледниковые, микулинское, мгинское, зем)				
Рисс (среднеледниковые, днепро-валяе)	RII (московское, варта)	Средний плейстоцен	Плейстоцен	Плейстоцен
	RI (дрента)			
Миндель-рисс (среднемежледниковые, лихвинское, голыштин)		Средний плейстоцен	Нижний (ранний)	Нижний (ранний)
Миндель (2-е раннеледниковые, онокое, эльстер)	MII Кортон MI			
Гюнц-миндель (древнемежледниковые, кромер)		Нижний (ранний) плейстоцен	Эоплейстоцен	?
Гюнц (II ?) (1-е древнеледниковые)				
Гюнц I-Гюнц II переходный (тегеленский, сепрестский)				
Гюнц (I ?) (дунайские ледниковья)	Виллафранк	Верхний (поздний) плиоцен	Нижний (ранний)	Нижний (ранний догюнц)

M. Kretzoi, 1961	W. Ditrich, 1953; K. Adam, 1954 a, б, 1961, 1964; E. Theinius, 1961, 1962	H. Kahlke, 1961, 1962; D. Hooyer, 1962; P. Samson et C. Radulesco, 1962	B. Kurten, 1960 a, б; 1961	F. Zeuner, 1952, 1959
Голоцен	Голоцен	Голоцен		
Верхний (поздний) плейстоцен	Верхний (поздний) плейстоцен	Верхний (поздний) плейстоцен	Верхний (поздний) плейстоцен	Верхний (поздний) плейстоцен
				Последнее ледниковье
Средний плейстоцен	Средний плейстоцен	Верхний отдел	Верхний (поздний) плейстоцен	Средний плейстоцен
				Последнее межледниковье
Нижний (ранний) плейстоцен (бихарий)	Нижний (ранний) плейстоцен	Нижний отдел	Средний плейстоцен	Предпоследнее (пенульгатное) ледниковье
				Предпоследнее (пенульгатное) межледниковье
				Средний плейстоцен
Древнейший плейстоцен (вилланий)	Древнейший плейстоцен (Ältestpleistozän)	Нижний (ранний) плейстоцен	Переходный	Верхний (поздний) плиоцен

синхронных морских отложениях замечаются первые признаки похолодания в фауне морских моллюсков (Migliorini 1950; Венцо, 1964). С. Венцо указывает появление в это время холодных форм и в наземной флоре. Так принимается эта граница большинством зарубежных авторов. Напротив, в Советском Союзе официальная точка зрения основывается на старом толковании, и эта граница проводится над апшеронскими отложениями, синхронными, как полагают, виллафранкским и калабрийским¹. Многие советские палеонтологи придерживаются новой точки зрения, в основном совпадающей с зарубежной, однако некоторые и сейчас стоят на старых позициях (Топачевский, 1957; Габуния, 1958, 1962; Пидопличко и Топачевский, 1962).

В случае перенесения виллафранкской эпохи в антропоген она или называется древнейшим плейстоценом (Ältestpleistozän — Дитрих, Тениус, Адам, Крецо и др.), или получает название нижнего плейстоцена, причем прежний нижний присоединяется как часть к среднему (Кальке, Хойер и др.), или, наконец, как это часто встречается в советской литературе, получает название эоплейстоцена — название, предложенное В. И. Громовым (1957; Громов и др., 1958, 1960, 1961). К эоплейстоцену часто присоединяют в качестве верхнего яруса и нижний плейстоцен других авторов (Громов, Краснов и др., 1958, 1960), иногда со знаком вопроса (те же, 1961) или даже и часть среднего (Громов, Алексеев и др., 1965).

Мы оставляем пока без рассмотрения средний плиоцен старого деления, часть которого в последнее время советские геологи усиленно и, видимо, не без основания предлагают включить в антропоген в качестве самого нижнего, довиллафранкского яруса (Никифорова и Алексеева, 1959; Алексеева, 1961а, б). В обзорной работе В. И. Громов с соавторами (1961) помещают его в нижний эоплейстоцен под названием астиийского яруса, но со знаком вопроса (Громов и др., 1961, табл. 1). Таким образом, нами не рассматриваются фауны Руссильона, Монпелье, баротские фауны Венгрии, молдавские фауны, описанные П. П. Хоменко, фауна Косаякнинского карьера и др. Сюда же, видимо, относится «нижний виллафранк» П. Бу (Bout, 1960) Франции и Италии и «нижний виллафранк» Румынии (Samson et Radulesco, 1963). Этот вопрос еще находится в стадии обсуждения. Не входит в наш обзор и голландский отдел антропогена.

Неясно положение гюнца альпийского деления. Нередко об этом отрезке времени не упоминают и, по-видимому, его автоматически включают в нижний плейстоцен. Однако когда гюнец делят на GI и GII, то границу между древнейшим и нижним плейстоценом проводят под GII, по крайней мере интерстадиал GI/II, когда он указывается, помещается под этой границей (классическое ме-

¹ Официальная точка зрения наша, в частности, свое отражение в «Основах палеонтологии. Млекопитающие» (1962).

стоахождение Тегелен — см. работы Шредер, Хойера и др.), хотя иногда гюнецский интерстадиал помещают над этой границей (Zeuner, 1959)¹. Нередко гюнец включают в виллафранкский ярус, причем иногда его делят на три стадии (Венцо, 1964).

Разнообразны положение и объем «среднего плейстоцена». В одних случаях он, как и прежде, остается в объеме миндельрисса и рисса (схемы — Межведомственного стратиграфического комитета в СССР, Тениуса, Адама, Дитриха, Цейнера, Крецо и др.), в других — заменяет собой прежний нижний (нижним же называется древнейший, виллафранк — Куртен), или, наконец, включает в себя весь ранний и средний плейстоцен других авторов (Арамбур, Хойер, Кальке); в последнем случае он делится на ранний средний (G, GM и M) и поздний средний — MR и R (ранним плейстоценом при этом называют виллафранкскую эпоху). У советских геологов и палеонтологов средний плейстоцен (MR и R) нередко получает название раннего и весь плейстоцен получает двойное деление: бывший ранний (G, GM и M) уходит в эоплейстоцен в качестве его верхнего яруса (Громов, Краснов и др., 1958, 1960, 1961). В наших таблицах мы принимаем тройное деление надвиллафранкского плейстоцена, как это принято в официальных установках в Советском Союзе.

Различно проводится более дробное деление раннего плейстоцена, если принимать его по старой схеме или по схеме Адама — Тениуса. Если К. Адам делит его на четыре фазы — раннюю степную (гюнец), лесную (гюнец-миндель), позднюю степную (предминдель) и миндельскую, то Э. Тениус, по видимому, принимает три (Thénius, 1962), объединяя две последние в одну, а Б. Куртен, по которому рассматриваемый отрезок времени является средним отделом, делит миндельскую стадию на две: MI и MII (Kurten, 1960a).

Много затруднений вносит в корреляцию детальное расчленение некоторыми авторами древнейшего плейстоцена (виллафранка). Куртен (Kurten, 1960a, б) делит догюнецский отдел на пять стадий, приурочивая к ним разные местонахождения Италии и Франции; М. Крецо на основании находок грызунов в Венгрии делит доацилийский отдел (= древнейшему плейстоцену) на пять стадий, из которых только последняя соответствует виллафранку и т. д.

Советские палеонтологи не делают так дробно древнейший плейстоцен. Очень вероятно, что дальнейшее изучение фаун выявит расчленение его на ряд этапов, но пока в отношении состава млекопитающих виллафранк Восточной Европы предстает перед нами как единое целое; как уже указано, очень вероятно, что к нему будет присоединен более древний, «астийский» ярус.

¹ О вероятной причине этого см. на стр. 52.

В наших сопоставлениях мы принимаем лишь двойное деление древнейшего плейстоцена, фаунистически наиболее ясное: на нижнюю его часть, или виллафранк, и верхнюю, которую называют сенпрестским, тегеленским или переходным временем; по мнению многих, оно синхронно интерстадиалу GI/II, иногда его включают уже в ранний или нижний плейстоцен.

В последующих таблицах мы придерживаемся деления Дитриха — Адама — Тениуса, которое кажется нам наиболее рациональным. Включение нижнего плейстоцена в одно подразделение со средним (Арамбур, Кальке, Хойер) несоразмерно увеличивает весь «средний плейстоцен» и игнорирует значительные различия между его частями в фауне. Более правильным, с фаунистической точки зрения, кажется объединение среднего плейстоцена с верхним (Куртен): ясно выраженное в среднем плейстоцене (в риссе) похолодание, сказывающееся на фауне, продолжается и в верхнем. Однако это проявляется только в риссе; миндель-рисская фауна часто имеет ясный теплолюбивый облик, и эта эпоха оказывается присоединенной к расширенному верхнему плейстоцену искусственно. Таким образом, тройное деление плейстоцена в его прежнем объеме и четверное — в новом более правильно и к тому же привычнее, чем предлагаемые новые деления.

Обозначение «эоплейстоцен», введенное В. И. Громовым и широко применяемое в советской литературе, подчеркивает своеобразие древнейшей из антропогенных фаун — наличие пережитков в виде мастодонтов и гиппарионов, присутствие позже исчезающих родов — *Leptobos*, *Archidiskodon*, некоторых родов оленей, некоторых видов — *Sus strozzi*, *Equus stenonis*, некоторых грызунов. Все же общая близость к плейстоценовым фаунам настолько велика, что противопоставлять этот отдел, как равноценный, всей совокупности остальных отделов плейстоцена, как кажется, нет достаточных оснований. Да и самый термин «эоплейстоцен» (зая плейстоцена) показывает уже на принадлежность к плейстоцену. Кажется правильнее считать этот отдел равноценным другим отделам плейстоцена: раннему, среднему и позднему. В таком случае он будет включать в себя виллафранкскую и сенпрестскую эпохи и будет равнозначен древнейшему плейстоцену немецких авторов.

Термин «древнейший плейстоцен» (*Ältestpleistozän*), предложенный В. О. Дитрихом¹, предпочтительнее, чем «эоплейстоцен» уже потому, что привычен и понятен по самому смыслу слова, а потому не вызовет затруднений в его понимании у зарубежных авторов. Присоединять к этому отделу фауну тираспольского гравия, как это предлагалось (Громов, Никифорова и др.), не кажется желательным, так как эта фауна имеет облик классических нижнеплейстоценовых фаун Западной Европы (Мосбах, Зюссенборн, и др.), о чем говорит хотя бы такой топкий индикатор, как

¹ Сообщено мне В. О. Дитрихом в письме от 19.VI 1963 г.

Mammuthus trogontherii (= *Elephas wüsti*)¹, притом наиболее характерные животные древнейшего плейстоцена — *Archidiskodon*, *Equus stenonis*, *Equus robustus*, *Leptobos* — на этой стадии уже отсутствуют. Это присоединение не так давно было поставлено под сомнение и некоторыми из предложивших его авторов (Шанцер, см. Громов и др., 1961, знак ? в соответствующей колонке табл. 1). Однако в последних работах В. И. Громова, Э. А. Вангенгейм и К. В. Никифоровой (1965; Громов, Алексеев и др., 1965) в эоплейстоцен определено включена не только фауна тираспольского гравия, но и фауна последующей, миндель-рисской эпохи (касожские и сингильские слои Нижнего Поволжья), что по фаунистическим данным кажется еще менее целесообразным.

¹ Подробно см. на стр. 36.

Глава вторая

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВО ВРЕМЕНИ ВАЖНЕЙШИХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

Очень много затруднений создает помещение разных местонахождений фауны в те или иные отделы плейстоцена. В этом отношении существуют значительные разногласия. Как уже указывалось, мы придерживаемся схемы Дитриха — Адама — Тенниуса и указания других авторов переводим на язык нашего расчленения согласно табл. 1. Но и в этом случае имеются разногласия. Отчасти это связано с разделением некоторыми авторами ледниковый на два с интерстадиалом между ними. Так, классическую лесную фауну Мауэра близ Гейдельберга К. Адам, Э. Теннус и другие авторы относят к юнц-миндельскому межледниковью М1/II. Но отсутствие единства в датировках коренится и в других причинах. Локализация во времени далеко отстоящих местонахождений часто строится на сравнении их видового состава. Однако нередко одни виды тождественны в двух местонахождениях, а другие — различны. Это может зависеть от разных климатических и ландшафтных условий, от миграций или их затрудненности, от неодинаковой степени изученности разных групп, от разного понимания объема систематических категорий и других причин. Отсюда — возможность различной оценки. Различия в датировках иногда очень значительны. Так, известное раннеплейстоценовое местонахождение Зюссенборн близ Веймара К. Адам помещает в самое начало минделя II, до максимума оледенения, Г. Кальке — в миндель I¹ (основные слои местонахождения), Б. Куртген, Э. Теннус — в предыдущее оледенение — в юнц (II? — В. Г. А. Папп и Э. Теннус (Papp, Thenius, 1949) настолько расходятся в датировках с другими авторами, что их размещение приводит к противоречиям. Достаточно упомянуть, что Мауэр и Мосбах приходится у них на миндель-рисс.

Больше всего расхождений имеется по древнейшему и нижнему плейстоцену; средний, а особенно верхний в этом отношении менее спорны.

Не углубляясь в историю изучения и толкования местонахождений, мы руководимся новейшими работами, сводками и рефератами советских и зарубежных авторов. Много дают в этом отношении работы Л. И. Алексеевой, Е. И. Белиевой, В. И. Громов

¹ Миндель I — ранняя, более слабая фаза миндельского оледенения.

И. А. Дуброво, К. Адама, П. Бу, В. Дитриха, Д. Хойера, Г. Кальке, М. Креция, Б. Куртгена, Л. Майе, П. Самсона и К. Радулеску, А. Шредер, М. Вире, Ф. Цейнера и многих других.

При распределении местонахождений (табл. 2) мы приняли за основные вехи некоторые из них, наиболее общепризнанные в отношении возраста. Сюда относятся прежде всего местонахождения уже упоминавшейся виллафранкской фауны, получившие свое название от Виллафранки близ г. Асти в Пьемонте (Италия). С виллафранкской эпохи мы начинаем обзор в наших таблицах. К ней почти согласно относят и отложения долины р. Арно. Однако новейшие исследования показали, что если отложения Валь д'Арно в нижнем течении реки строго синхронны, как и в Виллафранке близ Асти, морским калабрийским отложениям, принимаемым большинством геологов за начало плейстоцена, то в среднем течении Арно (так называемое верхнее Валь д'Арно), откуда происходит основная масса итальянских костных остатков этого времени, фауна не одновозрастна (Viret, 1954, 1956; Bout, 1960; Шандер, 1962). Первоначальное изучение ее было проведено на материале, собранном не *in situ*, а в осыпях; между тем в разрезе имеется по меньшей мере три костеносных слоя. Из верхнего происходят остатки *Palaeoloxodon antiquus*, *Mammuthus primigenius*, *Dicerorhinus mercki*, *Equus caballus*, *Megaloceros*, *Bos primigenius*, относящиеся, видимо, к среднему или верхнему плейстоцену; второй слой — песчано-галечный аллювий — содержит остатки *Archidiskodon meridionalis*, *Equus stenonis*, *Leptobos* — формы, характерные для Виллафранки близ Асти; в нижнем озерном слое найдены только кости *Tarirus arvernensis* и *Ursus etruscus*. Неясно, откуда происходят кости *Miomys intermedius*, *Equus (Asinus) hydruntinus* и некоторых крупных хищников. Таким образом, если принять за эталон древнейшего плейстоцена отложения Виллафранки близ Асти, то в верхнем Валь д'Арно синхронны им только средние, песчано-галечниковые отложения. В последние годы (Венцо, 1964) в Италии изучено богатое местонахождение Леффе (Бергамо) с классической виллафранкской фауной: архаической формой *Archidiskodon meridionalis*, *Dicerorhinus etruscus*, *Leptobos* и др. (лошадей нет). Интересно, что в верхних горизонтах автор уже устанавливает прогрессивную форму *A. meridionalis* (см. об этом на стр. 33).

Фауна типа Валь д'Арно широко распространена в Западной Европе. Лучше всего известна фауна эпохи, переходной от плиоцена к плейстоцену во Франции. П. Бу (Bout, 1960), изучивший геологически и фаунистически многочисленные местонахождения этого времени во Франции, различает три этапа развития фауны за это время: 1) нижний виллафранк, для которого характерны два вида мастодонтов — *Anancus arvernensis* и *Mastodon borsoni*, большое количество тапиров, носорог, близкий к *Dicerorhinus megarhinus*, настоящие слоны отсутствуют; 2) нижний отдел

Распределение основных местонахождений четвертичной фауны (расчле

Расчленение плейстоцена	Европейская часть СССР	ГДР, ФРГ, Нидерланды	
Верхний	Вюрм	Мадленские и азильские стоянки	Линдельтальские пещеры, Вестергелль, Риксдорф (WII — WIII), Ротер Берг (близ Фрейбурга), Каннштадт верхний (близ Штутгарта)
	Рисс-вюрм	Ориньянские, солотрейские и позднемустье́рские (?) стоянки	Таубах и Эррингсдорф — нижние травертины (близ Веймара), Каннштадт нижний (близ Штутгарта), Бургтонна (близ Готы), Фёбен
Средний	Рисс	Позднемустье́рские и оринья́нские стоянки	Штейнгейм верхний, галечники близ Дрездена и Лейпцига
	Миндель-рисс	Хазарские слои Поволжья, раннемустье́рские стоянки ? Бинагады Свягильские и касожские слои Поволжья	Штейнгейм средний (главный), Геппенлох, Вельслебен (близ Шнейбека)
Нижний	Миндель II	Тираспольский гравий	Мосбах верхний, Штейнгейм нижний, Ахенгейм, Франкенхаузен
	Миндель I/II		Мосбах средний (главный)
	Миндель I		Зюссенборн (главный), Эрпфинген (каменоломни)
	Гюнц-миндель	? Ахалкалаки (Грузия)	Фойгштедт, Мауэр, Франкенбах (близ Гейльбрунна), Иокгримм верхний
Гюнц (II?)	Синяя балка (Тамань), Тихоновка, Ногайск (Запорожская область), Порт Катон	Мосбах нижний, Гольдсхёф (Аален), Розенштейн (в Штутгарте), Иокгримм нижний	
Древнейший	Переходный (тегеленский)		Тегелен, Эрпфинген (пещеры)
	Виллафранк	Хапры, Ливенповка, Морская, Воловая балка, Пескупс, Крыжановка, одесские лиманы (верхний курьяльник), Каиры (Херсонская область)	Ильм, Зюльпфельд, Юксен

* Иногда помещают в рисс-вюрм (Шейнер).
** Сенез иногда считают виллафранкским (Шейнер, Арамбур).

Таблица 2
нение плейстоцена по Дитриху — Адаму — Теннису, см. табл. 1)

Австрия, Швейцария	Венгрия	Чехословакия	Англия	Италия, Франция
Тейфельслоке (близ Эггенбурга), Кесслерлох (Ганген), Швейцербильд, Петерсфельд	Пилисчанто (Piliszsanto), Имталонкё (WI — WII) (Istallöskö)	Штамберг (Stramberg) в Моравии и др.	Дербайшир (WI — WII)	
Виллендорф, Котенше, Шилка, Пшедмост, Валлергейм	Дорог, Шюттё (Süttö)	Гановпе, Коперузи (Kopercusi)	Брандон (Суффольк), Брентфорд (Мидлсекс), Баррингтон (Эссекс)	
Вильдирхли *			Сванскомб верхний	
	Таркё		Грейс-Таррок (Эссекс), Клэктон (Эссекс), Сванскомб нижний (Кент)	
Закдлинген	Темпломхель Гомбасек (Gombasek), Виллань-8	Златый Конь (пещера) (Zlatykon)		
Хундсгейм	Нодьоршанхедь (Nagyharsany-hegy), Виллань-8 (нижний), Виллань-6		Форест-Бед средний (главный)	Аббевиль верхний
	Пюплькюрдё (Püspökfürdő), Брашшо (Brasso)		Вейбурнский край, Форест-Бед (нижний ?)	
	Кишланг (Kisláng), Эрчи, Виллань 5 и 3, Беремнд 1		Норвичский край	Солилак, Кре де Пейроль, Сен-Пре, Сенеза **, Сензель, Мальбаттю
	Беремнд 5 ?	Хайначка (Ajnacska)	Ньюбурнский и другие Красные краги	Виллафранка Асти; нижнее и верхнее Валь д'Арно, Сен-Валье, Шаньи, Купе, Шиллак, Пардине (верхнее Перрье) ***, Аббевиль нижний

*** Пардине (верхнее Перрье) некоторые считают более древним, чем виллафранк (неуверенность в присутствии слонов, наличие тапира и гребнезубого мастодонта — Бу, Арамбур).

верхнего виллафранка с типичной виллафранкской фауной — *Anancus arvernensis*, *Archidiskodon* примитивного типа, *Diceroshinus etruscus*, *Equus stenonis*, тапиры очень редки, как и другие пережитки плиоцена, *Mastodon borsoni* исчезает; 3) верхний отдел верхнего виллафранка с *Archidiskodon* прогрессивного типа, *Leptobos*, *Hippopotamus*; *Equus stenonis* и *Diceroshinus etruscus* остаются, мастодонты и гиппарионы окончательно исчезают.

Наиболее богатыми местонахождениями первого типа П. Бу считает Виалетт и Этуар (в Перрье), второго — Купе, Шиллак, Шаньи, Сен-Валье, третьего — Сензель, Сенез, Мальбаттю, Кре де Пейроль. Астийский этап (по современным взглядам, верхнеплиоценовый) совпадает с нижним этапом П. Бу.

Следует сказать, что длительное существование этих переходных фаун, разнообразие местных условий жизни, а потому неодновременное появление и исчезновение отдельных родов и видов в разных местах — все это привело к разнообразию взглядов на расчленение этой эпохи и на проведение границы между третичным и четвертичным периодами. Принятый еще Э. Огом в 1911 г. критерий — первое появление родов *Bos s. l.*, *Equus s. l.*, *Elephas s. l.*¹, хотя в общем имеет силу и сейчас, не всегда оправдывает себя, так же как и критерий исчезновения архаичных родов — *Mastodon*, *Anancus*, *Hipparion*, *Machairodus s. l.* Не всегда подтверждается и схема П. Бу даже его собственными данными. Так, в Шаньи имеются оба мастодонта вместе с *Archidiskodon*, т. е. сочетание его первого и второго этапов. Гиппарионы встречаются в «верхнем виллафранке» Перрье, тапиры, характерные для первого этапа П. Бу, попадаются и на более поздних этапах — в Кроза, Шаньи. Как неоднократно указывалось, оценка возраста должна быть сделана по общему составу фауны.

Деления, предложенного П. Бу, придерживаются Б. Куртен (Kurten, 1963) и М. Вире (Viret, 1954), а для Румынии — П. Самсон и К. Радулеску (Samson, Radulesko, 1963). Наиболее употребительно в настоящее время расчленение переходных фаун, по которому первый этап П. Бу относится к верхнему плиоцену (если придерживаться взгляда, рекомендованного Геологическим конгрессом 1948 г.), т. е. к астийскому ярусу, второй этап Бу — к самому нижнему ярусу плейстоцена — виллафранку, третий — к сенпрестскому (тегеленскому, или переходному) времени.

Сходна с этим и точка зрения В. Дитриха (Dietrich, 1953, стр. 426—427) с той разницей, что второй этап П. Бу он называет нижним виллафранком, третий — верхним. При этом гиппарионов он в нижний виллафранк Европы уже не включает и в род *Allohippus* на этом этапе включает только вид *stenonis*, в верхний — только *robustus*. Как увидим ниже, то и другое не совсем верно.

¹ Теперь разделены на роды и подроды.

В Восточной Европе типичной виллафранкской фауной является фауна песков в Хапрах в Приазовье (Громов, 1948) и в Ливенцовке в Ростове-на-Дону (Байгушева, 1964); вторая подробно еще не описана. Обе они включают все формы, характерные для виллафранка Италии и Франции, с добавлением форм более континентального климата (верблюды, страусы и другие, см. в специальной части).

По-видимому, виллафранкского возраста и кувальницкие отложения одесских лиманов, по крайней мере их верхние горизонты. Мнения об их возрасте различны (обзор их см. у Степанова, 1962), но фауна млекопитающих этих отложений (Никифорова, 1962б, стр. 53) типично виллафранкская и очень близка к фауне Хапров и Ливенцовки. Виллафранкскими считают верхнекувальницкие отложения также К. В. Никифорова (1962б) и А. И. Шевченко (1963); последний автор называет их фауну одесским комплексом и находит состав грызунов ее близким к ливенцовскому. Как и в Западной Европе, в Восточной известен предшествующий этап, соответствующий астийскому ярусу, где среди типичных неогеновых животных иногда встречаются остатки лошади (*Equus cf. stenonis*)¹ и слона *Archidiskodon*; это установлено, например, для Косякинского карьера в Ставропольском крае (Габуния, 1961). Таким образом, схема Ога нарушается и здесь. Вероятно, виллафранкского возраста и фауна у с. Каиры Херсонской области, описанная В. А. Топачевским (1957). Возможно, что она песчольно моложе, так как не содержит остатков *Anancus arvernensis*².

Из более поздних местонахождений Западной Европы наиболее надежны по возрасту Тегелен в Нидерландах и Мосбах (три слоя) в ФРГ. Тегелен помещают в интерстадиал гюнц I — гюнц II (Шрёдер, Хойер, Куртен, Цейнер), т. е. в самый верхний отдел древнейшего плейстоцена, после виллафранка; так же мы помещаем его и в наших таблицах, хотя некоторые относят этот интерстадиал уже в нижний плейстоцен (Цейнер), а Б. Куртен выделяет его в эпоху, переходную между древнейшим и ранним плейстоценом. Иногда Тегелен относят даже в гюнц-миндельское межледниковье (Woldstedt, 1950 — по Azzaroli, 1953, стр. 85). Французское местонахождение Сенез иногда помещают в тегелен, иногда — в виллафранк. Очень возможно, что там имеются слои разного возраста (Schaub, 1943). Мы помещаем его в тегелен, что кажется более вероятным — при большом материале там отсутствуют мастодонты. К этому же времени большей частью относят и французское местонахождение Сен-Пре.

¹ Это и дало основание некоторым советским авторам включить этот фаунистический этап в антропоген под названием «молдавский комплекс» (Никифорова и Алексеева, 1959; Алексеева, 1961а, б).

² В описании фауны из с. Каиры большое внимание уделяется мелким млекопитающим — грызунам, насекомоядным.

Трудный вопрос представляет собой богатейшее местонахождение четвертичных млекопитающих Форест-Бед (близ Кромера) в Англии. Его относили и в виллафранк, и в нижний плейстоцен; выясняется, однако, что серия Форест-Бед не одновозрастна: там есть и виллафранкские и нижнеплейстоценовые фауны, последние даже двух разных возрастов (Azzaroli, 1953). Трудно все же принять, что основная фауна (средних и верхних горизонтов) относится к миנדель-рису, как это делает А. Адцароли (самые нижние горизонты, одновременные Вейбурнскому краю, он считает виллафранкскими); названный автор к миנדель-рису относит также местонахождения Мауэр, Мосбах и Зюссенборн, которые общепризнаны как гюнц-миндельские и миנדельские. Датировка его явно завышена. Мы принимаем здесь схему Ф. Цейнера (1963), по которой основная масса костей Форест-Бед относится к гюнц-миндельскому времени, самая нижняя фауна — к самым низам раннего плейстоцена (Вейбурнскому краю). Сходного мнения придерживается и К. Адам (Adam, 1952), признающий в Форест-Бед три горизонта: гюнцский (виллафранк), гюнц-миндельский и миנדельский.

Неодинаковы взгляды и на возраст богатого и хорошо изученного местонахождения Мосбах на нижнем Майне. Если К. Адам (Adam, 1964) в последнее время относит все три хорошо различимых фаунистически слоя — нижний («нижний степной»), средний («лесной») и верхний («верхний степной») — к дольстерскому (доминдельскому) времени, в течение которого происходили двукратные изменения климата и ландшафта (верхний принадлежит уже к похолоданию перед наступанием М1), то Г. Кальке (Kahlke, 1961б) помещает нижний слой ниже кромера (юнц?), средний — в коргонский интерстадиал (М1/II), и верхний — в миנדель II, а Б. Куртен (Kurten, 1960а) — все три слоя в разные отделы миנדеля. Соответственно различно и местоположение классических «лесных» фаун Мауэра близ Гейдельберга: в коргонском интерстадиале у Куртена, в кромерском интергляциале — у Адама и Кальке. В наших таблицах отражены взгляды Кальке.

Не вызывают особых разногласий богатое классическое местонахождение Штейнгейм на р. Мурре (основные слои, миנדель-рису) и травертины близ Веймара — Таубах, Эрингдорф и другие (их нижние горизонты, RW). Зюссенборнское местонахождение подверглось подробной ревизии Г. Кальке (Kahlke, 1961а), который основную его фауну ставит в М1.

Об английских местонахождениях мы знаем преимущественно по сводке Ф. Цейнера (1963), венгерские — распределены нами по М. Кретою (Kretzoi, 1961), который, к сожалению, детально анализировал фауны только до среднего плейстоцена. В частности, им охарактеризованы, главным образом на основании остатков грызунов, довиллафранкские фауны, которые не входят в настоящий обзор.

Местонахождения Восточной Европы, вследствие их еще слабой изученности и трудности синхронизации с Западной Европой, несколько раз меняли свое положение в представлении советских геологов. Так, фауна Тамани (из Синей Балки) в 1958 г. помещалась ими в гюнц II и гюнц-миндель (Громов и др.), в 1960 — в G1/II и GM, в 1961 г. — от G1 до GII включительно, в 1965 — в G и GM.

В наших таблицах мы располагаем ее по работе названных геологов 1961 г. Соответственно меняла свое положение и соседняя опорная фауна тираспольского гравия.

Заметим, что надо с осторожностью относиться к отождествлению возраста Синей Балки с другими местонахождениями Таманского п-ова — Цимбал, Капустина Балка и другие, как это иногда делается. Так, поскольку в Цимбале найден *Apancus arvernensis*, (Дуброво, 1963в), это местонахождение, возможно, старше Синей Балки, так как сочетание мастодонта с прогрессивной формой южного слона и с зюссенборнской лошадью в Восточной Европе не известно. Классический «таманский комплекс» В. И. Громова пока нужно принимать только для Синей Балки ¹.

Как видно из табл. 2, упомянутые фауны занимают более значительный интервал времени, чем фауны Западной Европы придены новые, промежуточные фауны древнейшего и раннего антропогена и вертикальное распространение известных до сих пор фаун сократится. Некоторые шаги в этом направлении можно видеть в местонахождении Порт Катон в Приазовье, которое, возможно, займет промежуточное положение между фаунами Халров и Синей Балки (Дуброво, Алексеев, 1964). Точно определить возраст таманской фауны в настоящее время не представляется возможным, так как отсюда известно слишком малое число форм. Прогрессивная форма *Archidiskodon meridionalis* подвид *tamanensis* (Дуброво, 1963а), мелкий зубр, лошадь, близкая к *Allohippus süssenbornensis*, отсутствие мастодонтов и гиппарионов — все это возможно в промежутке времени от сенпестской эпохи, до гюнц-миנדеля включительно.

Фауна тираспольского гравия, также опорная для Восточной Европы, к сожалению, не вполне одновозрастна (Лунгерсгаузен, 1938; Яцко, 1959), о чем, возможно, свидетельствует и состав лошадей (Громова, 1949а) ².

Во всяком случае, присутствие типичного *Mammuthus trogontherii* (= *Elephas wüsti*; Дуброво, 1963б), лошади, близкой или тождественной с *Allohippus süssenbornensis*, большерогого оленя *Orthogonoceros*, а также оленя группы *Cervus elaphus* без кроны (типа *acoronatus*) и формы носорога, переходного от *Dicerorhinus*

¹ Надо отметить, однако, что овернский мастодонт в Западной Европе встречается еще в тегелене и несколько позже.

² См. об этом на стр. 64.

etruscus к *D. mercki* (см. стр. 55), говорят о том, что в основном эта фауна синхронна фауне главных слоев Зюссенборна, т. е. относится к минделю (по Кальке, к MI).

Очень существенно положение так называемой хазарской фауны — одной из опорных антропогенных фаун Восточной Европы. Датированная сначала ресс-вюрмским межледниковьем (Громов, 1935), она позже была отнесена ко второй половине миндель-рисса (Громов и др., 1960) и частично — в начало рисса (Громов и др., 1961) и, наконец, полностью в рессе I (Громов, Алексеев и др., 1965).

Для истории фауны Восточной Европы большое значение имеет четвертичное местонахождение Бинагады на Апшеронском п-ове вблизи Баку. Это огромное кладбище позвоночных и беспозвоночных животных заключено в кире (загустевшая нефть)¹. Одних костей млекопитающих извлечено более 12 000; ряд исследователей, работавших над ними, установили 39 видов. К сожалению, эта фауна мало годится для синхронизаций, так как не содержит таких показательных животных, как слоны и зубры, а среди описанных имеется много эндемиков — 5 новых видов и 9 подвидов, нигде более не встреченных. Вероятно, причина этого эндемизма — изоляция района (по предположению Н. К. Верещагина — аридное редколесье саванного типа) от более северных лесостепных районов сухой безлесной степью. По этим причинам трудно установить возраст Бинагадинского местонахождения. Мнения ученых расходятся: указывают миндель-рисс и ресс-вюрм. Обилие остатков ослы скорее говорит о ресс-вюрмском времени (см. стр. 75).

Серьезные расхождения в датировках фаун Западной и Восточной Европы относятся к среднему и верхнему плейстоцену. Разногласия эти связаны с различиями определений возраста средней и верхнепалеолитических стоянок, из которых поступает большая часть костного материала в руки палеонтологов. Расхождения начинаются с культуры мустье (средний палеолит).

На западе большинство геологов считает временем раннего («теплого») мустье поздний отдел ресс-вюрмского межледниковья, позднего («холодного») — начальные стадии вюрма; на вюрм с его стадиями падает и весь известный в Европе верхний палеолит. В СССР многие геологи до последнего времени считали, что раннее мустье относится к миндель-риссу (ко второй его половине), позднее — к риссу; верхний палеолит занимает ресс-вюрм и вюрм (Громов, Краснов и др., 1960). Однако в последнее время намечается некоторое омоложение мустье: раннее передвигается в ресс, позднее — в первую половину ресс-вюрма. Совсем

по-новому освещается при этом возраст ориньякской культуры, которая предположительно появляется уже в рессе и продолжает существование в ресс-вюрме, т. е. частично сосуществует с мустье (Громов, 1961б, в). Это еще более затрудняет оценку геологического возраста фауны из стоянок названных культур.

Надо сказать, однако, что и в СССР многие геологи и археологи держатся тех же датировок, что и зарубежные (Иванова, 1965).

К сожалению, фауна мало может помочь в синхронизации палеолитических культур, так как состав ее на протяжении от рисса до вюрма включительно меняется большей частью вследствие изменения ареалов, вызванного переменной климата и ландшафта, и лишь незначительно в результате эволюции линий, так что указания на более ранний или более поздний возраст дать не может.

Однако есть надежда, что массовое изучение остатков из стоянок даст возможность установить направление изменений в разных линиях млекопитающих, что и позволит синхронизировать палеолитические стоянки. Это уже намечается для мамонта (см. в специальной части).

Вюрмская эпоха не является чем-то единым, как предполагалось раньше. Крупные колебания в распространении ледникового покрова заставляют исследователей в настоящее время разделять ее по меньшей мере на три стадии наступания льда, разделенные межстадиальными отступлениями; соответственно менялся и климат. Большой частью выделяют ранний вюрм — WI, средний — WII и поздний — WIII (Громов и др., 1961; Марков и др., 1961; Woldstedt, 1958); вторая стадия нередко подразделяется еще на две. Изменение фауны, сопутствующее этим колебаниям, к сожалению, не прослежено. В Западной Европе интересная и, сколько мне известно, единственная попытка этого рода сделана П. Самсоном и К. Радулеску (Samson, Rădulescu, 1959; Радулеску, 1962). Изучая фауну из пещер Добруджи (Румыния), К. Радулеску, принимавший четыре стадии наступания вюрмского оледенения, установил четырехкратную смену фаун млекопитающих, связанных с четырьмя лёссами и промежуточными слоями выветривания. При похолоданиях наступала холодная фауна — с мамонтом, волосатым носорогом, северным оленем, первобытным зубром, сайгой, лошастью, нередко с песцом. При потеплениях на смену холодной фауне являлись кабан, гигантский и обыкновенный олени, первобытный бык, осел.

В Восточной Европе подобных наблюдений сделано не было.

В табл. 2 мы даем датировки по преобладающим в литературе указаниям.

¹ Описание местонахождения дано в работах Н. И. Бурчака-Абрамовича и Р. Д. Джафарова (1955) и Н. К. Верещагина (1959а, стр. 131).

О ЛАНДШАФТАХ ЕВРОПЫ
В АНТРОПОГЕНЕ

Без знания распределения в пространстве и изменения во времени ландшафтной обстановки нельзя понять распределение млекопитающих. Между тем картина этой обстановки в Европе в четвертичное время настолько сложна, что разобраться в ней полностью неспециалисту нет возможности. Сложность эта зависит не только от изменений в ледниковые и межледниковые эпохи, от различий в Восточной и Западной Европе, связанных с более континентальным климатом в первой и с более морским — во второй, но и от того, что изменение во времени элементов климата — степени влажности и температуры — шло не параллельно, как это видно на кривых изменения этих элементов на рис. 29 в статье М. П. Гричук (см. Марков и др., 1961). Первая половина ледниковой была в общем холодной и влажной (криогигротический климат), максимум и вторая половина ледниковой — холодной и сухой (криоксеротический); первая половина межледниковой характеризуется в общем теплым и сухим климатом (термоксеротическим), вторая — теплым и влажным (термогигротическим). Это создавало большую сложность обстановки. Я попыталась набросать лишь самую общую картину. В основном я пользовалась работами Т. Д. Воярской, Ю. Бюделя, М. П. Гричук, В. П. Гричука, К. К. Маркова, Б. Френцеля и К. Тролля.

Лучше всего известны ландшафтные зоны эпохи вюрмского оледенения. По данным Ю. Бюделя (1955), Б. Френцеля и К. Тролля (1955), во вторую половину его рисуется следующая картина.

На Восточноевропейской равнине вдоль края ледника была полоса морозной тундры, почти лишенная растительности. К югу она переходила в травянистую кустарниковую тундру с карликовыми березами и ивами. Еще южнее, по мере уменьшения почвенной мерзлоты, появляются высокоствольные деревья, преимущественно береза, которые здесь, благодаря теплоте лета (нижним пределом для существования деревьев считается июльская температура не ниже 10—12°), могли произрастать довольно близко к краю покровного льда (по Бюделю — до 57° с. ш.). По направлению к югу количество деревьев увеличивалось, и постепенно ландшафт переходил в своеобразную лесотундру-лесостепь, где отдельные участки леса (сосна, ель, береза, ольха, ява) перемежались с открытыми участками со смешанной степной и тундровой расти-

тельностью. Сомкнутого леса не было и здесь, так как участки мерзлой почвы заходили далеко на юг (по Френцелю и Тролля, граница таких участков проходила по линии Оренбург — Хвалынский — Волгоград — Днепропетровск — Черновицы). Положение полосы лесотундры-лесостепи рисуется у разных авторов несколько различно — более или менее северно, но принципиально оно имеет сходный характер. К югу от этой зоны деревья становились реже из-за возрастающей сухости (лесостепь), и еще южнее ландшафт переходил в настоящую степь, где деревья сохранялись только по долинам рек. Границы всех зон по направлению к востоку уклонялись на север, соответственно сокращению в этом направлении простирания края покровного льда, и снова резко изгибались на юг на меридиане Уральских гор. Сомкнутые леса сохранились в это время в Восточной Европе только на южном берегу Крыма и в Закавказье, где они состояли из листопадных лиственных пород.

Очень близкое к этому распределение в вюрме ландшафтных зон дает В. П. Гричук (1952, рис. 5) с той разницей, что безлесной тундры вблизи ледника он не показывает; «комплексная зона» (лесотундра-лесостепь) непосредственно примыкает у него к ледниковому щиту.

На запад зона сухих степей заходила лишь полосой вдоль западного берега Черного моря примерно до 30° в. д. и, кроме того, была представлена изолированным участком в районе современных Румынии и Венгрии. В остальном на широком пространстве ФРГ и ГДР, почти всей Франции, северной Италии и южной Великобритании с сухими тогда Ламаншем и Северным морем растительность была безлесная тундра, на востоке соединявшаяся с тундровой полосой Восточной Европы. Но деревья, в отличие от Восточноевропейской равнины, здесь не могли произрастать из-за низких летних температур и сильного развития мерзлоты в почве. Граница древесной растительности во Франции отстояла приблизительно на 1000 км от края покровного льда (Бюдель, 1955, стр. 41). Лишь на Пиренейском п-ове была в это время кустарниковая тундра и лесотундра, а сомкнутый высокоствольный лес сохранялся вблизи западных и южных берегов этого полуострова и по побережьям Апеннинского и Балканского полуостровов и островов Средиземного моря.

Набросанная картина относится ко второй половине вюрмского оледенения, когда климат был максимально холодный и сухой. В первую половину этой эпохи, когда климат был холодный и влажный, в Восточной Европе преобладали тундры, лесотундры и разреженная тайга; везде было много болот. Леса далеко проникли на юг в степи и соединились с южными лесами. Ни мерзлота на севере, ни сухость климата на юге не мешали в это время развитию лесов. К максимуму оледенения распределение зон постепенно становилось таким, каким оно было описано выше.

Соответственно, конечно, изменялась растительность Западной Европы. Подробного описания ее в это время мне не известно, но можно думать, что леса в начале похолодания дальше проникли на север, а сухих степей не было так же, как во вторую половину ледникового.

Ландшафты рисского ледникового в литературе освещены менее подробно. Карта, даваемая В. П. Гричуком (1952, рис. 3) несовершенна, содержит много белых пятен: вблизи ледника лишь в очень ограниченном участке показана у верховьев Днестра безлесная тундро-степь, остальные части этой зоны не охарактеризованы; на крайнем юго-востоке, в Предкавказье и Заоволжье, — сухая степь. Несколько позже для максимума рисса опубликована карта четырех авторов, также с участием В. П. Гричука (см. Марков, 1956а, б) с очень краткими замечаниями в тексте. Принципиально распределение зон то же, что в вюрме, но в Центральной Европе и во Франции вместо полосы безлесной тундры показана лесостепь-лесотундра (с примесью древесных пород), которая на востоке смыкалась с такой же полосой восточной равнины, а сухие степи не заходили на восточное побережье Черного моря и в район современной Румынии и Венгрии, где были, по названным авторам, холодные лесостепи; совсем не указана безлесная тундра.

Подробнее для рисса сделана новейшая карта Т. Д. Боярской (1965), сходная с картой четырех авторов для вюрма.

Разница в том, что к югу от ледника по Гричуку, — зона лесотундры-лесостепи, у Боярской — тундро-степь (без указания на лесные участки); южнее эта зона переходит также в степи, но в западном Предкавказье и к северу от Каспийского моря в них появляется примесь лесных пород (ель). Можно думать, что климат в это время был холоднее и влажнее, чем для вюрма, как это следует по данным Бюделя, Френцеля и Тролля, и чем для рисса по данным Маркова. Не относятся ли данные Т. Д. Боярской к первой половине ледникового (криогигротический климат)? Во всяком случае, зона южных степей и в это время, как и в вюрме, отделяла лесистые области севера от сомкнутых лесов Кавказа и Крыма.

В межледниковые эпохи сначала происходило потепление при еще сохраняющейся сухости. Леса распространялись к северу, на юге ускливалось остепнение. В максимуме и во вторую половину межледниковий, при усиливающейся влажности, лесная зона расширялась и на юг, вытесняя степи. К концу межледниковий леса покрывали почти всю Восточную Европу; вначале преобладали хвойные, затем лиственные и снова хвойные. Лесами была покрыта и Западная Европа с ее более влажным климатом. При приближении оледенения леса разрежались и ландшафты переходили в ландшафты первой половины ледниковий, как они обрисованы выше.

Карты В. П. Гричука (1952, рис. 4) и Т. Д. Боярской (1965) для мгинского (рисс-вюрмского) межледникового показывают для

Восточной Европы распределение зон, как в настоящее время, с той разницей, что широколиственные леса и лесостепи занимали более широкие полосы, дальше заходя на юга, а полоса степей к северу от Кавказа и Каспия была сужена¹.

Сходная картина рисуется по данным Маркова (1956б) на основании смены ландшафтов в средней полосе Восточной Европы (в частности, в Подмосковье), где при переходе от межледникового к вюрму последовательно сменяются: широколиственные леса → таежно-широколиственные → хвойные → березовая лесостепь → лесотундра (безлесная тундра не указывается).

Меньше всего известно о растительности древнейшего и раннего плейстоцена. В Восточной Европе в эпоху древнейшего плейстоцена были хвойные леса (ель, пихта, лиственница, сосна, туга), южнее — с примесью ольхи и березы (Криштофович, 1957; Тихомиров, 1962)², по Гричуку (1952) они спускались южнее Воронежа. На юге, по Криштофовичу и Гричуку, в это время расстилались степи; только по долинам рек и в поймах росли деревья. Присутствие верблюдов и страусов в виллафранкских отложениях Приазовья и Ростова (Ливенцовка) подтверждает существование в южной полосе степей (Громов, 1948, Байгушева, 1964). О том же говорят и остатки флоры из ливенцовских песков (Байгушева, 1964), где более 76% принадлежит травянистым растениям, в том числе имеется много пыльцы полыней. В Западной Европе, по П. Бу (Bout, 1960), во время, переходное от плиоцена к плейстоцену, четыре раза сменялись похолодания и потепления и соответственно менялись ландшафты: при похолодании распространялись хвойные леса, при потеплении — лиственные. Смена эта проявляется на ископаемых флорах Испании, Франции, Голландии, ГДР и ФРГ. Первые два похолодания П. Бу относят еще к «среднему плиоцену», до виллафранка, третье — к виллафранку (по Бу — к нижнему): оно совпадает с фауной с *Anancus arvernensis* и примитивным *Archidiskodon meridionalis*, четвертое — к концу древнейшего плейстоцена (по Бу — к самому верхнему виллафранку) — к переходному, или сенирестскому, времени по принятым здесь обозначениям; совпадает с фаунами Мальбаттю, Сензель, верхов Тегелена и др. Характерно, что за весь рассматриваемый период П. Бу не отмечает определенно степной обстановки, за исключением Вилларои (Испания), где ниже слоев с типичной виллафранкской фауной найдены элементы холодной полярной степи. Надо думать, что в древнейшем плейстоцене, как и в более поздние эпохи антропогена, было различие между Западной и Восточной Европой.

¹ Средняя годовая температура межледниковий в Средней Европе по П. Вольдштедту (10°) была на 2° выше современной (Марков, 1962).

² Криштофович говорит о «плиоцене», В. П. Гричук — о «верхнем плиоцене», который, очевидно, включен теперь в древнейший плейстоцен.

Для интересующих нас вопросов очень важно знание характера растительности Кавказа в антропогене. Разнообразие взглядов ботаников на распределение растительных зон Кавказа в ледниковую и межледниковые эпохи (Верещагин, 1959а) делает трудным выяснение общей картины. Дело еще усложняется горообразовательными процессами, происходившими на Кавказе в четвертичном периоде и, естественно, вызывавшими смещение растительных зон в горах. Палеоботанические данные вместе с фактами, связанными с современными ареалами некоторых растений, приводят Н. К. Верещагина к заключению, что «уже с середины плейстоцена на Кавказе... ландшафтная зональность приобрела в основном современные черты» (там же стр. 86). Надо думать, таким образом, что на Кавказе со времени его формирования как горной страны всегда были леса; выше на горах хвойные, ниже — лиственные (Алехин, 1944, карта растительности СССР в современную эпоху), сменявшиеся по высоте в эпохи похолоданий и потеплений. Следовательно, лесные животные, зашедшие сюда из более северных районов в относительно влажные эпохи нижнего плейстоцена (может быть, в какой-то отрезок дорисса), нашли здесь убежище в суровые ледниковья, но уже не могли вернуться на север, отгороженные в эпохи потеплений от северных лесов степной полосой юга Восточной Европы, в эпохи похолоданий — замкнутые с севера лесостепями и лесотундрами. В этом отличие Восточной Европы от Западной, где в межледниковья южные леса смыкались с северными. Возможно, что этим и объясняется более раннее исчезновение на востоке, чем на западе, лесного слона и носорога Мерка (см. в специальной части).

Основные черты распределения ландшафтных зон в Европе в антропогене, как они намечаются в настоящее время, следующие.

1. По меньшей мере четыре раза происходила резкая смена климатов и ландшафтных зон — в межледниковые и ледниковые эпохи, причем различают разные стадии: две — в каждую ледниковую и две — в каждую межледниковую эпоху; постепенно они переходили одна в другую.

2. В каждый отрезок времени плейстоцена существовала большая пестрота жизненной обстановки по широте и долготе Европы, в частности значительно различались ландшафты Восточной и Западной Европы.

3. Для ледниковых эпох, как для первой, так и для второй их половины, в общем характерна безлесность, отсутствие сомкнутых лесов, которые сохранялись только в южных районах — на островах и полуостровах Средиземноморья, в Крыму, на Кавказе. Причина этого в одних случаях — почвенная мерзлота и сухость (Восточная Европа), в других — холодное лето (Западная Европа).

4. Основным отличием природы Восточной Европы от природы Западной в эпохи ледниковий было более широкое распростране-

ние своеобразной зоны лесостепи-лесотундры, аналога которой в настоящее время неизвестны, а также существование на юге полосы безлесных сухих степей.

Надо заметить, однако, что сухие степи в какие-то отрезки ледниковий заходили и в Среднюю Европу до самых западных ее пределов: на сводной карте распространения остатков *Saiga tatarica* (Тоерфер, 1964) мы видим их не только в Румынии и Чехословакии, где, как мы упоминали, и палеоботанические материалы показывают существование в вюрме степей, но большое число находок — даже в южной Англии. Почти все они относятся к вюрму, но один роговой стержень найден близ Фрейберга в отложениях времени наступания рисского (заальского) оледенения. Сайга обитает исключительно в сухих степях и полупустынях.

5. В межледниковые эпохи ландшафтные зоны были в среднем сходны с современными, с аналогичными различиями на востоке и на западе. Основное отличие — присутствие на востоке полосы степей, отделяющих северную лесную зону от южной, и отсутствие такой полосы на западе. Характер лесов в межледниковья дважды менялся (хвойные — лиственные — хвойные).

Изложенное показывает исключительную пестроту жизненной обстановки в Европе на протяжении антропогена как во времени, так и в пространстве, что заставляет с большой осторожностью подходить к толкованию распространения четвертичных млекопитающих.

Следует также отметить последовательное уменьшение на протяжении антропогена в составе лесных сообществ роли плиоценовых теплолюбивых форм, в том числе вымерших совсем в настоящее время, а также тех, которые сейчас произрастают в Северной Америке и на Дальнем Востоке. В верхах плейстоцена все эти элементы почти исчезают. Среди травянистых водных растений этот процесс идет медленнее¹.

¹ Указанное направленное изменение флоры в Восточной Европе подробно изучено и изложено В. П. Гричуком (1951, 1961).

Глава четвертая

ОБЗОР НАИБОЛЕЕ ХАРАКТЕРНЫХ РОДОВ И ВИДОВ

Проследим кратко историю характерных животных антропогена в свете наших сопоставлений. Как уже указывалось, нами рассматриваются далеко не все виды, а лишь наиболее показательные или, по тем или иным причинам, наиболее нам известные. Совершенно исключаем мы мелких грызунов и насекомых, усиленно изучаемых в настоящее время (работы Топачевского, И. Громова, Шевченко, Креоя, Фейфара, Ковальского, Яношши и др.). Эта область труднодоступна для неспециалиста и много обещает в будущем.

PROBOSCIDEA (ХОБОТНЫЕ)

Общепризнано, что слоны (табл. 3) имеют первенствующее значение для расчленения антропогена на этапы. Причина этого, во-первых, в тесной связи существовавших разных слонов с природной обстановкой, во-вторых — в ясном эволюционном изменении их во времени. Особенно хорошо прослеживается это изменение на коренных зубах в линии так называемых степных слонов, развивающихся от южного слона — *Archidiskodon meridionalis* (Nes-ti) — до мамонта — *Mammuthus primigenius* (Blum.), о чем далее будет сказано подробно. Нет сомнения, что это изменение может быть установлено и на других частях скелета и прежде всего — на черепе, но находки даже единичных черепов слонов исключительно редки, а серии их, необходимые для характеристики каждого вида и, тем более, подвида, вообще отсутствуют. Изучение отдельных черепов показывает, что они имеют хорошие родовые признаки (Гарутт, 1954, 1957, 1958; Дуброво, 1957, 1960; Основы палеонтологии, Млекопитающие, 1962, стр. 41 и след.); без сомнения, найдутся и видовые. В настоящее время мы вынуждены ограничиться изучением коренных зубов, часто встречающихся в ископаемом состоянии.

Ввиду важного значения ископаемых слонов для стратиграфии мы остановимся на них более подробно. Надо сказать, что на этом пути встречаются серьезные трудности. Как известно, изменение зубов слонов в процессе их эволюции происходит постепенно, шаг за шагом, и проявляется в изменении крайних и средних величин их мерных и счетных признаков. Это очень затрудняет разделение на виды и даже на роды и при достаточно полных данных вклю-

Proboscidea

Таблица 3

Деление плейстоцена	Mastodon borsoni	Anan-cus arver-nensis	Archidisko-don		Mammuthus			Palaeolo-xodon
			арха-ичный	прогрес-сивный	trogon-therii	переход-ные	primige-nius	
Верхний	W						aff. sibiricus sibiricus	
	R-W							
Средний	R					trog. chasaricus traasi		*
	M-R							
Нижний	M							**
	G-M					stromensis		?
	G (II?)							
Древнейший	Переходный					tamanensis		
	Вилла-франк	?						? ?

— — — — — Восточная Европа. * Только на юге (Италия).
 ===== Западная Европа.
 - - - - - Предполагаемое присутствие.

сит неизбежную условность в разделение, на что неоднократно указывалось в литературе (см. например, Dietrich, 1958). Тем не менее, при хорошем знании показателей изменчивости зубов разных форм можно с большой долей вероятности определить принадлежность коренных зубов к тому или иному виду слона, особенно если имеется более одного зуба: признаки будут тяготеть к средним величинам их у данной формы, а нередко окажутся даже вне зоны трансгрессии с соседними. При увеличении числа зубов надежность определения быстро возрастает.

В Западной Европе на ранних этапах антропогена еще встречаются мастодонты — группа, характерная для неогена. В слоях, переходных от плиоцена к плейстоцену, встречаются два вида: гребенчатозубый *Mastodon borsoni* Hays и бугорчатозубый *Apancus arvernensis* (Cr. et Job.), *M. borsoni* вымирает рано. Его расцвет был, по-видимому, в эпоху, предшествующую виллафранку («нижний виллафранк», по Bout, 1960), которую до последнего времени относили к среднему плиоцену и которая, очень вероятно, будет также включена в плейстоцен (см. выше; в наш обзор не включена). В виллафранке («верхнем», по Bout) он указывается реже: в основном местонахождении — Виллафранке близ Асти (Mayet et les autr., 1923), в Шаньи во Франции, где он найден вместе с овернским мастодонтом и южным слоном (Viret, 1954; Bout, 1960), в Чехословакии (Feifar, 1961), в Кишланге в Венгрии (Kretzoi, 1954a); без указания места находки приводит его Э. Тениус (Thenius, 1956) для Нижней Австрии. В классических итальянских виллафранкских местонахождениях Валь д'Арно *M. borsoni* не был найден. На более поздних этапах, переходных к нижнему плейстоцену, *M. borsoni* в Западной Европе более не отмечался. Еще реже он встречается в виллафранке Восточной Европы. Сколько мне известно, он найден в окрестностях Армавира, на Северном Кавказе, вместе с *Apancus arvernensis* (Алексеева, 1960), и из окрестностей г. Рени (УССР). Возможно, однако, что обе эти находки несколько древнее фауны Хапров и Ливенцовки.

Шире распространен и, видимо, дольше существует в антропогене бугорчатый *Apancus arvernensis*. Он указывается в классическом виллафранке Италии — в Виллафранке близ Асти, в нижнем и верхнем Валь д'Арно (Mayet et les autr., 1923; Viret, 1954; Bout, 1960), во всех виллафранкских местонахождениях Франции (Schaub, 1943; Norwood, 1951; Viret, 1954; Bout, 1960), в Кишланге в Венгрии (Kretzoi, 1954a), в Нидерландах — «praetiglian» (Van der Vlerk, Florschütz, 1953), в Чехословакии (Feifar, 1961). Встречается он, хотя и редко, и на переходном к нижнему плейстоцену этапе, тегеленском (Schreuder, 1945; Цейнер, 1963), и изредка даже в самых низах нижнего плейстоцена он отмечен в нижних горизонтах мосбахского местонахождения (Kahlke, 1961b). После гюнца, начиная с кромерского межледникового (GM), овернский мастодонт в Западной Европе более не указывается.

В Восточной Европе *A. arvernensis*, по-видимому, вымирает еще раньше. Довольно частый в виллафранке — в Псекупсе, Ливенцовке, в верхних горизонтах Куяльника (Никифорова, 1962a, б; Степанов, 1962), в Цимбале на Таманском п-ове (Дуброво, 1963), в окрестностях Армавира (Алексеева), он уже не указывается на следующем, таманском, этапе в Синей Балке, частично, вероятно, совпадающем с тегеленским, а также и позже.

Начиная с самых ранних отделов антропогена в фауне хоботных начинают господствовать слоны (род *Elephas* s. l.), сначала они встречаются еще вместе с мастодонтами¹. Даже весь антропогенный период считают начинающимся с первого появления рода *Elephas* наряду с некоторыми другими родами, как это было предложено Огом². Самый древний из слонов, предок или близкий к предку линии степных слонов, это *Protelephas planifrons* (Falc.) (= *Archidiskodon planifrons* большинства авторов), выделенный в род *Protelephas* В. Е. Гаруттом (1957; Дуброво; 1964a).

Впервые этот слон был описан из верхнесиваликских отложений Индии, из зоны татрот, которая сопоставляется с виллафранком (Hooijer, 1955, 1957) или, некоторыми авторами, с астием Европы.

В Западной Европе плосколобый слон упоминается редко и большей частью под сомнением. В списках виллафранкской фауны у Ф. Цейнера он отсутствует. Не упоминает его в местонахождениях этого возраста также П. Вире (Viret, 1954). Э. Тениус (Thenius, 1961, стр. 74, прим. 2) вообще отрицает существование *E. planifrons* в Европе. Надо думать, что ранние указания (Mayet et les autr., 1923) на находки его в Европе — в Валь д'Арно, Сенез, Шаньи и Купе — исправлены более поздними авторами, и эти остатки определены как принадлежащие примитивной форме *Archidiskodon meridionalis* (Schaub, 1943; Bout, 1960). Все же некоторые зарубежные авторы цитируют его из Западной Европы. А. Хонвуд (Norwood, 1951) указывает его в Валь д'Арно, А. Шредер (Schreuder, 1944) и Д. Хойер (Hooijer, 1953) относят к этому виду зубы, извлеченные со дна р. Шельды в Нидерландах (так называемые черные кости дотегеленского возраста). В Венгрии он указывается в баротских горизонтах (терминология Кретцои — Kretzoi, 1954a, 1961), т. е. ниже виллафранка, из «среднего плиоцена» (верхнего, по современным понятиям).

В Восточной Европе *Protelephas planifrons* указан В. И. Громовым из хапровских песков в Приазовье. Однако знак

¹ Некоторые авторы (Merla, Azzaroli — по Bout, 1960) считают, что остатки слонов в итальянских местонахождениях залегают стратиграфически выше, чем мастодонтов, однако в других местах — во Франции, в Восточной Европе — их совместное существование несомненно.

² В этой связи новые находки древнейших слонов в «среднеплиоценовых» отложениях Европы (Алексеева, 1965; Габуня, 1961) являются одним из оснований для включения этих отложений в антропоген.

«cf.» при видовом названии (1948, стр. 44 и 451) свидетельствует о неуверенности автора в определении; хотя в последующих списках форм хапровского фаунистического комплекса Громов знак «cf.» опускает, но обоснования этому не дает. Вместе с плосколобым слонком Громов указывает в Хапрах и южного слона (*Archidiskodon meridionalis*). Трудно представить себе, чтобы стада двух огромных сходных по роду питания стадных животных, из которых один к тому же является очень вероятным потомком другого, обитали вместе. Скорее всего это один вид *A. meridionalis* в еще примитивной форме. В. Е. Гарутт полагает (1957), что все остатки, отнесенные к *Protelerphas planifrons* как в Западной, так и в Восточной Европе (в том числе и описанный из Грозного М. Павловой) принадлежат южному слону. К такому же выводу пришла и И. А. Дуброво (1964а), пересмотревшая весь восточноевропейский материал, описанный под именем *Elephas planifrons*.

Неясность и разногласия, существующие в отношении к плосколобому слону, объясняются следующим обстоятельством. Если черепа двух древнейших слонов хорошо отличаются один от другого (Гарутт, 1957; Дуброво, 1960; Основы палеонтологии. Млекопитающие, 1962), то коренные зубы *Protelerphas planifrons* очень трудно отличить от зубов примитивного *Archidiskodon meridionalis*; необходима статистическая обработка больших серий надежно определенных зубов обеих форм, что пока не сделано.

С самых низов антропогена в Западной Европе широко распространяется южный слон — *Archidiskodon meridionalis* (Nesti). Он указывается во всех сколько-нибудь богатых местонахождениях виллафранка: в Валь д'Арно и других пунктах Италии, во французских местонахождениях (Viret, 1954; Schaub, 1943; Bout, 1960 и др.), в Эрпфингене в ГДР (Lehmann, 1957), в Венгрии (Kretzoi, 1961). По-видимому, он обитал в это время и в Восточной Европе: в Хапрах, на р. Псекупсе (Громов, 1948), в Ливенцовке (Байгушева, 1964; Дуброво, 1964б; Дуброво, Байгушева, 1964), в Капрах (Топачевский, 1957) в куяльницких отложениях (Pavlov, 1910, стр. 25) и в других местах. Особый подвид южного слона (*A. meridionalis taribanensis*) описан из Тарибаны в южной Кахетии (Габуния и Векуа, 1963). Возраст его, по данным указанных авторов, не древнее верхнего ачхагыла и не моложе аншерона, т. е. приблизительно соответствует виллафранку. Найден почти полный скелет; авторы указывают на ряд отличий от других известных экземпляров южного слона в строении черепа (низкая удлиненная форма с широким, поперечно-вогнутым лбом, с низкой скуловой дугой и пр.). Указываемые отличия в строении коренных зубов неубедительны: полное число пластин на $M \frac{3}{3}$ у та-

рибанского слона $\frac{12}{11}$; у типичного итальянского, по данным самих авторов, $\frac{10}{11}$ — $\frac{13}{12}$ (то и другое без талонов). Поскольку в Хапрах не

был найден полный череп, отношение тарибанского слона к хапровскому неясно.

На следующем этапе, в переходное или тегеленское время, расцвет южного слона продолжается. В Западной Европе мы встречаем его в списках тегеленской фауны (Schreuder, 1945; Цейнер, 1963, и др.), в Сен-Пре (Mayet et les autr., 1923), в других синхронных местонахождениях Франции (Bout, 1960), в Норвичском Краге в Англии. Обитал он в это время и в Восточной Европе — в Синеи Балке на Тамани (Беляева, 1925, 1933; Верещагин, 1957; Дуброво, 1963а, 1964б), близ Ногайска (Гарутт, 1954). С эволюционной точки зрения особенно интересно, что на этой стадии южный слон «делает первые шаги» в направлении развития к мамонту: его зубы приобретают более многочисленные, частые и тонкие дентинно-эмалевые пластинки и делаются выше. На прогрессивность слона из Сен-Пре, Мальбаттю, Солилака и других местонаждений Франции «самого позднего виллафранка» (по Bout) указывают Майе (Mayet et les autr., 1923) и П. Бу (Bout, 1960). В Леффе в Италии С. Венцо (1964) установил в одном разрезе в нижних горизонтах более архаичную форму южного слона, в верхних — более прогрессивную.

В Восточной Европе слоны Порт-Катона и Синеи Балки несомненно более прогрессивны, чем хапровские (Верещагин, 1961а; Дуброво, 1963а, б; Дуброво, Алексеев, 1964). Прогрессивного южного слона из Синеи Балки И. А. Дуброво (1964б) описала под именем *A. meridionalis tamanensis*. К тому же подвиду она относит и слона из окрестностей г. Ногайска (с. Обиточное).

Отдельные находки слонов указываются еще раньше хапровского времени (верхнего виллафранка) в Косьякинском карьере близ Ставрополя (Габуния, 1961), в нижнелевантинских отложениях у с. Котловина Одесской области (Константинова, 1965) — в так называемой молдавской фауне, которую некоторые исследователи предлагают теперь включить в антропоген.

Виллафранкский слон в недавнее время выделен в особый вид — *Archidiskodon gromovi* (Алексеева, Гарутт, 1965). Однако его видовая самостоятельность еще требует обоснования: неясно отличие его от типового вида рода — *A. meridionalis* (Nesti) из виллафранка Италии: в частности, по-видимому, нет отличий в зубах (Дуброво, 1964).

Еще яснее прогрессивные признаки проявляются у *Archidiskodon meridionalis* на следующем отрезке времени — в раннем плейстоцене. Уже в самом начале этого отдела (гюнц II?) у него отмечаются черты, ведущие к мамонту. Г. Кальке указывает их у слона из нижних слоев Мосбаха (Kahlke, 1961б), переходными к трогонтериевому слону считает К. Адам (Adam, 1953а; 1961) и слонов Гольдсхёфа, Розенштейна и нижнего Йокгримма — того же возраста (см. табл. 2). Он полагает даже, что эту форму следовало бы отграничить номенклатурно от предшествующей и последую-

щей; все же он этого не делает, а отмечает в указанных местонахождениях два вида: *meridionalis* и *trogontherii* (Adam, 1953б, табл. 2), хотя, без сомнения, это один вид, изменившийся в сторону более прогрессивного *trogontherii*.

Важнейшим показателем прогрессивности или примитивности формы слонов в эволюционном ряду считаются: общее число пластин коренных зубов, число их, входящее на 10 см длины коронки¹ и толщина их эмалевого слоя. Показатели эти обычно определяются для последних в ряду зубов. Очень важна и высота коронки, но она часто недоступна измерениям. Показатели первого, второго и четвертого признаков непрерывно растут, третьего — уменьшаются. Особенно заметно изменение в линии «степных» слонов, медленнее идет оно у слонов лесных, о которых будет сказано несколько ниже. Это направление изменения, по-видимому, следует поставить в связь с безлесностью ледниковых эпох, о которых говорилось в главе III, и с широким распространением в это время полосы лесотундры-лесостепи, особенно в Восточной Европе, но частично, особенно в вюрме, и в Западной. Примесь сухих степных растений требовала совершенствования зубного аппарата для их перемалывания.

На следующем этапе, в гюнц-миндельском межледниковье, слоны «степной» линии упоминаются редко, так как в это время в связи с широким распространением лесной зоны преобладает другая, лесная форма слона, род *Palaeoloxodon*, о котором будет сказано позже. Все же в небольшом количестве к остаткам последнего в Западной Европе присоединяется слон, которого нередко уже определяют как *Elephas trogontherii* — в Мауэре, в верхнем Иокгримме, в Гейльбрунне (Adam, 1953б, табл. 2). В этом нет ничего удивительного при сложности ландшафтной обстановки, где в известные отрезки времени могли соседствовать степные участки с лесными пространствами (см. гл. III).

В Англии с ее более суровыми степными условиями в это время распространен слон, которого хотя и относят еще к *Archidiskodon meridionalis*² (Mayet et les autr., 1923), но считают возможным его форму из Форест-Бед выделить в особый прогрессивный подвид — *A. meridionalis cromerensis*³. Если для *A. meridionalis* древнейшего плейстоцена указывается частота пластины на задних коренных $4\frac{1}{2}$ — $5\frac{1}{2}$, то для кромерского она возрастает до $6-6\frac{1}{2}$ — цифры, характерной для *Mammuthus trogontherii*.

¹ Так называемая частота пластины.

² Относить ли описываемую форму к прогрессивному подвиду предкового вида или к виду новому, в значительной степени зависит от величины исследованной серии, а частично — от точки зрения автора на объем вида и подвид.

³ Авторы называют эту форму «мутацией», но теперь этот термин не употребляется для обозначения изменения вида во времени.

Ф. Цейнер (1963) указывает из Форест-Бед, кроме *A. meridionalis cromerensis*, еще *Elephas cf. trogontherii* и *Elephas cf. primigenius*, но это, очевидно, лишь крайние члены одной популяции. Прогрессивную форму южного слона Ф. Цейнер упоминает и из Аббевилля во Франции (верхние горизонты — местонахождения того же возраста — GM).

К близкому, несколько более позднему времени относится местонахождение Фойгштедт в Тюрингии, где найдены зубы со смешанными признаками *A. meridionalis* и *M. trogontherii*, находящиеся, очевидно, в процессе перехода первого вида во второй. В. Дитрих (Dietrich, 1958) полагает, что они ближе всего к зубам кромерской формы. Находя в них некоторые отличия от последних, он предлагает называть фойгштедтскую форму *A. meridionalis jockgrimensis*, по местонахождению Иокгримм в Пфальце (очевидно, верхние слои — В. Г.), зубы слонов из которого не отличаются от фойгштедтских. Оба эти местонахождения должны быть несколько древнее Зюссенборна, где присутствует уже более прогрессивный *M. trogontherii*. Поскольку Зюссенборн относится к MI (Кальке) или MII (Адам), Фойгштедт, вероятно, принадлежит к самому концу кромерского межледниковья (Kahlke, 1962а, б).

Так или иначе, к миндельскому оледенению превращение *A. meridionalis* (Nesti) в *M. trogontherii* (Pohlig) можно считать законченным¹.

Зюссенборнский слон зарубежными авторами признан типом вида *trogontherii* и, что особенно важно, представлен большой серией зубов, так что может быть охарактеризован статистически². Число пластины на задних коренных 14—22, частота 5—7,5, толщина эмали 2—3,5. Сейчас уже ясно, что с появлением трогонтериевого слона произошло превращение рода *Archidiskodon* в род *Mammuthus*: по существенным признакам черепа (форма нижней челюсти, форма бивней) зюссенборнский слон близок к мамонту, а не к южному слону (см. Дуброво, 1963б)³.

В связи с тем, что в Восточной Европе нижний плейстоцен (от гюнц-минделя до минделя включительно) не расчленен фаунистически так дробно, как в Западной (см. табл. 2), мы не можем проследить эволюцию слонов от таманской формы к тираспольской; тираспольская фауна, по взглядам некоторых советских геологов, занимает весь гюнц-миндель и миндель, на самом деле она, по-видимому, соответствует значительно более узкому отрезку времени.

¹ Некоторые авторы считают, что превращение рода *Archidiskodon* в род *Mammuthus* произошло позже, в миндель-риссе.

² Он описан тремя авторами: Полигом, Вюстом и Зёргелем; сводка данных у И. Дуброво (1963б).

³ Здесь можно наблюдать один из немногих примеров такого постепенного превращения одного рода в другой, когда граница между ними, по-видимому, условна. С уверенностью можно будет говорить об этом, когда станут хорошо известны черепа всех промежуточных форм и не в одном экземпляре.

Очень вероятно, что промежуточным между таманским *A. meridionalis tamanensis* и тираспольским *M. trogontherii* является слон из Ахалкалаки в Грузии. А. К. Векуа (1962) указывает отсюда две формы: *Archidiskodon* sp. и *Mammonteus* aff. *trogontherii*; вероятно, это одна переходная форма, аналогичная слонам самого раннего плейстоцена или кромерского межледникового Западной Европы (см. выше). К этому отрезку времени и принадлежит, видно, фауна Ахалкалаки. Слон из Тирасполя (*Elephas wüsti* M. Pavl.) уже чрезвычайно близок к зюссенборнскому *M. trogontherii* и, вероятно, даже идентичен ему. Автор вида М. В. Павлова (1925, стр. 69) пишет: «Можно определенно указать, что наш *Elephas wüsti* является синонимом *Elephas trogontherii* var. *meridionalis*, который является очень сбивчивым». Сбивчивость коренится в том, что Г. Полиг под именем *Elephas trogontherii* описал не только зюссенборнские зубы, но и несколько других более позднего возраста¹. Сбивчивость эта теперь снята тем, что типом вида признал, со времен монографии Г. Осборна, слон из Зюссенборна, т. е. более древний из описанных Полигом. И. А. Дуброво, исследовав все доступные зубы из тираспольского гравия, пришла к выводу, что *E. wüsti* и *M. trogontherii* тождественны (Дуброво, 1963б). Прибавка «var. *meridionalis*» должна быть уничтожена. Эта близость или даже тождественность свидетельствует об одновозрастности Зюссенборна и Тирасполя, который, таким образом, должен относиться к минделю; скорее всего к М1².

Та же форма, что в Зюссенборне, господствует в средних (главных) слоях Мосбаха, которые, как считают, относятся ко времени похолодания перед МII, хотя здесь еще попадаются в небольшом числе остатки лесного *Palaeoloxodon* (Kahlke, 1961б), привнесенные, вероятно, из соседних биотопов (Adam, 1952, 1953в, 1961).

Интересную находку «степного слона» описал недавно О. Зикенберг (Sickenberg, 1962б) из Борнхаузена, в горах Гарца, из местонахождения, относимого к минделю II (несколько моложе Фрапкенхаузена). По общему числу пластин (на Мз 14—15) и по толщине эмали (2,1—2,2) этот слон — в пределах изменчивости типичного *M. trogontherii* (хотя по числу пластин — у нижнего ее предела), но по частоте пластин (8—8,5) он может относиться только к настоящему мамонту. По-видимому, мы имеем дело с «измельчавшим трогонтериевым слоном, подобным «карликовым мамонту» (см. ниже, стр. 44). Размеры Мз у него 217—250 мм (у типичного *M. trogontherii* 270—370 мм), чем и объясняется большая частота пластин (см. о связи этих признаков у Громовой,

¹ К. Е. *trogontherii* Г. Полиг относит также слона из Риксдорфа. Но «риксдорфский горизонт» по В. Дитриху (Dietrich, 1932), относится к питевскому горизонту, мамонт его содержит на Мз 24—27 пластин, вместе найдено много остатков *Coelodonta* и северных оленей.

² Фауна тираспольского гравия, вообще говоря, неодновозрастная (см. стр. 19), но слон ее, судя по морфологической однородности его остатков, должен происходить из одного горизонта.

1964). Измельчание, вероятно, в обоих случаях связано с более суровыми условиями — либо с большей близостью к краю ледника, либо с отрезком времени в пределах минделя, более близким к наступанию льда.

Дальнейшая эволюция слонов степной группы отмечается в минделе II. Так, в верхних слоях Мосбаха и в нижних — Штейнгейма К. Адам (Adam, 1952) и Г. Кальке (Kahlke, 1961б) указывают на примитивные признаки в зубах слонов.

Проследить эволюцию той же линии в Центральной Европе в миндель-риссе затруднительно: в это время здесь, как и в южном минделе, господствуют леса. В классическом местонахождении этого возраста, в Штейнгейме на р. Мурре, в средних, т. е. главных, слоях много остатков *Palaeoloxodon antiquus* и совсем нет *Mammuthus trogontherii* (см. работы К. Адама); то же и в Канштадте близ Штутгарта (Цейнер, 1963). В некоторых английских местонахождениях его указывают, но в небольшом количестве, например, в Сванскомбе на нижний Темзе (Цейнер, 1963; Theinius, 1962); преобладает *Palaeoloxodon antiquus*.

Ясная эволюция «степных» слонов наблюдается на следующем этапе, в рисском ледниковье. В верхних слоях Штейнгейма (см. табл. 2), в их нижней части (галечники *trogontherii* — *primigenius*; Adam, 1954а, б) найден скелет и много отдельных зубов (около 150) очень крупного слона, занимающего по признакам промежуточное положение между раннеплейстоценовым *Mammuthus trogontherii* (Pohl.) и позднеплейстоценовым настоящим мамонтом *Mammuthus primigenius* (Adam, 1948, 1954). В. Дитрих (Dietrich, 1912) описал этого слона как подвид мамонта (*M. primigenius frasi*) и отметил в нем примитивные черты: число пластин на Мз 22—23, частота (рассчитано нами) 8, толщина эмали 1,4—1,5. Примитивные по сравнению с более поздними мамонтами черты отмечает Дитрих и в черепе. Еще выше в Штейнгейме (галечники *primigenius*; Adam, 1954а, б) уже найден настоящий мамонт. Переходную форму указывает Г. Кальке (Kahlke, 1958б, стр. 104) также из слоев, подстилающих классическую антиквусовую фауну рисс-вюрмского возраста в Эрингсдорфе близ Веймара, т. е. из рисских. Кальке называет эту форму примитивным мамонтом. Переходную форму указывает и П. Ван дер Феен (Van der Feen, 1957) из Илфорда в Нидерландах. В Чехословакии переходную от *trogontherii* к *primigenius* форму упоминает из рисских отложений О. Фейфар (Fejfar, 1961). Таким образом, настоящий мамонт сложился, по мнению западноевропейских палеонтологов, к концу рисского ледниковья.

Следует сказать несколько слов о родовом названии мамонта. Нередко вызывает недоумение употребление названия *Mammuthus*, поскольку в литературе часто встречается *Mammonteus*. Последнее название вошло в обиход после монографии Г. Осборна 1936 г. Однако А. Хопвуд (Hopwood, 1935; Osborn, 1942,

стр. 1366—1367) выясняет, что П. Кампер (Camper), которому следует Осборн, ввел в 1788 г. название *Mammonteus*, употребляя его в смысле прилагательного, и применял его не к евразийскому мамонту, а к американскому, к мастодонту или даже к разным хоботным вообще. По указанным причинам А. Хопвуд не признает этого названия, а считает правильным научным именем для евразийского мамонта *Mammuthus Burnett* (1830 г.), родовым типом которого является *M. borealis Burnett* (1830 г.) — синоним *E. primigenius Blumenbach*, 1799. На тех же основаниях принимают название *Mammuthus E. Колберт*¹, В. Скотт (Scott, 1937) и Г. Симпсон (Simpson, 1945, стр. 249, прим.).

Необходимо также остановиться на том, что такое типичный *Mammuthus primigenius* и, следовательно, каков его номинативный подвид. Как известно, И. Блюменбах в 1799 г. при описании вида указал на частую встречаемость его костей в Германии и в качестве примера привел известный скелет из Бургтонны близ Готы, добытый в 1695 г. и выставленный в Готском музее (Osborn, 1942, стр. 1122; Kleinschmidt, 1936). К сожалению, этот скелет оказался принадлежащим древнему слону (*Palaeoloxodon antiquus*), что приводит к путанице. Строго говоря, именно последнего следует называть *E. primigenius Blum.*; однако это внесло бы полный хаос в систематику слонов, так как более 100 лет этим именем называют мамонта. Основываясь на том, что в Гёттингенском музее хранятся зубы слонов из коллекции Блюменбаха, которые, очевидно, использовались им при описании *Elephas primigenius*, В. Дитрих в письме к Г. Осборну (см. Osborn, 1942, стр. 1122) предложил избрать, как лектотипы, два зуба из этой коллекции — M_3 из Сибири и dr^4 из Остероде (Гарц), оба неполные. Это принято и Осборном; он дает их рисунки и приводит основные показатели (там же, фиг. 993). Но экземпляры из далеко удаленных мест и от разных особей не могут считаться вместе типами; dr^4 к тому же не диагностичен (молочные зубы плохо известны). Таким образом, мы должны считать типовым экземпляром вида *primigenius* зуб из Сибири, без указания местонахождения и возраста (фиг. 993, рис. слева). Показатели его: полное число пластин (восполнено по Осборну) — 23, с талонами; частота по выпуклой стороне $7\frac{1}{2}$ (по середине — около 8; см. Дуброво, 1960, стр. 16); длина около 315 мм (восполнено), наибольшая ширина — около 95 мм². Как увидим ниже, эти цифры соответствуют средним показателям ранних мамонтов — миндель-рисса, рисса и, может быть, начала ресс-вюрма. Какая-то из этих форм и должна будет обозначаться как *Mammuthus primigenius primigenius* и быть

¹ В письме к М. Р. Перси — издателю монографии Г. Осборна 1942 г. (стр. 1367).

² Рассчитано по рисунку в $\frac{1}{3}$ н. в.

близкой к номинативному подвиду. Более точное геологическое положение ее должно будет определяться в будущем. Другие, ясно отличающиеся, формы должны будут получить другие подвидовые названия.

Для прекращения возникшей путаницы Международной комиссии по зоологической номенклатуре следует узаконить для вида мамонта название *Mammuthus primigenius Blumenbach* с типом из Сибири, изображенным Осборном на рис. 993 слева (Osborn, 1942).

Фауна миндель-рисского возраста в Восточной Европе известна недостаточно, между тем в это время здесь должны быть свидетельства эволюции мамонтовой линии ввиду несомненного наличия степной полосы, и они, конечно, еще будут найдены. Хазарская фауна (классическое местонахождение Черный Яр в нижнем течении Волги), сначала помещавшаяся советскими геологами в ресс-вюрм, затем — целиком в миндель-рисское межледниковье, в последних датировках охватывает конец миндель-рисса и начало рисса, или даже только ресс I (см. стр. 20). Для нее характерен слон, отсутствующий во всех списках под именем *Elephas trogontherii*. Нельзя думать, однако, что на протяжении длинного межледниковья и частично рисса, во время наступания самого сильного оледенения, не изменился тип степного слона. Черноярский слон, еще ниже не описанный, огромный прекрасный череп которого украшает залы Палеонтологического музея в Москве, — несомненно, прогрессивная форма по сравнению с тираспольским *Mammuthus trogontherii*. И. А. Дуброво в 1965 г. описала его как подвид последнего — *M. trogontherii chosaricus*; очевидно это — стадия, параллельная упомянутому выше *E. primigenius fraasi* (Dietrich, 1912), также отличавшемуся очень крупными размерами.

Особняком стоят зубы *M. primigenius* с берега р. Шелони (впадает в оз. Ильмень), описанные В. И. Громовым (1937) и найденные в межморенных отложениях предположительно миндель-рисского возраста. Они отличаются мелкими размерами (длина M_3 275—280 мм) при примитивном строении: всех пластин с талонами 22—23; мелкие размеры, вероятно, являются причиной высокой частоты (8—8,5). В хазарской фауне мамонты (о них ниже) крупнее: длина M_3 300—305 мм; число пластин то же и потому частота значительно меньше. Возможно, что это объясняется северным положением шелонской находки.

Трудный вопрос представляет собой «мамонт раннего типа», неоднократно указывавшийся в советской литературе для культуры мустье или вообще для рисской эпохи. Поскольку по последним установкам ряда авторов мустье занимает огромный промежуток времени — от конца миндель-рисса до начальных стадий ресс-вюрма (Громоу, Шанцер, 1958; Громоу, 1961а), эта культура должна в какой-то части совпадать с хазарской эпохой. Встает во-

прос: не к хазарскому ли «*E. trogontherii*» относится «мамонт раннего типа», который описывают из мустьерских стоянок? Так, И. К. Иванова (1961б, стр. 103, 105, 235) упоминает крупный экземпляр мамонта раннего типа, близкого к *E. trogontherii*¹, из позднего мустье стоянок Молодова I и II на Днестре. Геологические условия заставляют указанного автора отнести эти слон ко второй половине рисского оледенения. Молодовские зубы описывает подробнее Э. А. Вангенгейм (1961а). По ее данным, молодовский слон промежуточен между черноярским слоном и слонами из верхнепалеолитических стоянок². Однако это неясно. Во-первых, от черноярского слона имеется очень мало зубов, к тому же еще не описанных, во-вторых, на относительную редкость его пластин (по Вангенгейм, частота 6,5—7) влияют, возможно, крупные размеры его зубов (см. Громова, 1964). Кроме того, частота пластин у молодовского слона близка к черноярскому (6—8), размеры его также очень крупные — длина M_3 300—320 мм, M^3 —305 мм; полное число пластин у него 21—24/25?, числа их у черноярского слона мы не знаем.

Мустьерского мамонта описывает и В. И. Бибикова (см. Зубарева, 1949) из стоянки Выхватинцы в среднем Приднестровье, где также отмечает форму мамонта, переходную от «слона трогонтерия» к настоящему мамонту. К сожалению, автор не приводит цифровых показателей. Эта форма, вероятно, еще древнее молодовской, так как связана с позднеашельской культурой (датировка П. Ефименко, по В. И. Зубаревой), так что, возможно, относится к первой половине миндель-рисса. Автор указывает на сходство фауны Выхватинцев с фауной раннемустьерской стоянки Кодак. С этим согласуется замечание Н. К. Верещагина (1961б), что толщина эмали зубов кодакского мамонта (2 мм) превышает толщину ее у всех известных ему мамонтов из мустьерских стоянок.

Вероятно, к тому же типу раннего мамонта относятся крупный мамонт, скелет которого найден в Одесской области близ с. Алексеевки, описанный В. П. Головки (1958). Длина его M^3 281 мм, частота пластин 8,5—9, полное их число — 23. Возраст находки обозначен неясно.

Рисского слона (без культурных остатков) описывает В. В. Щеглова (1963) из окрестностей г. Петрикова Гомельской области. Найден этот слон в пещерных горизонтах второй надпойменной террасы (по Б. Шевичеву, рисского возраста). Длина коронки M^3 251 — меньше, чем у молодовского слона, полное число пла-

¹ Не типичного *M. trogontherii* Зюссенборна и Тирасполя, а более позднего.

² Цифры для двух M_3 из Молодова №№ $\frac{449}{12}$ и $\frac{449}{3}$ приведены у Э. А. Вангенгейм (табл. 1), для M^3 № 449 получены мною на зубе, любезно предоставленном мне Э. А. Вангенгейм.

стин 24, частота 8,5, т. е. больше, чем у молодовского, возможно, в связи с меньшими размерами. По сравнению с черноярским хазарским слоном частота у петриковского несколько больше, однако неясно, не результат ли это и в данном случае лишь измельчения; толщина эмали у них практически одинакова.

Таким образом, вопрос о соотношении хазарского слона, с одной стороны, и мустьерских, а также вообще рисских слонов — с другой, остается открытым: одна ли это форма или первый примитивнее второго. Необходимо изучение серий зубов как хазарских, так и мустьерских и рисских слонов. Во всяком случае, все эти формы близки и представляют собой стадии перехода *Mammuthus trogontherii* Pohl. (миндель) в *Mammuthus primigenius* Blum. позднего плейстоцена.

Особенно существенным мы считаем, что и в Западной Европе, как мы видели, миндель-рисское и рисское время — также период перехода первой из этих форм во вторую.

Отметим, что Н. К. Верещагин (1961б) считает, что черноярский «трогонтерий» — настоящий мамонт, только крупный, так же как и большая часть известных ему слонов из остатков культуры мустье.

В верхнем плейстоцене мамонт (*M. primigenius*) уже встречается повсюду и перечислить пункты его находок не представляется возможным. В юрме он господствует безраздельно, в Западной Европе проникает на юг до южной оконечности Италии (Vaufrey, 1928) и заходит за Пиренеи (Boule, 1910, см. карты), а в Восточной Европе обилен на Кавказе (Верещагин, 1959а, карта 76) и достигает на юге Гори, где найден в первой надпойменной террасе р. Куры и в окрестностях Ленинакана (там же, стр. 162 и 418; о находке в Гори см. ниже, стр. 44). Очень обилен он в северных областях Восточной Европы, доходит до побережий северных морей (Смирнов, 1937, см. карту), но находки его здесь не связаны с остатками культуры.

Эволюция мамонта, без сомнения, продолжается и в верхнем плейстоцене. Уже Л. Майе и Ш. Денере (Mayet et les autr., 1923, стр. 188 и 200) отмечали, что у сибирских мамонтов встречается особенно большое число зубных пластин (до 27—29), при этом очень часто расположенных — 11—12 пластин на 10 см длины зуба, в то время как у «нормального» мамонта их около 8. Эту форму авторы называют *Elephas primigenius sibiricus*¹. Существенно, что в Европе, по сведениям названных авторов, подобные зубы встречаются только в самых поздних отложениях. Таким образом, этой форме придается не только географическое, но и стратиграфическое значение. К позднему плейстоцену относят также П. Ван дер Феен (Van der Feen, 1957) зубы мамонта из Нидерландов с 28-ю пластинками на M_3 .

¹ По-видимому, это был поздний сибирский мамонт (см. ниже, стр. 43).

В Советском Союзе на существование двух типов мамонта — раннего и позднего — впервые указал В. И. Громов (1937, 1948) ¹, который считает позднюю форму близкой к форме *sibiricus* Дергее и предполагает постепенную эволюцию вида на протяжении ресс-вюрма в направлении увеличения числа зубных пластин и частоты их. В последних работах В. И. Громов (1961а, б; Громов и др., 1958, 1960) указывает в числе характерных животных для ресса мамонта раннего типа, для ресс-вюрма и вюрма — позднего. К сожалению, не даются цифровые показатели их признаков. И. А. Дуброво (см. Шергина, 1951) в трех горизонтах второй надпойменной террасы рек Среднего и Южного Урала установила присутствие трех форм слонов «степной» линии: в нижних — *Elephas trogontherii* ², в средних — *Elephas primigenius* раннего типа и в верхних — *Elephas primigenius* позднего типа. Возраст первого она считает концом миндель-ресса и первой частью ресса, т. е. одновременным с хазарской фауной, возраст второго — второй частью ресса и третьего — ресс-вюрмом и вюрмом. Цифровых показателей в автореферате нет, а диссертация осталась ненапечатанной.

И. Я. Яцко (1948) также указывает, что на территории Украины неоднократно находили зубы мамонта с повышенным числом пластин на 10 см длины, совершенно сходные с находками в Сибири, в отложениях от верхних ярусов лёсса до безлёссовых террас включительно.

В новейшее время вопросу об изменении во времени зубов мамонта уделяет внимание В. В. Щеглова (1963). К сожалению, большая часть зубов с территории Белоруссии, изученных ею, не имеет геологической датировки, и они включаются в тот или иной тип лишь по показателям зубов. Автор различает типы: ранний (из Петрикова, см. выше, стр. 40), по ее мнению рисский, промежуточный — первой половины вюрма и поздний — второй его половины. Но пересчитывая частоты пластин по данным автора путем деления полного их числа на длину зуба и умножая на 10, убеждаемся, что частота пластин первого (7—9,5) и второго (7—11) типов заметно не различается. Более заметно увеличение частоты у позднего типа (9, 11), но, к сожалению, только на двух зубах. Несомненно, по-видимому, увеличение у позднего (третьего) типа полного числа пластин — 28 и 30 против 21—24 у более ранних типов, что совпадает с указаниями Майе и Деспере, Ван-

¹ Еще раньше, в 1940 г., М. В. Павлова установила в Кирилловской стоянке близ Киева (культура мадлен) два типа мамонтов (Pavlow, 1940, табл. на стр. 55): с более редкими и широкими зубными пластинами и с более частыми и узкими. Однако приводимые ею цифры для M^3 дают для второго типа частоту 9, для первого — 7; такая разница несущественна. Главное же то, что все зубы происходят из одной стоянки, так что разделение на типы искусственно и не имеет ни систематического, ни стратиграфического значения.

² *E. trogontherii* позднего типа (сходный со слонем из Черного Яра).

генгейм и др. Как бы то ни было, попытка В. В. Щегловой проследить эволюцию мамонта заслуживает внимания ¹.

Очень наглядно проявляется изменение во времени слонов «степной линии» в террасах Днестра и Прута (Дуброво и Чепальга, 1965; Ренгартен, Константинова, 1965), где последовательно от девятой до первой террасы сменяются зубы слонов от типа примитивного *Archidiskodon meridionalis* через подвид *tamanensis* и далее через подвиды *Mammuthus*: типичного трогонтерия, прогрессивного трогонтерия к примитивному мамонту и в первой террасе — к позднему специализированному мамонту.

Хотя наша сводка в основном касается фауны Европы, но хочется упомянуть здесь об исследованиях Э. А. Вангенгейм (1961б) в Северо-Восточной Сибири, где явственно установлены две формы мамонта: рисская (число пластин на M^3 — 22, частота 7—9, толщина эмали 1,5—2) и верхнеплейстоценовая (число пластин 26—28, частота 9—12, толщина эмали 1,0—1,5). При этом размеры зубов не изменялись; следовательно, был ясный шаг вперед в специализации зубного аппарата ².

Из общей картины эволюции зубов мамонта выпадают зубы, найденные в межморенных отложениях в интерстадиале (интергляциале?) R1/II в Одинцове близ Москвы, описанные В. В. Меннером (1930). На пяти обломках последних коренных зубов (M^3) расчет, по данным автора, дает частоту пластин 9—10,6, в среднем 9,9 (у четырех из них 10 и больше) ³. Мы видели, что у рисских и позднемустьерских слонов Восточной Европы частота на задних зубах 6,5—8,5, то же и у рисских слонов Сибири — 7—9. Таким образом, одинцовские слоны скорее должны бы были быть ресс-вюрмского или ранневюрмского возраста. В этих же слоях найдена пястная кость овцебыка, также единственная рисская находка (о ней на стр. 104), остальные его находки в Восточной Европе моложе.

Рассмотрение эволюции линии степных слонов в целом, несмотря на отрывочность данных, убеждает нас, что она протекала в одном направлении и, по-видимому, синхронно в Западной и Восточной Европе, а очень вероятно, и в Сибири. Переломными моментами этой эволюции были эпохи: для перехода *Archidiskodon meridionalis* в *Mammuthus trogontherii* — предминдельская и *M. trogontherii* в *M. primigenius* — предрисская и начальные стадии ресса. Детали процесса требуют выяснения.

¹ Цифры В. В. Щегловой для частоты пластин несколько отличаются от вычисленных нами по ее данным. Возможно, разница происходит потому, что для вычисления мною использовалось полное число пластин, а частота их, как показала И. А. Дуброво (1960), различна в средней части зуба и у его концов, измерение же производилось В. В. Щегловой в средней части (пояснение в письме В. В. Щегловой ко мне от 26.I 1964 г.).

² См. подробно в работе В. И. Громовой (1964).

³ Существенно, что автор измерял число пластин и длину зуба перпендикулярно к пластинам.

Возможно, что последним членом линии степных слонов был так называемый карликовый мамонт, о котором упоминалось неоднократно (Громов, 1929; Щеглова, 1958б). Неясно, связан ли он с определенным возрастом или представляет собой совокупность единичных уклонений малого размера более крупных форм. Э. А. Вангенгейм (1961б, стр. 137), описавшая три зуба «карликового» мамонта из Сибири, найденные ею в музеях без указания возраста, предполагает его позднеюрмский или даже голоценовый возраст. Однако этому противоречат факты находок единичных костей карликовой формы в некоторых местонахождениях Восточной Европы вместе с большим числом костей мамонтов нормальной величины, без переходов между ними. О таких костях упоминает В. И. Громов (1929) из стоянок Бердыж Смоленской области (вюрм) и других и В. В. Щеглова (1958б) из стоянки Елпсеевичи Брянской области (предположительно вюрм). При этом интересно, что по приводимым авторами цифрам и по изменениям на рисунках размеры этого измельчавшего мамонта по отношению к размерам позднего нормального во всех случаях сходны: они составляют 0,6—0,75 размеров последнего.

«Карликового» мамонта описал также Л. К. Габуния (1952) из г. Гори в Грузинской ССР из первой надпойменной террасы р. Куры. Найденный M^1 имеет длину 120 мм. Однако и другие позднеплейстоценовые мамонты Восточной Европы часто не крупнее горийского слона. Так, из Кирилловской стоянки в Киеве (ориньяк-солютре, по Ефименко) М. В. Павлова (Pavlov, 1910) приводит для длины M^1 (M^4 по ее обозначению) — 41 см, для M_1 — 42 см. M^1 из Мезинской стоянки (ранний мадлен, по Ефименко) имеет длину 114—117 мм (измерения И. А. Дуброво, устное сообщение); В. В. Щеглова (1961б) приводит для коронки M^1 мамонта из стоянки Елпсеевичи близ Брянска длину 14 см. По-видимому, горийский мамонт по размерам довольно типичен для позднепалеолитических мамонтов Восточной Европы. Необычен геологический возраст, приписываемый ему автором: начало послевюрмского времени, мезолит — начало неолита. Сама исключительность этого указания требует подтверждения. Если это так, то нужно признать, что дольше всего просуществовал мамонт на крайнем севере (в Сибири) и на крайнем юге.

В Западной Европе иногда упоминают мелких мамонтов. Так, из позднего плейстоцена Италии, с южной оконечности п-ова, из грота Кардамона в Отранто, описан в качестве «карликового» мамонт *Elephas primigenius hydruntinus* Botti (по Vauflrey, 1928), которого упоминает и Г. Осборн в своей монографии, однако длина M_1 , которую дает Осборн, — 12 см, не отличается от длины этого зуба у позднеплейстоценовых мамонтов (см. выше), и расчет по фотографии M^1 этого слона, приводимой Р. Вофреем (Vauflrey, 1958, рис. 90), дает даже с учетом скошенности изображения ту же цифру — 12—13 см.

Таким образом, вопрос о том, существовали ли в Западной Европе такие мелкие мамонты, как в Восточной, остается открытым.

Следует отметить, что из позднего плейстоцена южной Венгрии М. Крепой (Kretzoi, 1941) описал особую форму мамонта — «*Mammonteus hungaricus*», отличающуюся от других мамонтов пропорциями костей конечностей: дистальные их отделы укорочены по отношению к проксимальным, особенно на передней конечности. Абсолютных размеров частей скелета и описания зубов автор не приводит, так что остается неясным, имеет ли эта форма основание считаться особым видом и в каком отношении она находится к «карликовому» мамонту.

Вторая линия ископаемых слонов — это так называемые лесные, или древние, слоны — род *Palaeoloxodon* с наиболее известным европейским видом *antiquus*¹. До последнего времени считалось, вслед за В. Зёргелем, что в нижнем плейстоцене произошло разделение ствола южного слона (*Archidiskodon meridionalis*) на две ветви: *trogontherii* → *primigenius* и *antiquus*. В нижнеплейстоценовых местонахождениях (Мосбах, Зюссенборн) Зёргель находил зубы с неясными, как бы смешанными признаками той и другой ветви, что он принимал за начавшееся, но еще не вполне завершившееся расхождение. Таким экземплярам он давал тройные названия: *E. trogontherii antiquus* и *E. antiquus trogontherii*, что не согласуется с принятыми правилами употребления тройной (подвидовой) номенклатуры. Экземпляры Зёргеля, без сомнения, члены одной популяции одной формы. Некоторые авторы и сейчас держатся точки зрения Зёргеля на происхождение рода *Palaeoloxodon* (Адам, Цейнер и др.). Однако с ней трудно согласиться. Во-первых, в Северном Китае ясно выраженный *Palaeoloxodon* встречается уже в отложениях нижэвань (вид *paladicus*), соответствующих виллафранку Европы (Pei Wen Chung, 1957); описан он также из древнейшего плейстоцена Японии. Вряд ли можно предполагать независимое, более позднее происхождение рода в Европе. Во-вторых, *Palaeoloxodon* известен в Италии уже из виллафранкских отложений. Хотя существует мнение, что в виллафранке Италии материал собран не *in situ* и перемешан с костями, происходящими из более поздних слоев, однако этот род указывается в числе находок в деревне Виллафранка близ г. Асти, где костеносный слой однороден и лежит непосредственно на морских астийских отложениях (Mayet et les autr., 1923, стр. 45) и даже голотип вида *ausonius* происходит из Сан Романо в Астезане, где, сколько известно, нет примеси из более поздних отложений. Есть даже предположение, что один зуб *ausonius* происходит из отложений, лежащих ниже виллафранкской свиты (Шанцер, 1962, стр. 20), т. е. из верхних горизонтов астийского яруса. Следует

¹ Характеристики видов и изображения черепов см. у И. А. Дуброво (1960). О родовом положении и названии — у того же автора (1957).

отметить, однако, что у итальянского виллафранкского слона имеется неожиданно большое число зубных пластин на задних зубах: 15—20 (у голотипа *ausonius* — 20) — число, которого лесные слоны достигают только в ресс-вюрме.

Как бы то ни было, род *Palaeoloxodon* уже существовал в Западной Европе одновременно и в одних районах с родом *Archidiskodon*, примитивная форма которого характерна для виллафранка Европы. В общем, следует согласиться с И. А. Дуброво (1960), что архидискодон не мог быть предком палеолоксодона и с древнейшего плейстоцена обе ветви существуют параллельно. Скорее всего род *Palaeoloxodon* пришел из Азии в Западную Европу в древнейшем плейстоцене вместе с родом *Archidiskodon* или даже несколько раньше него и обитал в Италии в непрерывно существовавшей там лесной зоне. М. Буль (Boule, 1910) и Р. Вофрей (Vaufrey, 1928) указывают его в многочисленных гротах Италии в стоянках нижнего и среднего палеолита (мустье) — по Вофрею в ресс-вюрмскую эпоху. Оба эти автора считают лесного слона очень обильным в Италии и Испании. В эпохи потепления он, очевидно, вместе с лесами возвращался в Среднюю Европу, в эпохи похолодания — отходил обратно. Лишь суровые условия вюрмского времени окончательно изгнали лесного слона из Средней Европы. В Италии он также не встречается начиная с верхнего (холодного) мустье начала вюрма и на протяжении всего верхнего палеолита (вюрм), когда в Италию, до самых южных ее пределов, проникает мамонт (Vaufrey, 1928), найденный близ Лечче в Отранто.

Во Франции в древнейшем плейстоцене род *Palaeoloxodon*, очевидно, не жил: П. Бу (Bout, 1960) в своей сводке его здесь не упоминает. Достоверные и обильные находки известны из Средней Европы начиная с гюнц-миндельского (кромерского) межледникового. Указывается он в это время в Форест-Бед (Цейнер, 1963; Norwood, 1951); в Аббевилле во Франции Ф. Цейнер описывает примитивную форму. Возможно, что в Англии из отложений именно этого времени Г. Фалкнер впервые описал вид *antiquus*. Богаты остатками *P. antiquus* отложения Мауэра близ Гейдельберга. В минделе, как уже упоминалось, лесной слон отошел вместе с лесами на юг, уступив место степному слону (*Mammuthus trogontherii*). В миндель-рисское время он снова широко распространился в Средней Европе. Большие серии зубов собраны в классическом местонахождении Штейнгейм на р. Мурре (Adam, 1948), указывается он и в ряде местонахождений Англии, например в Сванскомбе на нижней Темзе (Thenius, 1961). После отступления на юг во время рисского ледникового, когда в Средней Европе появляются первые, еще примитивные, настоящие мамонты (см. стр. 41), он еще раз возвращается на север, где классические сборы его остатков сделаны в ресс-вюрмских травертинах (нижних) Таубаха и Эррингсдорфа близ Веймара в Тюрингии (Kahlke

19586, 19616), упоминается он в отложениях этого времени и в Чехословакии (Fejfar, 1961). В Польше К. Ковальский (Kowalski, 1959) отмечает разрозненные остатки *P. antiquus*, не датированные геологически; в Имбраловицах в Силезии он найден вместе со своим постоянным спутником — носорогом Мерка, в интергляциальных отложениях, время образования которых точно неизвестно. С приближением вюрмского оледенения древний слон, по-видимому, окончательно исчезает из Средней Европы. В Эррингсдорфе в слоях, покрывающих ресс-вюрмские травертины, найдена уже классическая холодная позднплейстоценовая фауна с *M. primigenius* и *Coelodonta antiquitatis*.

Лесной, или древний, слон не оставался неизменным на протяжении своего существования. К. Адамом (Adam, 1948) изучены в сравнительном аспекте зубы *P. antiquus* из трех последовательных межледниковий: гюнц-миндельского (из Мауэра), миндель-рисского (Штейнгейм) и ресс-вюрмского (Таубах). Большие серии зубов изучены названным автором лично только из Штейнгейма, данные по Мауэру и Таубаху менее значительны и взяты из работы В. Зёргеля. Это несколько снижает четкость выводов, тем не менее, изменение во времени все же заметно. Тщательно изучив все показатели зубов, автор пришел к выводу, что от гюнц-миндельского к миндель-рессу лесные слоны стали крупнее, увеличилось общее число пластин: у первого на M_3 их $\frac{(x-13-x)-(x-16-x)}{(x-14-x)-(x-16-x)}$, у второго $\frac{(x-14-x)-(x-19-x)}{(x-13-x)-(x-19-x)}$ ¹. Этого увеличения было достаточно, чтобы, несмотря на возрастание размеров, увеличилась в среднем частота пластин², соответственно: $\frac{4,7-6,4}{5,3-5,7}$ и $\frac{5,1-7}{4,5-6,5}$. На дальнейшем этапе, от миндель-рисса к ресс-вюрму, изменение размеров неясно. По данным автора, верхние зубы стали меньше, нижние — крупнее³, общее число пластин в среднем несколько возросло: $\frac{(x-15-x)-(x-19-x)}{(x-16-x)-(x-18-x)}$, частота осталась неизменной $\frac{5,1-7,1}{4,7-6,3}$. Автор считает временем расцвета вида миндель-рисское межледниковье, но, очевидно, в ресс-вюрме вид остался на прежнем уровне специализации.

¹ Знак «x» обозначает передний и задний талоны.

² Немецкие авторы употребляют вместо «частоты», принятой в русских работах, среднюю длину пластины + межпластинный промежуток (Längen-Lamellen-Quotient, LLQ), получаемую путем деления полного числа пластин (талоны считаются за $\frac{1}{2}$) на длину зуба; приведенные нами числа частот получены путем пересчета.

³ К. Адам объясняет это различие увеличением у ресс-вюрмского слона бивней, стесняющих развитие верхних зубов. Судя по костям конечностей, размеры животных на последнем этапе не изменились.

В Центральной Европе большей частью всех лесных слонов упоминают под именем *Palaeoloxodon antiquus*, И. А. Дуброво (1960) считает румынского палеолоксодона из рисс-вюрма особым видом *P. germanicus*. Однако данные, приводимые автором, показывают, что это, возможно, лишь подвид *P. antiquus*, как и описал его Г. Штефанеску. Он близок, видимо, к рисс-вюрмскому слону из Таубаха с более высокими и узкими зубами, с большим числом чаще расположенных пластин (число 16—20, частота 5—6), чем у более ранних *antiquus* (см. выше данные работы Адама). К. Адам (Adam, 1953в) прямо называет рисс-вюрмского слона Средней Европы *P. antiquus germanicus*.

Очень поздний, вероятно, и *Palaeoloxodon italicus* Osborn с числом пластин 19—20 и частотой их 5,5—6. Его череп имеет некоторые отличия от других палеолоксодонов, и, по-видимому, он представляет особый вид¹.

Необходимо учитывать, что и для лесных слонов, как и для степных, почти вся систематика основана на строении зубов; череп центральноевропейского *antiquus* неизвестен; возможно, что мы имеем в этом случае дело не с одним видом.

В Восточной Европе лесные слоны известны гораздо меньше, чем в Западной. Есть указание, что они были здесь уже в астийское время: К. В. Никифорова (1962б) указывает находку зуба, определенного В. И. Громовым как *E. antiquus cf. ausonius*. Находка сделана в верхних горизонтах нижнекузальницких отложений (по автору, нижний кузальник соответствует астию, верхний — виллафранку). Здесь имеется интересная параллель с астийской (предположительно) находкой *ausonius* из Италии (см. выше). К сожалению, описания или изображения этого зуба мы не знаем и не можем судить о степени его архаичности. Во всяком случае, род *Palaeoloxodon* появился в Восточной Европе не раньше, чем в Западной.

В виллафранке род *Palaeoloxodon* в Восточной Европе не отмечался. Из более позднего времени имеются указания на находки в Тамани, в классическом местонахождении Синяя Балка — гюнц (Верещагин, 1957, стр. 38; Беляева, 1933), хотя преобладающими являются остатки южного слона.

Надо отметить, однако, что И. А. Дуброво, проработавшая весь материал по слонам из Синей Балки, считает, что палеолоксодона там нет; описанные под этим именем зубы — варианты зубов архиднекодона (1960, стр. 67).

Следующая по времени находка из Восточной Европы указывается в тираспольском гравии (Pavlov, 1910). Возможно, она происходит из гюнц-миндельского межледникового, когда в Западной Европе, как мы видели, лесной слон становится довольно обыч-

¹ Цифры для двух последних форм взяты из работы И. А. Дуброво (1960).

ным, однако цифры, приводимые автором для M_3 (17 пластин и 5,5 их частота), тяготеют к слонам более позднего возраста (см. выше), так что не исключена возможность их происхождения из отложений начала миндель-рисса. Дальнейшие сведения относятся уже к заведомо миндель-рисским отложениям. Мною описан (Громова, 1932а) верхний заднекоренной зуб из отложений близ с. Никольского в нижнем течении Волги. Этот зуб взят *in situ* из слоев, подстилающих хазарские слои, из касожской свиты (см. предисловие П. А. Православлева к нашей работе 1932 г., стр. 70, прим. 1); следовательно, по теперешним представлениям, он происходит из первой части миндель-рисского времени. Показатели его (полное число пластин $\times - 14 - \times$ до $\times - 15 - \times$, частота 5) входят в пределы изменчивости гюнц-миндельских и миндельских центральноевропейских слонов, более тяготея к первым, более древним¹. К миндель-риссу же относится M_3 , найденный в древнем торфянике в Москве и описанный В. И. Громовым (1940); возраст его, как конец минделя или миндель-рисс, был определен Г. Ф. Мирчинком.

Показательно, что в торфянике В. Н. Сукачевым определены остатки древесных растений: сосны, березы, ольхи и ивы; преобладает сосна. Это подтверждает мнение об обитании *Palaeoloxodon antiquus* в хвойных лесах умеренного типа и указывает на миндель-рисский возраст. 14—15 пластин (без талонов) и частота их 4,5 находятся в пределах цифр у мауэровского и у штейнгеймского слона.

Указание на находку зубов *P. antiquus* имеется еще у И. К. Ивановой (1948). Два M_3 одной особи найдены в травертинах горы Машук близ Пятигорска. Автор предполагает миндель-рисский возраст находки. Общее число пластин 17, частота 5,5.

Таким образом, наибольшее число находок в Восточной Европе относится к миндель-риссу — ко времени расцвета вида в Западной Европе (по К. Адаму).

Больше находок *Palaeoloxodon* в Восточной Европе, в том числе и более поздних, мне неизвестно, в отличие от Западной Европы, где он был распространен еще в рисс-вюрме (см. выше). Надо сказать, что рисс-вюрмская фауна Восточной Европы вообще очень плохо известна, но, возможно, это объясняется и трудностью расселения палеолоксодона из южных лесных убежищ рисского времени, отделенных от северных лесов и в рисс-вюрме полосой открытых степей, чего не было в Западной Европе². Самая северная находка на востоке — в Москве.

¹ Что и склонило меня в свое время к выделению волжского слона в подвид *meridionaloides*.

² Интересно, что сообщения о находках ископаемых слонов проникают иногда в широкую прессу. В № 1 журнала «Наука и жизнь» за 1963 г. сообщалось о находке костей слона на улице Варшавы, на глубине 4 м. Рисунок M_3 показывает несомненную принадлежность роду *Palaeoloxodon*.

Известные в настоящее время данные показывают, что лесные слоны в отношении строения коренных зубов в общем шли по тому же пути эволюции, что и слоны степные: в направлении повыше-ния коронки и усиления способности к усвоению более жесткой пищи. Однако эти способности развивались у них медленнее, чем у слонов степной линии: в верхнем плейстоцене у *Mammuthus primigenius* число пластин на M_3^3 обычно 23—24, позже, в вюрме, достигает 28—29; у рисс-вюрмского *P. antiquus* оно, видимо, не превышало 20. Соответственно отстает у него и частота пластин: у первого 7—9, позже 10—12, у второго не больше 6,5. Эту медленность можно объяснить более константными условиями среды, в которой держался палеолоксодон, передвигавшийся к северу и к югу вместе со своим исходным или близким к исходному лесным биотопом. Напротив, мамонт, потомок лесостепного архидискодо-на, оставался при похолоданиях на месте, в перигляциальных сте-пях и тундрах, приспособляясь к изменяющейся обстановке и к более жесткой пище. Приспособившись к этим условиям, он в эпо-хи межледниковых потеплений уже не мог оставаться на месте, а уходил на север: в северные области Восточной Европы, в Си-бирь, в Скандинавию; из последнего района известны его остатки рисс-вюрмского возраста (Heintz, 1955). В конце концов, лесной слон не выдержал прогрессирующего похолодания и вымер к вюр-му, в то время, как мамонт пережил все стадии этого ледникового, а возможно, жил на крайнем севере Сибири еще в раннем голо-цене.

Сравнение истории рода *Palaeoloxodon* в Западной и Восточ-ной Европе затруднительно вследствие недостатка данных по Вос-точной. По-видимому, здесь лесной слон встречался реже и вымер раньше, к риссу. Если это так, то это объяснимо более суровым климатом в риссе и тем, что зона лесов, по-видимому, сохрани-лась в это время только в Закавказье, откуда возврат на равнину в рисс-вюрме был затруднен полосой степей, отделявших кавказ-ские леса от среднерусских. Возможно, впрочем, что отсутствие рисс-вюрмских находок объясняется слабым знанием рисс-вюрм-ских фаун.

PERISSODACTYLA (НЕПАРИОПАЛЫЕ)

Носороги

Из носорогов (табл. 4) с самого начала антропогена во всех западно европейских местонахождениях присутствует эт-русский носорог — *Dicerorhinus etruscus* (Falc.), по-видимому, широко распространенный в это время. П. Бу (Bout, 1960) указывает его во всех местонахождениях виллафранка (по Бу — верхнего); в более ранних отложениях, среднеплиоценовых прежнего членения (по Бу — нижневилафранкских) он отсут-

Деление плейстоцена	Dicerorhinus			Coelodonta antiquitatis
	etruscus	переходные	kirchbergensis	
Верхний	W		?	?
	R-W		?	?
Средний	R		**	
	M-R		?	?
Нижний	M	*		
	G-M	?		
	G (II?)	?		
Древнейший	Пере-ходный			
	Вилла-франк			

==== Восточная Европа. * В Зюссенборне.
 ===== Западная Европа. ** Только на юге (Италия).
 - - - - - Предполагаемое присутствие

ствуует, там встречаются другие носороги¹. Во французских местонахождениях указывает его и М. Вире (Viré, 1954). Он является также постоянным членом фауны итальянских виллафранкских отложений — виллафранка в Асти, нижнего и верхнего Валь д'Арно и др. В Венгрии он указывается в это время в Кишпанге (Kretzoi, 1954a).

Этрусский носорог проходит через следующий, сенпрестский этап четвертичной фауны: во Франции найден в Сенез, откуда смонтирован целый скелет в музее Базеля (Schaub, 1943), в Купе и Кре де Пейроль (Bout, 1960); найден он и в Тегелене (Цейнер, 1963, Norwood, 1951; Schreuder, 1945). В виллафранкскую эпоху он сопутствует архидискодону примитивного типа, в сенпрестскую — его прогрессивной форме. Довольно обильен *D. etruscus* еще и в нижнем плейстоцене, причем присутствует и в лесных, межледниковых фаунах — в Мауэре, в Форест-Бед в Англии, и в степных — Зюссенборне, в нижних слоях Мосбаха (Kahlke, 1961b), в Чехословакии (Fejfar, 1961). Видимо, он не специализирован еще строго к условиям обитания и к пище, используя в равной мере и травянистые и древесные растения, так же как спутник его, архидискодон.

Вероятно, уже в доминдельское время начинается трансформация *D. etruscus* (Falc.) в *D. kirchbergensis* (Jaeg.) [= *D. mercki* (Jaeg.)]. С названием последнего вида дело обстоит следующим образом. Первоначально (1839 г.) Г. Йегер установил вид *Rhinoceros kirchbergensis* на основании двух верхних коренных зубов из Кирхберга в Германии. Позже (1841 г.) тот же автор переименовал этот вид в *Rhinoceros mercki* по просьбе И. Каупа, считавшего, что И. Мерк раньше описал ту же форму (не давая ей научного названия). Однако правомочным остается первоначальное название (см. Brandt, 1877). В мировой литературе на языках разных стран утвердилось название «носорог Мерка».

Прежде всего следует отметить, что неоднократно повторяющееся в литературе указание (Цейнер, 1963 и др.) на присутствие носорога Мерка в Тегелене (переходный, или сенпрестский, этап) основано, по-видимому, на первоначальной ошибке определения Бернсона очень сильно стертых премоляров, к тому же покрытых смолистым веществом, что создавало кажущееся увеличение их размеров. Г. Лузе (Loose, 1961b) доказал, что эти зубы не отличаются от зубов *D. etruscus* (см. также Adam, 1961, стр. 23).

В гюнц-миндельское время носорог Мерка указывается в качестве примеси к этрусскому носорогу в Гельбрунне (Adam, 1953b, табл. 2), в Форест-Бед в Англии и в Аббевилле во Франции (Цейнер, 1963), хотя в Зюссенборне, непосредственно перед миндельским оледенением (Kahlke, 1961b), существовал только *D. etruscus*. Переходную форму описывает А. Вурм (Wurm, 1914) из Мау-

эра (гюнц-миндель). Такие переходные формы описывались под разными названиями, видовыми и подвидовыми — *heidbergensis*, *hundsheimensis*, *kronstadtensis*. Два вида — *etruscus* и *kirchbergensis* — указываются в главных (средних) слоях Мосбаха, второй — в меньшем количестве (Kahlke, 1961b; Adam, 1953b, 1961). Более правильным кажется мнение Вурма (Wurm, 1914), что это одна форма в процессе перехода; амплитуда изменчивости признаков смещена; вероятно, так же объясняется смешение двух видов и в других указанных выше местонахождениях.

В нижних горизонтах Штейнгейма и в верхних — Мосбаха (миндель II) имеется уже только *D. kirchbergensis*; переход совершился, и этрусский носорог исчез, чтобы больше не появляться.

В дальнейшем, в большом миндель-рисском межледниковье, *D. kirchbergensis* широко распространяется и, видимо, делается более приспособленным к лесным биотопам. В это время он отделяет от себя ветвь носорогов открытого ландшафта — *D. hemitoechus* (Falc.). Впервые этот носорог появляется в минделе II (Adam, 1961, стр. 8)¹, более обильным делается в миндель-риссе. Во многих местонахождениях этого времени оба названных носорога присутствуют вместе: в главных (средних) горизонтах Штейнгейма, в Геппенлохе, Грейс-Таррок и Кляктоне; из последнего местонахождения *D. hemitoechus* и был описан Г. Фалконе-ром. Это объясняется сложностью природных условий миндель-рисса: отступление льда и открытие ландшафта, максимум тепла и леса, новое наступание льда. Вместе с носорогом Мерка он заходит и в нижние горизонты верхних галечников Штейнгейма (рисс). По-видимому, эти носороги делят между собой разные биотопы, но попадают в одни отложения. О степном характере *D. hemitoechus* свидетельствует форма его черепа с более, чем у носорога Мерка, выступающим назад затылочным требнем и более скошенной к основанию лицевой части вертикальной осью затылочного отверстия. То и другое указывает на более наклонное положение головы, следовательно, на питание травами (подробно у Loose, 1961a). К. Адам (Adam, 1961, стр. 10) и Э. Тениус (Thénius, 1954) отмечают также более гипсодонтные зубы, по мнению авторов считают различение этих видов по зубам очень трудным, если не невозможным; надо сказать, что цифры высоты зубов, приведенные Э. Тениусом, и вычисленные по ним индексы гипсодонтности не дают ясных отличий от носорога Мерка, очень сильно трансгрессируя у обоих.

При наступлении рисского ледникового степной *hemitoechus* делается более редким, хотя иногда встречается еще и в вюрме (верхние травертины Эришгедорфа, по Kahlke, 1958b), и вскоре вымирает, не выдержав конкуренции с пришельцем из Азии, характерным ледниковым *Coelodonta antiquitatis*.

¹ Указание на *D. hemitoechus* в Зюссенборне (Thénius, 1954), очевидно, ошибочно (см. списки у Kahlke, 1960, 1961b).

¹ Чаще всего они приводятся под именем *Rhinoceros megarhinus*.

Носорог Мерка в риссе отстывает в южные убежища. Как и его спутник *Palaeoloxodon antiquus*, он очень обилен в Италии в стоянках нижнего и среднего палеолита (мустье), в рисс-вюрме; сохраняется еще в начале вюрмского похолодания (в позднем мустье), когда в Италию проникают холодные формы, а *Palaeoloxodon* и *Hippopotamus* там уже исчезают; вымирает он в Италии только в верхнем палеолите, в более позднем вюрме (Vaufrey, 1928). Один раз, в рисс-вюрмское время, носорог Мерка возвращается в Среднюю Европу: он найден вместе с лесным слоном (см. выше) в нижних травертинах близ Веймара (Kahlke, 1959, 1960) и в Чехословакии (Fejfar, 1961). Есть указания (Hermann, 1912), что он появляется еще в вюрмские межстадиальные потепления, встречаясь иногда совместно с *Coelodonta antiquitatis*.

Начиная с рисского ледникового формирования в это время настоящему мамонту (см. выше) присоединяется волосатый или шерстистый носорог — *Coelodonta antiquitatis* (Blum.), житель открытых местностей, пришедший из Центральной Азии, где он существовал, возможно, в форме другого вида еще в древнейшем плейстоцене (в нихэвани). На своем пути в Европу он эволюционировал в направлении приспособления к холодным приледниковым степям и тундрам и не знает конкурентов в указанных условиях. Редкие находки его указываются уже в минделе (M II), во Франкенхаузене (Kahlke, 1963a) и в Борнхаузене, в Гарце (Sickenberg, 1962). Достоин внимания, что в последнем местонахождении автор отмечает в коренных зубах носорога еще менее резко выраженные черты специализации, чем у более поздних форм вида: более округлые, менее угловатые очертания, слабее выраженную морщинистость эмали и т. д. О Зикенберге предполагается, что в будущем эта менее специализированная форма будет выделена в особый подвид. Эти данные показывают, что род *Coelodonta* перспективен для целей стратиграфии.

Обильным делается *S. antiquitatis* начиная с рисса. Он встречается в слоях Штейнгейма, покрывающих миндель-рисские антаквусовые горизонты (Adam, 1961), вместе с *Mammuthus primigenius fraasi* Dietrich (см. выше); в ряде других местонахождений он найден со слонами также переходного типа от *trogotherii* к *primigenius* (Цейнер, 1963, стр. 321, 322).

В рисс-вюрме в Западной Европе волосатый носорог отстывает за ледниками вместе с мамонтом на север, уступая, как уже упоминалось, место носорогу Мерка, а начиная с вюрма господствует уже почти безраздельно, достигая, как мамонт, южной оконечности Италии (Vaufrey, 1928). Формы вида *antiquitatis* не выделены, эволюция его не прослежена.

В Восточной Европе, как и в Западной, этрусский носорог — *Dicorhinus etruscus* (Falc.) — появляется в древнейшем плейстоцене, в виллафранкском ярусе. Целый череп с частью скелета найден на р. Псекупсе, притоке Кубани, в слоях одного воз-

раста с Хапрами или несколько более поздних (Громова, 1948, стр. 56). *D. etruscus* (?) описан Н. К. Верещагиным (1957, стр. 42) из отложений кургана Цимбал с Таманского п-ова¹; возраст, вероятно, тот же, что хапровских песков (см. об этом на стр. 19). Из слоев, вероятно, виллафранкского возраста на Апшеронском полуострове упоминает этрусского носорога В. В. Богачев (по Верещагину, 1959a, стр. 74), В. С. Байгушева (1964) указывает этрусского носорога из песков Ливенцовского карьера близ Ростова, возраст которых одинаков с хапровскими.

Как и в Западной Европе, существование этрусского носорога продолжается еще в раннем плейстоцене. А. К. Векуа (1959b, 1961) устанавливает *D. etruscus* близ г. Ахалкалаки в южной Грузии (нижний плейстоцен). М. В. Павлова (1925) описывает его из тираспольского гравия (под именем *D. etruscus heidelbergensis*). В. И. Громова (1948, стр. 449) предполагает, что это — форма, переходная к *D. kirchbergensis* Jaeg. Такая возможность кажется вероятной, так как в это же время, в предминделе и минделе, этрусский носорог трансформируется в носорога Мерка в Западной Европе. Вероятно, того же возраста, что тираспольский, этрусский носорог из окрестностей Каменец-Подольска (Лейбман, 1960). Кроме указанных, известна недатированная находка этрусского носорога в Грузии у с. Циандали (Бурчак-Абрамович, 1953).

Таким образом, находки этрусского носорога сосредоточены в Восточной Европе в самых южных районах. Даже если признать определение тираспольского носорога правильным, следует считать, что в Западной Европе он заходил на север значительно дальше. В Восточной Европе, как и в Западной, он после миндельского времени более не встречался, заменялся носорогом Мерка, вероятным его потомком.

Надежные остатки *D. kirchbergensis* (Jaeg.) [= *D. mercki* (Jaeg.)] известны в Восточной Европе из миндель-рисской эпохи, где он, как и на западе, является спутником древнего, или лесного, слона. Многочисленны остатки его из касожских (сингильских) слоев, подстилающих хазарские в нижнем течении Волги близ сел Никольское и Черный Яр (Громова, 1932a, 1935a)². Те же слои, как уже указывалось, дали зуб *Palaeoloxodon antiquus* (стр. 49). На Волге были найдены остатки носорога Мерка и в более северных районах — вблизи устья р. Черемшан, на п-ове Туингуз (Беляева, 1939a), где, судя по составу фауны, смешаны остатки, вымытые из разных слоев. Предположительно носорогу

¹ Неуверенность в определении объясняется тем, что найдены только обломки костей конечностей, диагностические признаки которых не выяснены.

² Остатки из Никольского первоначально были отнесены мной к носорогу Мерка под вопросом (1932a); изучение черноморских остатков (1935a) подтвердило первоначальное определение никольских.

Мерка принадлежит ряд находок из Заволжья (Беляева, 1935), не имеющих, к сожалению, геологической датировки. Более надежно определение остатков, найденных близ Москвы, у г. Подольска и у г. Дмитрова (части черепа, челюсти, зубы; Беляева, 1940), что хорошо увязывается с находками *Paleoloxodon antiquus* в Москве (см. стр. 49) и заставляет предполагать их миндель-рисский возраст. Самая северная находка — кости передних конечностей носорога в межморенных отложениях близ г. Рыбинска, которые по стройности и некоторым морфологическим признакам были отнесены Е. И. Беляевой (1939б) к носорогу Мерка. Возможно, она и самая поздняя: по В. А. Новскому (см. Громов, 1948, стр. 449), остатки происходят из рисс-вюрмских отложений.

О черепе с частями скелета носорога Мерка, найденном в с. Высокое Смоленской области на глубине 11 м, упоминает И. Н. Салов (1957, стр. 320—321). Материалы погибли во время оккупации Смоленска в 1941 г.

На Кавказе *D. kirchbergensis* определен из карьера Гирей близ станции Кавказской, предположительно, миндельского или миндель-рисского возраста (Громов, 1948, стр. 51). Самая южная находка в Восточной Европе происходит из окрестностей Ленинка в Армении (Авакян, 1961), также предположительно миндельского или миндель-рисского возраста¹.

Изложенное показывает, что *D. kirchbergensis* в Восточной Европе заходил на север дальше, чем *D. etruscus*. Эволюция ветви *etruscus* — *kirchbergensis* протекала приблизительно в то же время, что на западе, но вымирание произошло, возможно, в Восточной Европе раньше, так как надежных остатков рисс-вюрмского возраста мы здесь не знаем (исключением может быть рыбинский носорог), в то время как в Западной Европе несомненный носорог Мерка был обилен в это время (см. выше). Если такое предположение подтвердится, то разница может быть объяснима большей облепшенностью Западной Европы.

Находки *D. hemitoechus* (Falc.) в Восточной Европе мне неизвестны, кроме указания М. В. Павловой (1925) на челюсть молодого носорога из тираспольского гравия; однако при неясности отличий его зубов от зубов носорога Мерка, тем более молочных, нельзя быть уверенным в правильности этого определения, сделанного к тому же со знаком «aff».

Начиная с рисса в Восточной Европе широко распространен волосатый носорог — *Coelodonta antiquitatis* (Blum.). В отличие от Западной Европы в минделе он здесь не обнаружен. Носорог Мерка, если и жил здесь еще в рисское время, то, как мы видели, был уже очень редок. По-видимому, волосатый носорог впервые встречается еще в дорисских отложениях: найден в раннемустьерской стоянке Старый Кодак возле Днепротровска (Пидоплич-

¹ Перечень некоторых старых находок имеется в моей работе 1953 г.

ко, 1936). Он является членом хазарской фауны (конец миндель-рисса, первая часть рисса)¹, позже встречен во всех палеолитических стоянках до раннемадленских включительно, а также в местонахождениях, не связанных с культурными остатками; в позднем мадлене, по В. И. Громову (1948), он уже отсутствует, вымирая раньше мамонта. Если в Западной Европе, как мы видели, он доходит до южной Италии, то на востоке южные границы его ареала неясны. На северном Кавказе его находки еще известны (Верещагин, 1959а, карта 77); за Кавказским хребтом какая-то близкая форма указывается в Грузии, в Болнинском районе, с остатками мустьерской культуры (Григолия, Векуа, 1963)².

На севере Восточной Европы он доходит примерно до 63° с. ш., но в этих широтах встречается гораздо реже, чем мамонт (Смирнов, 1937, см. карту) и не заходит так далеко на север, как последний.

Отметим, что волосатый носорог в Восточной Европе, как и в Западной, получает широкое распространение в рисскую эпоху и также встречается со слонами переходного от *trogontherii* к *primigenius* типа.

Неясно систематическое положение носорога — *Rhinoceros binagadensis* — из известного богатого захоронения плейстоценовых животных в пластах кира вблизи с. Бинагады на Апшеронском п-ове. Носорог этот, описанный Р. Джафаровым (1955, 1960), представлен большим количеством костей, цельных черепов разного индивидуального возраста и пр. Автор вида, так же как и Н. К. Верещагин (1959а, стр. 430), находит в строении этого черепа и челюсти ряд своеобразных признаков, отличающих его от других носорогов. Возраст бинагадинского «кладбища» толкуется различно (см. Бурчак-Абрамович и Джафаров, 1955; Верещагин, 1959); большинство исследователей предполагает конец миндель-рисса. Вероятно, *R. binagadensis* относится к группе *Dicerorhinus* (судя по строению зубов). Возможно, что он был какой-то ветвью этой группы, приспособившейся к жизни в сухих степях и редколесье Восточного Кавказа (Верещагин, 1959а, стр. 157).

Эласмотерий

Эласмотерий (*Elasmotherium sibiricum* Fisch.) — причудливый преимущественно восточноевропейский и азиатский зверь, кото-

¹ Ранее предполагалось, что *Coelodonta antiquitatis* происходит в Поволжье из более поздних отложений (Громов, 1935, стр. 222); в новейшее время установлено (устное сообщение В. И. Громова), что он присутствует в хазарских горизонтах.

² В коллекциях Зоологического института АН СССР я в свое время отмечала остатки *S. antiquitatis*, происходящие из окрестностей Мараги в Иране (Громова, 1949а, стр. 189); по-видимому, именно эту находку помещает Н. К. Верещагин на карте 77 своей монографии. Возможно, что это самая южная находка; остатки этого носорога в Закавказье, вероятно, будут найдены.

рый еще ждет полной ревизии. В Западной Европе он указывался очень редко и в давние годы (Брандтом в 1878 г.), а именно — с Рейна, из Венгрии и из Сицилии. Сколько мне известно, ни подтверждения этих находок, ни более поздних указаний не было. Напротив, в пределах Восточной Европы находки его многочисленны и притом на широком пространстве. Самые ранние его находки относятся к виллафранкской эпохе: Хапры в Приазовье (Громов, 1948), Ливенцовка у Ростова (Байгушева, 1964), Капры Херсонской области (Топачевский, 1957), Куяльницкий лиман близ Одессы (Степанов, 1962). В следующую эпоху, сенпестскую, найдено много остатков эласмотерия в Синей Балке на Тамани, описанных А. А. Борисяком (1914) и Н. К. Верещагиным (1957)¹. К тому же времени, по предположению В. А. Топачевского (1957), относятся отложения близ Ногайска в Запорожской области, содержащие остатки эласмотерия. Присутствие эласмотерия в предминделе и минделе неясно, но позже, в миндель-риссе, находки его остатков многочисленны. Преобладающее количество их происходит из Поволжья (перечень находок см. у Громовой, 1932а, 1935а; Беляева, 1935, 1939а). Во многих случаях эласмотерий был найден с характерными элементами хазарской фауны: у с. Никольского между Сарептой и Астраханью, в Мысах и Мансурове в устье Камы, на п-ове Тунгуз в устье Черемшана, близ Сарепты (ныне Красноармейск) у с. Лучка и др. Ряд находок был сделан на р. Урал (Дампель, 1939), а также в отложениях второй надпойменной террасы рек в горах Южного Урала (Шергина, 1951); последнюю находку И. А. Дуброво относит к миндель-риссу. Вместе нередко находились такие животные, как верблюд Кноблоха, длиннорогий зубр, гигантский олень, сайга, слон типа позднего трогонтерия или раннего мамонта и др. Хотя все эти находки сделаны не *in situ*, но постоянство такой комбинации заставляет думать, что эласмотерий был членом хазарской фауны. Однако последние работы показывают (устное сообщение В. И. Громова), что на Нижней Волге эласмотерий существовал и в более раннее время, так как его остатки были найдены *in situ* в касожских, или сингильских, слоях² и, следовательно, относятся к первой половине миндель-рисса (см. находки отсюда же *Palaeoloxodon antiquus* и *Dicerorhinus kirchbergensis*, стр. 55). Вопрос о том, продолжалось ли существование эласмотерия и в хазарское время, в конце миндель-рисса — начале рисса, остается открытым.

¹ В свое время мной было высказано предположение, что таманский эласмотерий, описанный А. А. Борисяком как особый вид — *Elasmotherium caucasicum*, не более, чем крупный подвид вида *sibiricum*.

Этот вопрос требует выяснения в настоящее время в связи с увеличением материала.

² П. А. Православлев (см. Громова, 1935а) различает эти слои, считая касожские более молодыми, но В. И. Громов (устное сообщение) признает их одновозрастными.

Самая северная находка остатков эласмотерия происходит из Ирбитского р-на Свердловской области, самая южная — из окрестностей Ленинка в Армении (Авакян, 1961). После рисской эпохи эласмотерий более неизвестен.

Что касается образа жизни и природной обстановки, в которой жил эласмотерий, то следует согласиться с К. К. Флеровым (1953), что он был животным сухих степей; он рылся своим клиновидным рылом в земле, выкапывая подземные части растений. Это следует из строения его конечностей, черепа и зубов и делает понятным его связь с хазарской фауной, а также распространенность в континентальной Восточной Европе и полное или почти полное отсутствие в Западной.

Тапиры

Четвертичный тапир в Западной Европе, чаще всего упоминаемый под именем *Tapirus arvernensis* Cr. et Job., претерпевает расцвет в среднем плиоцене старого расчленения (в верхнем плиоцене — шового) — в астийское или руссильонское время¹. Он считается одной из характерных форм этого времени. П. Бу (Bout, 1960) указывает его в «нижнем виллафранке» своей терминологии — в нижних горизонтах верхнего Валь д'Арно, соответствующих руссильонским слоям, и в большом количестве в синхронных местонахождениях Франции: в нижних горизонтах Перрье, в Виалетте; А. Хопвуд (Hopwood, 1951) отмечает тапира в Руссильоне и Монпелье. В отложениях этого же времени Г. Тоббен в 1952 г. установил большое количество остатков тапира в Вельферсгейме (ФРГ). О. Фейфар (Fejfar, 1961) упоминает о находках тапира в Чехословакии в асти, а также в виллафранке.

В Восточной Европе единственная известная находка четвертичного тапира известна из Косякинского карьера в Ставропольском крае². О пей упоминается в каталоге Е. И. Беляевой (1948, стр. 83) и у Н. К. Верещагина (1959а, стр. 52); в числе остатков имеется часть нижней челюсти с зубами (там же, рис. 25, 3). Остатки не описаны; Верещагин упоминает их под именем *Tapirus cf. arvernensis*.

Тапиры — жители густых тропических лесов с обилием влаги; не удивительно поэтому, что с начала антропогена похолодание и постепенное обезлесение уничтожило тапиров в Европе. Эти черты особенно сильно проявлялись в Восточной Европе, чем, видимо, и объясняется исключительная редкость здесь их находок.

¹ Как неоднократно упоминалось, эта эпоха, очень вероятно, будет позже включена в антропоген в качестве его самого нижнего яруса.

² Фауна этого карьера представляет смесь третичных форм со своеобразными четвертичными и относится, как полагают, к верхнему плиоцену (среднему по старому делению; к нижнему виллафранку по П. Бу).

В виллафранке принятого теперь деления, как и позже, находок тапира в Европе мне неизвестно, за исключением указаний Фейфара.

Гиппарионы

В самом начале антропогена еще существовали редкие разрозненные популяции гиппарионов (табл. 5). Мне известны лишь следующие находки: в Хапрах — *Hipparion* sp. (Громов, 1948), на Шиховом мысу близ Баку — *H. arsheronicum* (Габуния, 1959), в окрестностях Армавира на Северном Кавказе — *H. sp.* (вместе с *Mastodon borsoni*; см. Алексеева, 1960), в Вилларойе в Испании — *H. crusafonti* (Villalta, 1948) и в Кишпланге в Венгрии — *H. moriturum* (Kretzoi, 1954a). Все они относятся к виллафранкскому времени. Возможно, что к этой же эпохе относятся и гиппарионы из Перрье во Франции (Bout, 1960), найденные в верхних горизонтах местонахождения. Местонахождение Перрье большинство авторов относят к виллафранку, несмотря на то, что присутствие *Archidiskodon meridionalis* здесь спорно.

Во всех перечисленных местонахождениях, кроме Вилларойи, гиппарионы жили вместе с однопалой лошадью *Equus stenon*, и в строении их отмечаются черты специализации, параллельные последней. Однако при прогрессирующем похолодании и иссушении климата гиппарионы исчезают и уступают место широко распространяющимся в антропогене настоящим лошадям; после виллафранка они более в Европе неизвестны.

Лошади

Лошади (см. табл. 5) — одна из наиболее распространенных в антропогене групп млекопитающих; они встречаются от крайних южных границ Европы до самого севера, а во время ледниковий, по-видимому, — до границ ледникового покрова. Род *Equus* настолько изменив в размерах, в пропорциях черепа и конечностей, в строении зубов и т. д. и так сравнительно легко отражает условия окружающей среды — растительности, служащей им пищей, грунта, по которому они передвигаются и т. п., что при разнообразии распределения растительных зон в пространстве, при многократной смене их во времени, а также подвижности лошадей и легкой их скрещиваемости в пограничных зонах, они для выделения подвидов еще требуют детального изучения строго датированных больших серий.

Хорошо отграничены морфологически только древние формы. Они обладают такими ясными отличиями от более поздних лошадей Европы, что заслуживают выделения по меньшей мере в особый подвид рода *Equus* или, как теперь большей частью делают, в особый род *Allohippus* Kretzoi, Хорошо отличается у них через,

Perissodactyla II (Equidae)

Таблица 5

Деление плейстоцена	Hipparion	Allohippus			Equus caballus s. l.	Asinus hydruntinus
		stenonis	robustus	sussenbornensis и aff. sussenbornensis		
Верхний	W					**
	R-W					
Средний	R					
	M-R					? *
Нижний	M				 aff. mesbachtensis	*** mesbachtensis
	G-M			?	 ?	mesbachtensis
	G (II?)			?		
Древнейший	Переходный					
	Виллафранк					

==== Восточная Европа. * Бинагады.
 ===== Западная Европа. ** Только на крайнем юге (Кавказ, Крым).
 - - - - - Предполагаемое присутствие *** Вид неясен.

зубы и все кости конечностей; признаки их явно более архаичны, чем у поздних видов, они частично напоминают гиппарионов и, видимо, восходят к общим с последними более глубоким предкам (Громова, 1949б).

Род *Allohippus* появляется, по-видимому, еще в среднем, а по принятому теперь делению — в верхнем плиоцене, в начале виллафранка. Об этом свидетельствует находка зубов типа *stenonis* в Косякинском карьере близ Ставрополя (Габуня, 1961), где в сопровождении типичной неогеновой фауны найдены лошадиные зубы вместе с зубом слона — первые предвестники антропогеновой фауны.

В Западной Европе находки *Allohippus* отмечает и П. Бу (Bout, 1960), во Франции — в Перрье и Алье, где ее остатки найдены вместе с тапиром (по Бу, в «нижнем виллафранке»). Начиная с виллафранка («нижнего», по Бу) *Allohippus* широко распространена в Европе. Под именем *Equus stenonis* она указывается в опорном местонахождении Виллафранка близ Асти в Италии (Mayet et les autr., 1923), в нижнем Валь д'Арно, в виллафранкских слоях верхнего Валь д'Арно и в других местонахождениях Италии того же возраста; здесь, по-видимому, известна только мелкая форма П. Бу (Bout, 1960) и М. Вире (Viret, 1954) неоднократно отмечают *E. stenonis* в виллафранкских горизонтах Франции: в Шаньи (Роканейра, Пардине), Купе, Сенез, Сен-Видале; найдена она и в Красных крагах Англии (Hopwood, 1936), и в Румынии — в Ольтении (Radulesco et Samson, 1962). Следует подчеркнуть, что уже с самых ранних стадий антропогена в Европе появляются две формы рода *Allohippus*: мелкая и крупная, причем размеры их слишком сильно различаются, чтобы можно было принять их за индивидуальные вариации одной формы. Обе лошади отмечены в Сенез, крупная форма — в Перрье и Сен-Валье. Обе они найдены также в виллафранке Венгрии — в Кишланге (Kretzoi, 1954а). Мелкая обычно упоминается под именем *Equus stenonis Cocchi* или *Equus stenonis typicus*, крупная — под именем *Equus robustus Pomel* или *Equus stenonis major Boule*. М. Вире (Viret, 1954) дал крупной форме новое имя — *Equus bressanus*. Морфологические отличия между ними не установлены; очень вероятно, что они еще будут обнаружены. Резкие различия в величине при отсутствии различий в строении скелета побудили меня в свое время (Громова, 1949а) обозначить крупную виллафранкскую лошадь как *E. stenonis major Boule*, впоследствии, однако (Громова, 1962), учитывая, что обе формы найдены в Хапрах в одном горизонте, я нашла более правильным рассматривать их как разные виды и крупную форму именовать *Equus robustus*.

Указание на находку *A. stenonis* в Аббевиле во Франции (Breuil et Koslowsky, 1931; Цейнер, 1963), вероятно, относится к нижним горизонтам местонахождения.

В Восточной Европе *Allohippus* найдена в ряде мест: в классическом виллафранке Приазовья — в Хапрах, Морской, Ливенцовке и других (Громов, 1948; Громова, 1949а, Байгушева, 1964), в виллафранкских слоях куяльницких отложений близ Одессы (Степанов, 1962), на р. Псекупсе близ Краснодара, в Армении в Ленинакане (Авакян, 1952) и в некоторых других местах. В Восточной Европе иногда встречаются обе формы вместе, например в хапровских песках, в Ливенцовке. Из Хапров был впервые описан мною череп *Allohippus robustus* (Громова, 1949а). Позже, в 1954 г., М. Вире описал череп такой же крупной лошади из Сен-Валье во Франции (виллафранк); судя по рисункам и описаниям, он вполне повторяет все характерные черты хапровского черепа (низкий сопниковый индекс, сильный излом оси черепа, сильное развитие обеих предглазничных ямок и т. д.).

На следующем этапе антропогена, в отложениях сенпрестского времени, в Западной Европе род *Allohippus* продолжает существовать, притом чаще, чем прежде, указывается одна крупная его форма *Allohippus robustus* (Pomel): в Мальбаттю во Франции, в Тегелене (Schreuder, 1945; Hooijer, 1947) и др. В Восточной Европе *A. robustus* установлена в Порт Катоне на Азовском море (Дуброво и Алексеев, 1964) в сопровождении прогрессивной формы *Archidiskodon meridionalis*, что указывает на более поздний возраст этой фауны, чем виллафранкская фауна Приазовья (Хапры и др.). Возможно, что крупная форма пережила мелкую.

После тегеленской, или сенпрестской, стадии виды *Allohippus stenonis* и *robustus* более неизвестны. В самых низах нижнего плейстоцена (гюнц II?), в нижних слоях Мосбаха и в нижнем Иокгримме, появляется новый вид — *A. süßenbornensis* (Wüst) — лошадь, сохранившая еще примитивные черты, прежде всего совершенно стеноповое строение нижних коренных зубов, но уже несколько удлинившая протокол верхних, который, однако, не достигает его длины у настоящих *Equus*. Эта лошадь, описанная из Зюссенборна, — очень крупная, но сильно изменчивая в размерах, в длине протокона и степени складчатости коренных, как правило, очень сильной (Wüst, 1901). Череп и кости скелета неизвестны.

Зюссенборнская лошадь в кромерском межледниковье исчезает из западных районов Средней Европы: ее нет в местонахождениях Мауэр, верхний Иокгримм и Франкенбах (Adam, 1961) с их характерной лесной фауной, где ее заменяет первая в Европе¹ настоящая лошадь *Equus caballus mosbachensis Reich.*, обитающая в лесах вместе с лесным слоном и этрусским посорогом. Она не возвращается более в эти места и перед мидельским похолоданием, хотя восточнее, в Зюссенборне близ Веймара, в это время

¹ За исключением единичных находок (см. ниже, стр. 65).

еще населяет лесостепи *A. süssenbornensis*, видимо более привязанная к открытым биотопам (Kahlke, 1960, 1961б; Adam, 1961) ¹.

В нижнем же плейстоцене зюссенборнская лошадь обитала в Румынии, в Ольтении. Она найдена над виллафранкскими отложениями и выше, в кромере или в миנדеле, которые здесь не разделены (Samson et Radulesco, 1963).

Неясно, что представляет собой лошадка, описанная из окрестностей Будапешта (Janossy, 1962) вместе с носорогом переходного от *etruscus* к *kirchbergensis* типа и с бегемотом. На основании найденных там же насекомоядных и грызунов автор относит эту фауну к «более молодому раннему плейстоцену», т. е., очевидно, к миנדелю. С этим согласуется и облик носорога. Лошадь из Будапешта размером с мелкую *stenonis*, но протокон ее (индекс на P^4 и $M^1=41$) длиннее, хотя и короче, чем у более поздних лошадей; он одинаков с протоконом типичной *süssenbornensis* и близкой к ней лошади из Тамани (см. ниже). Находки очень скудны, в частности нет нижних коренных, строение которых было бы решающим для определения. Возможно, что это мелкий географический подвид *A. süssenbornensis* (Wüst.).

В Восточной Европе близкая к *A. süssenbornensis* лошадь обнаружена в Синой Балке на Таманском п-ове (Громова, 1949а, т. I, стр. 105); по строению зубов она не отличается от типичной из Зюссенборна, строение метаподий свидетельствует о прогрессивности у нее костей конечностей. Возможно, что этому же виду принадлежат зубы из района Саратова (там же, стр. 107).

Близкая к зюссенборнской лошадь найдена и в Ахалкалаки в Грузии (Векуа, 1961, 1962) — местонахождении, которое по составу слонов должно относиться к самому раннему плейстоцену (см. стр. 36).

Как мы уже отмечали (Громова, 1949а), очень трудно сказать что-нибудь определенное о составе лошадей в тираспольском грави.

Сколько известно, материал там по возрасту смешанный; очень возможно, что здесь имеется крупная форма, такая же, как типичная *A. süssenbornensis* (там же, челюсть, рис. 29 и табл. 5, фиг. 3), но есть и остатки настоящей лошади рода *Equus*, близкой к крупной мосбахской (о возможности сосуществования этих форм см. ниже, стр. 65).

После миנדельского времени примитивные лошади рода *Allohippus* исчезают, и начинает господствовать род *Equus s. str.*, первоначально в виде крупной мосбахской лошади уже с типичным кабаллоидным строением черепа, зубов и костей конечностей.

¹ Некоторые исследователи считают местонахождения Зюссенборн и Мосбах разновозрастными.

В свое время мы высказывали предположение, что *A. süssenbornensis*, обладающая рядом переходных признаков к *E. mosbachensis*, — прямой предок последней. Однако и в то время указывалось, что отдельные находки типичных лошадей подрода *Equus* встречаются наряду с *Allohippus* уже в виллафранке (Красные краги Англии) ¹, в кромере (Форест-Бед) и даже в «среднем плиоцене» Румынии (Берешти). В настоящее время к указанным находкам можно прибавить зубы ярко выраженного «кабаллоидного» типа, найденные в одном из классических виллафранкских местонахождений Франции — в Сен-Валье (Viret, 1954, рис. 26) — вместе с зубами несомненных *A. stenonis* и *A. robustus* (там же, рис. 27 и табл. 28). Такие же зубы попадают и в Сенез (там же, рис. 29). Эти находки вместе с тем фактом, что в Европе не найдены переходные стадии между *Allohippus* и *Equus s. str.* в строении нижних коренных зубов ², заставляют склониться к мнению, что с самого начала плейстоцена появились (вероятно, из Северной Америки) две (а возможно, более) волны однопалых лошадей — кабаллоидная и стеноновая, причем вторая проникла в виде двух типов: *A. stenonis* и *A. robustus*. Подобного мнения держался в свое время А. Хопвуд (Hopwood, 1936). Независимость линий *Allohippus* и *Equus* подтверждается существованием в одно или почти в одно время (перед М II) и в близком соседстве очень крупных представителей обоих родов: *A. süssenbornensis* в Зюссенборне и *Equus mosbachensis* — в Мосбахе.

В свете таких предположений не исключена возможность, что обе формы, найденные в Тирасполе (см. выше), жили там одновременно в ландшафте смешанного характера.

Начиная с миנדеля находки *Equus* повсеместны в Европе.

Систематика ископаемых эквид (род *Equus*) очень трудна по причинам, указанным в начале настоящего раздела. Неоднократно выделялись разные подвиды или даже виды, но разграничить их очень трудно как между собой, так и с разными породами домашних лошадей. Учитывая такую нечеткость признаков, я считала (1949а) все эти формы подвидами одного вида — *Equus caballus* L. Однако в последнее время все большее число систематиков высказывается за то, что бинарные названия домашних животных, данные Линнеем, не равноценны бинарным названиям диких животных и не могут считаться видами в обычном смысле, как группы, не естественного происхождения, а искусственно введенные человеком. Поэтому их названия не могут служить и типами соответствующих родов. Исходя из таких вполне обосно-

¹ Например, типичен для *Equus* верхний коренной зуб из Красного крага (Суффольк), изображенный Р. Оуеном (Owen, 1856, рис. 12в). Индекс длины его протокона — ок. 50.

² Такие имеются в Азии — у *Equus pamadicus* и у современных *Hemionus* (Громова, 1963).

важных соображений Е. Трумлер (Trumler, 1961) считает нужным называть всех четвертичных лошадей не видовым названием *E. caballus*, а другим, самым ранним из данных дикому представителю рода *Equus*.

Этот вопрос требует специального исследования. Но мне кажется неосновательным предпочтение, которое отдает Трумлер американской *Equus complicatus* перед европейской *Equus germanicus* Nehring, описанной раньше, на том основании, что вторая будто бы гибрид, а первая чистокровна. При разнообразии лошадей в плейстоцене трудно ожидать чистокровности какой-либо из них — европейской или американской. Быть может, *Equus germanicus* Nehring окажется наиболее подходящим видовым именем для плейстоценовых лошадей. Она подробно описана А. Нерингом (Nehring, 1884), и возраст типа вида более или менее надежен (вюрм). Во избежание путаницы пока целесообразно сохранить старое видовое название *Equus caballus* L.

В Европе описано не менее 45 ископаемых форм, включая восточноевропейские (Antonius, 1912; Громова, 1949а, и др.). Они различаются величиной, пропорциями костей конечностей и черепа, деталями в складчатости зубной эмали — признаками, очень изменчивыми даже в пределах одной чистокровной домашней породы, как это показал Г. Нобис (Nobis, 1962), и в то же время сильно зависящими от природной обстановки (Витт, 1934).

Эта связь с обстановкой, естественно, создавала в антропогене в разных местах и в разное время множество популяций, различающихся по указанным признакам. Уловить какое-нибудь изменение во времени в одном направлении чрезвычайно трудно еще и потому, что точность датировок находок недостаточна, чтобы отразить изменения, которые могут, как известно, быть прослежены даже на нескольких поколениях при перемещении домашних лошадей в другую ландшафтную и климатическую обстановку.

Единственное направление изменения, которое выявляется достаточно четко для рода *Equus* на протяжении антропогена, это измельчание. В свое время я сопоставляла промеры скелета четвертичных лошадей по собственным измерениям и по литературным источникам. Общее измельчание их в Европе ясно видно, например, на основной длине черепа (Громова, 1949а, табл. I) и на промерах метаподий (там же, табл. XV—XVI): крупнее всего лошади из Мосбаха и Тирасполя (миндель), мельче они из Штейнгейма и из хазарской фауны (миндель-рисс), причем *missi* мельче, чем *chosaricus*, вероятно, в связи с более северным ее обитанием; самые маленькие лошади найдены в вюрме — в Шуссенриде и Солютре в Западной Европе и в стоянках верхнего палеолита в Восточной Европе. Однако измельчание не идет правильно, постепенно и в одинаковом темпе в разных местах. На западе в вюрме имеются не только мелкие лошади Солютре, но и более крупная *E. caballus germanicus*; западная *steinheimensis* крупнее

одновременных восточных *chosaricus* и *missi*; в вюрме, вероятно в одной из стадий отступления или в конце рисс-вюрма¹ появляется в Австрии (в Хейлигенштадте) *Equus caballus abeli* (Antonius, 1913), которая крупнее, чем раннеплейстоценовая *E. caballus mosbochensis*, и, кажется, вообще крупнее всех известных лошадей, возможно, даже, чем *Allohippus süßenbornensis*; в Крыму в верхнем плейстоцене лошади крупнее, чем в Уральских пещерах, и т. д. Создается впечатление, что тепло, во-первых, и лесная обстановка, во-вторых, способствуют увеличению роста лошадей, похолодание и ксерофитизация — измельчанию.

О. Зикенберг (Sickenberg, 1962а) сопоставил все описанные в литературе и измеренные им лично метаподии европейских четвертичных лошадей с точки зрения их величины и пришел к сходному со мной выводу: самые крупные лошади найдены в Мосбахе (перед М II, по Адаму. — В. Г.), они продолжают еще существовать и в эпохи потеплений — в миндель-риссе и рисс-вюрме, но в это же время появляются и более мелкие лошади, средней величины, так что картина получается пестрая. Самые мелкие лошади встречаются только в вюрме, но в вюрме же (возможно, в эпохи потеплений) живут и более крупные.

Одновременно с уменьшением размеров происходит относительное увеличение толщины костей, особенно заметное на метаподиях и на первых фалангах пальцев — костях, которые, видимо, при измельчании укорачиваются сильнее других отделов конечностей. По нашим данным, такое увеличение массивности сильнее всего проявляется у наиболее измельчавших лошадей позднего плейстоцена (см. широтные индексы метаподий у Громовой, 1949а, т. I, табл. XV, XVI и первых фаланг — табл. XVII). Несмотря на значительные колебания и на трансгрессии, цифры неуклонно растут. Ту же закономерность отмечает и О. Зикенберг (Sickenberg, 1962а). К сожалению, применяемая им система графических изображений (прямоугольники, охватывающие по координатам длины и ширины совокупность метаподий каждой из трех групп лошадей по величине, независимо от их геологического возраста) неясна в смысле понимания зависимости отношений у отдельных форм, а расчеты по его чертежам очень трудны.

Предположение Зикенберга, что в Европе сначала и до конца плейстоцена существовали две независимые линии настоящих лошадей — крупная и мелкая, эволюционировавшие отдельно, кажется недостаточно убедительным.

Из сказанного ясно, что заключение о возрасте отложений на основании остатков лошадей следует делать с большой осторожностью. Для Восточной Европы очень крупные и относительно

¹ Лошадь найдена в «болотистом слое», под толщей лёсса; в лёссе найдены остатки мамонта, северного оленя, пещерной гиены (Nehring, 1880) и волосатого носорога (носорога Мерка, по Антониусу, но его доводы неубедительны).

узкие кости конечностей¹, особенно метаподии и фаланги, почти наверное свидетельствуют о нижнем плейстоцене и могут быть отнесены к *E. caballus* cf. *mosbachensis*; самые мелкие и относительно массивные свидетельствуют о верхнем плейстоцене; форму таких лошадей из позднего вюрма (мадлен) Воронежской области я назвала (1949а) *Equus caballus latipes*. Насколько этот тип обычен в позднем плейстоцене остальной части Русской равнины, требует выяснения.

Еще ограниченнее возможности датировок по костям в Западной Европе: крупные лошади типа *mosbachensis* встречены не только в нижнем, но и в межледниковьях среднего и верхнего плейстоцена (*steinheimensis*, *abeli*). Более надежны самые мелкие лошади, которые найдены только в верхнем плейстоцене. Не надо забывать, что колебания природной обстановки в вюрме, принятые теперь всеми, могли и в позднем плейстоцене изменять облик таких пластичных животных, как лошади. Разница между востоком и западом, очевидно, коренится в различиях климатов и ландшафтов (см. гл. III).

Таким образом, сопоставление между Восточной и Западной Европой на основании форм *Equus* не всегда возможно. Только для членов рода *Allohippus* они довольно легко могут быть установлены и, насколько можно судить по неполным пока данным, особенно для Восточной Европы, изменения на востоке и на западе происходили синхронно, как и переход от господства рода *Allohippus* к господству *Equus* (см. табл. 5).

Вообще же для выяснения вопросов стратиграфии и систематики рода *Equus* необходимо исследование серийных одновозрастных материалов из разных мест.

Уклоняющиеся формы лошадей и вопрос о разных ветвях Equinae Европы с начала плейстоцена

В последнее время появились описания лошадей древнейшего и раннего плейстоцена, не подходящие ни под классический стеноновый, ни под кабаллоидный типы. В. А. Топачевский (1959) описал из виллафранкского местонахождения Каира Херсонской области нижние коренные зубы лошади стенонового облика, однако отличающиеся мелкостью M_3 и отсутствием захождения на молярах наружной долилки в шейку двойной петли. Последний признак очень значителен в филогении Equidae: захождение долилки — особенность, идущая с глубокой древности — с миоцена и даже с олигоцена (см. Громова, 1949а, т. II, рис. 13); она имеется у всех членов рода *Allohippus*, поэтому отсутствие ее у формы, одновременной *A. stenonis*, говорит о какой-то другой, более прогрессивной ветви. Поскольку у лошади древнейшего плейстоцена Индии (*E. sivalensis*) и у несколько более поздней и более про-

¹ Типа *Equus*; кости *Allohippus* еще стройнее.

грессивной индийской *E. samadicus* наружная долилка на молярах не заходит в шейку двойной петли, В. А. Топачевский счел себя вправе обозначить ее как *Equus* aff. *sivalensis*. Насколько она близка или даже тождественна с последней, можно будет сказать, если найдутся верхние коренные, отличающиеся у индийских форм более длинным протоконом, и череп, имеющий некоторые прогрессивные черты¹.

В связи с этим следует вспомнить о своеобразной лошади позднего плейстоцена из Средней Азии — *Equus valeriani* (Громова, 1946, 1949а, т. I, стр. 108), сочетающей очень длинный протокон с типичной стеноновой двойной петлей и слабым захождением наружной долилки в шейку петли на молярах — признаки, характерные для *E. sivalensis*. Не есть ли это след волны лошадей, которая шла из Южной Азии и докатилась до Херсонской области, где была вытеснена другой волной, стеноновой, шедшей, возможно, из Западной Европы? В Средней Азии она местами сохранилась до верхнего плейстоцена (*E. valeriani* V. Grom. найдена в стоянках верхнего палеолита). Лошади эти увеличились в размерах и у них сильно удлинился протокон верхних коренных зубов (индекс длины 42,3—57,2).

Вторая своеобразная лошадь, относящаяся, видимо, уже к нижнему плейстоцену (предположительно), — *Equus hipparionoides* Vekua из Ахалкалаки в Грузии (Векуа, 1960). Она соединяет в себе очень примитивные признаки — протокон, более короткий, чем у всех других лошадей, включая *A. stenonis*, и типичную стеноновую двойную петлю с глубоко входящей на молярах долилкой, с обилием на нижних коренных добавочных элементов, свойственных только гиппарионам (очевидно, явление параллельного развития); при этом строение астрагала и метаподий у нее — как у настоящих лошадей, рода *Equus*. Эта форма должна была отойти от общего ствола Equinae раньше *Allohippus* (более короткий протокон) и раньше *Equus*.

Замечательно, что в Румынии лошадь со смешанными стеноновыми и кабаллоидными признаками сохранилась до позднего вюрма, причем сочетание признаков у нее иное, чем у всех упомянутых выше. Лошадь эта, описанная К. Радулеску и П. Самсоном (*Radulesco et Samson*, 1962; *Radulesco*, 1962), найдена в Добрудже, в известном многослойном гроте «La Adam», в слоях среднего и верхнего вюрма. Протокон на премолярах (моляры неизвестны) очень короткий, как у *Allohippus* (индекс его длины 33), типично стеноновой формы, не заходящий вперед за уровень соединительного мостика: однако мезостиль раздвоен и двойная петля нижних коренных кабаллоидная, но наружная долилка по-стеноновому глубоко заходит в шейку двойной петли. Эту лошадь авторы описали под именем *Equus scythicus*.

¹ Поэтому, как нам кажется, В. А. Топачевский преждевременно отбросил в своем автореферате (1957) в названии каирской лошади знак «aff».

Как отмечалось выше, очень вероятно, что были две пришлые волны лошадиных в Европу в начале плейстоцена или даже несколько ранее — *Allohippus* (в двух формах) и *Equus*. Существование описанных здесь своеобразных лошадей делает вероятным предположение, что этих волн было еще больше. Сейчас это становится правдоподобным еще и потому, что в Северной Америке уже с миоцена находят группы эквид с признаками современных лошадиных — зебр, ослов, полуослов и настоящих лошадей; в плейстоцене эти группы вполне обособились (работы Quinn, по Trumler, 1961, стр. 110). Эти группы могли расселиться в Восточное полушарие, возможно, двумя путями: через Европу и через Азию. Надо думать, что предложенная мной в свое время схема эволюции, в которой все лошади производятся от одного, уже плейстоценового, корня, близкого к *E. stenonis* (Громова, 1949а, т. II, рис. 15), в свете новых данных не соответствует действительности.

Если теория множественности корней подтвердится, то группы эквид, которые в прежние время считались подродами рода *Equus*, должны быть повышены до родов, а совокупность их будет считаться трибой *Equini*, как это предложил Е. Трумлер (Trumler, 1961).

Существовала ли в плейстоцене Европы лошадь Пржевальского?

В последнее время в списках позднеплейстоценовых фаун Западной Европы часто приводится *Equus przewalskii* Pol. Этим именем обычно называют всех небольших лошадей позднего плейстоцена. Таким образом, можно думать, что в это время вся Европа была заселена той самой лошадью, которая занимает сейчас не большой ареал в северо-западном Китае, в Джунгарии и обитает в степях и пустынях (Соколов 1959, рис. 14).

Мне уже приходилось писать (1949а, т. II, стр. 129, 149—151; 1959, 1963), что лошадь Пржевальского отличается от всех лошадей Европы, включая тарпана, рядом остеологических признаков¹, сильнее всего ее отличают крупнозубость и тонконогость. Только у *E. stenonis*, *E. hemionus* и *E. hydruntinus* можно встретить такие тонкие метаподии, как у *E. przewalskii*. Абсолютно также и ее отличие в длинномордости от лошадей той же величины и более мелких², что как раз относится к позднеплейстоценовым лошадям. Имется и еще ряд отличий, которые хотя и трансгрессируют с другими лошадьми, но в совокупности с указанными абсолютными заставляют выделить монгольскую лошадь в вид,

¹ Обзор их см. также у И. И. Соколова (1959).

² Длинномордость (отношение длины морды к размерам черепа) связана у лошади положительной корреляцией с абсолютными размерами, поэтому у крупных раннеплейстоценовых лошадей морда может быть так же относительно длинна, как у монгольской лошади.

отличный от всех остальных европейских лошадей (*E. caballus* s. l.).

При этом примитивность некоторых признаков (часто — чашечка на I_3 и id_3 , более развитая предглазничная впадина) и сходство с древнейшими лошадьми Азии (*E. sivalensis*, *E. sanmeniensis*) позволили высказать предположение о происхождении *E. przewalskii* непосредственно от азиатского корня.

Очень много остеологических отличий у лошади Пржевальского также от вымершего в XIX в. южнорусского тарпана, который представляет собой ярко выраженную *Equus caballus*. Мной насчитано этих отличий 30; часть их, очень вероятно, абсолютна. Если В. Г. Гептнер (Гептнер и др., 1961) ставит в видовом отношении знак равенства между тарпаном и лошадью Пржевальского, то это, мне кажется, происходит от недооценки остеологических различий.

С удовлетворением встретила я подтверждение своей точки зрения в работе Е. Зикенберга (Sickenberg, 1962а). Весь материал по метаподиям ископаемых лошадей (ослы и полуослы исключаются) Европы и Северной Азии, промеренный лично и использованный по литературе, привел автора к заключению, что лошадей с метаподиями такого стройного типа, как у *E. przewalskii*, в Европе не было. Он пишет: «Среди всего европейского и азиатского материала по метаподиям нет ни одной надежно датированной плейстоценовой находки, которую можно было бы с уверенностью отнести к монгольской лошади... Европейские и североазиатские мелкие лошади никак не могут быть обозначены как *E. przewalskii*, что нередко делается» (там же, стр. 120, перевод мой.— В. Г.).

То, что при самой разнообразной жизненной обстановке морфологическая обособленность сохраняется, указывает на реальное различие наследственной нормы реакции обоих видов.

Я полагаю, что в будущем в списках позднеплейстоценовых фаун вместо *Equus przewalskii* должно стоять *Equus caballus* s. l.¹ В хорошо обоснованных случаях могут быть выделены подвиды.

Ослы

Остатки ослов (см. табл. 5) уже давно описывались из антропогена Европы под разными именами: их относили к кулану, к подроду *Asinus* без видового названия и т. д. Лишь после того, как Э. Регалия (Regalia, 1907) описал из грота Романелли в Италии новую форму осла (*Asinus hydruntinus*), а Х. Штелин и П. Грациози (Stehlin, Graziози, 1935; Stehlin, 1933) подробно ее изучили, стало возможным отнести к ней часть упоминавшихся раньше находок. Очень затрудняет определение остатков осла почти полное сходство его зубов с зубами *A. stenonis*; по кости ко-

¹ О видовом названии см. выше, стр. 65.

нечностей, особенно метаподий и первые фаланги, отличаются от тех же костей *Allohippus* исключительной тонкостью: их широтные индексы ниже, чем у всех других *Equini* (включая африканских диких и домашних ослов), кроме видов *Hemionus* (см. Громова, 1949а, т. I, табл. XV—XVI), которые также имеют очень узкие и тонкие конечности. При этом европейский дикий осел мельче всех других *Equini* Старого Света. Таким образом, лишь совокупность костей очень мелких размеров с зубами стенонового типа и очень тонкими метаподиями и фалангами давала право говорить о присутствии *Asinus hydruntinus*.

До последнего времени был неизвестен череп *A. hydruntinus*. Лишь после описания В. Г. Гаджиевым (1951) черепа и нижней челюсти этого животного, найденного вместе с большим числом остатков (зубов, костей конечностей), характерных для типичного *A. hydruntinus*, в известном местонахождении Бинагады близ Баку, стало известно кое-что о строении его черепа¹.

Выяснилось, что при наличии очень примитивных для *Equini* признаков — стенонового строения коренных зубов, недоразвития чашечек на I₃, слабого выступания гребня на нижнем валике метаподий и пр. — имеется и ряд особенностей, в которых *A. hydruntinus* более сходен с настоящими лошадьми, с родом *Equus*, чем с *Allohippus*. Предглазничная ямка у него очень слабо выражена, задний край сошника отодвинут (сошниковый индекс около 111), излом оси черепа слабый (около 18°), нижняя челюсть с короткой диастемой. Слуховая область (на обломках взрослых черепов) совершенно своеобразна: слуховой канал в отличие от настоящих лошадей очень длинный, как у *Allohippus*, но в отличие от последней и от *Hemionus*, не загнут вверх, а направлен прямо в стороны и слегка загибается назад. По общей совокупности признаков можно предполагать, что *A. hydruntinus* — или сильно измельчавшая *A. stenonis*, у которой в процессе эволюции развились некоторые черты, параллельные роду *Equus*, или также сильно измельчавшая ветвь настоящих ослов (*Asinus*), с которыми ее сближают как примитивные стеноновые черты (строение зубов, метаподий), так и перечисленные, уклоняющиеся к *Equus*, признаки, свойственные в большей или меньшей степени роду *Asinus* (см. Громова, 1959). Второе кажется более вероятным, и *A. hydruntinus* является в таком случае пришельцем из Африки².

В древнейшем плейстоцене *A. hydruntinus* не указывался ни в Западной, ни в Восточной Европе.

В нижнем плейстоцене в Западной Европе появляются отдельные упоминания, но обычно под вопросом или под именем *Equus hemionus*.

¹ К сожалению, почти целый череп принадлежит молодому животному, поэтому ряду признаков (размеры, пропорции и др.) нельзя доверять.

² Следует провести детальное сравнение черепов *A. hydruntinus* с черепами домашних ослов.

Во Франкенхаузене (по Kahlke, 1963а) указывается *Equus* (? *Asinus*) sp.? В. Зёргель установил в Зюссенборне «*E. hemionus*», но кости его остались необработанными (Kahlke, 1960, 1961б), поэтому неизвестно, что скрывается под этим именем. Ни в Мауэре, ни в Мосбахе, ни в Форест-Бед ослы не отмечались¹. Отсутствуют они, видимо, и в среднем плейстоцене (Adam, 1954а).

В Восточной Европе некоторый намек на *A. hydruntinus* имеется в нижнем плейстоцене — в тираспольском гравии (Громова, 1949а, т. I, стр. 203). Найдена метакарпальная кость, но не типичного *hydruntinus* — крупнее и массивнее, чем у последнего. Не типичны для *hydruntinus* и остатки из Соленого Займища на Нижней Волге, из касожских, или сингильских слоев, т. е. не моложе миндель-рисса², и метатарс с о-ва Хорошевского на Средней Волге, предположительно из хазарского комплекса. Все эти кости мельче, чем у лошадей, имеют ослиный (и стеноновый) тип выступления нижнего валика метаподий, но крупнее, чем у *A. hydruntinus*, и массивнее, чем у него и у *Hemionus* (Громова, 1949а). Возникает вопрос: не принадлежат ли все эти кости из ранне- и среднеплейстоценовых отложений, как и указываемые иногда и в западной литературе отдельные неясные находки этого возраста, близкие к костям осла, форме, переходной к *A. hydruntinus* (от *A. stenonis*?, от африканских *Asinus*?).

Не указывает остатков осла и М. Кретои (Kretzoi, 1954а, 1961) — в виланьи и бихарии его терминологии (древнейший и ранний плейстоцен), а также и в последующей за этими эпохами теплой фауне с носорогом Мерка и лесным слоном, т. е., очевидно, в миндель-риссе.

Ясно выраженный характерный *Asinus hydruntinus* появляется только в верхнем плейстоцене. В Западной Европе особенно обилел он в Италии и Сицилии, в частности в верхнепалеолитической стоянке в гроте Романелли в Отранто, откуда он впервые описан Э. Регалия, а затем более подробно Х. Штелином и П. Грациози. По М. Булю (Boule, 1910) и Р. Вофрею (Vaufrey, 1928), он в Италии отсутствует в культуре мустье как в теплом, так и в холодном,³ и появляется только в стоянках верхнего палеолита вместе с остатками северного оленя, а иногда — и мамонта и волосатого носорога, т. е. в вюрме, или даже вместе с такой фауной, где уже отсутствуют все вымершие животные (мезолит?).

В более северных районах Западной и Центральной Европы *A. hydruntinus* встречается неоднократно, причем всегда с холодной

¹ О. Фейфар (Fejfar, 1961) отмечает *A. hydruntinus* в Чехословакии в «бихарии» (GM—M), но описание остатков этого вида мне неизвестно.

² См. отсюда же находки *Palaeoloxodon antiquus* и *Dicerorhinus kirchbergensis* (стр. 49 и 55).

³ Правда, А. Дюбуа и Х. Штелин (Dubois, Stehlin, 1933) указывают его в раннемустьерской стоянке грота Принца в Гримальди (стр. 233), но это указание единично.

фауной («холодное мустье»), так что относится к самому концу ррисс-вюрма или к вюрму (см. сводку Dubois et Stehlin, 1933). К вюрмской эпохе относятся и богатые остатками ослы местонахождение Красная Гора (Roter Berg) в Тюрингии, описанное Штелином и Грацпоззи (датировка — по Sickenberg, 1962a), а также Линдельтальская гиеновая пещера (Nehring, 1879). Очень вероятно, что *A. hydruntinus* принадлежат обломки плюсневой кости из лёсса Хейлигенштадта в Вене (над остатками с *Equus abeli*), найденные вместе с волосатым носорогом¹ и северным оленем тоже, видимо, вюрмского возраста. В Веймаре и Эрннгсдорфе остатки *A. hydruntinus* найдены только в верхних травертинах с холодной фауной, над слоями с классической антиквусовой фауной, т. е. в конце ррисс-вюрма или в вюрме (Kahlke, 1958b; Behm — Blanke, 1960).

К концу ррисс-вюрма Д. Яношши (Janossy, 1953, 1964) относит и характерные остатки *A. hydruntinus* из Дорог, пещеры Ламбрехт и других местонахождений в Венгрии.

По М. Кредю (Kretzoi, 1961), *A. hydruntinus* в Западной Европе, в частности в Венгрии, появляется только с «четвертой фаунистической волной», когда распространяется холодная фауна с мамонтом, носорогом и северным оленем, т. е., очевидно, в конце ррисс-вюрма и в вюрме. О том же возрасте говорит и К. Радулеску (1962), упоминая *A. hydruntinus* в более умеренных фазах вюрма (межстадиалах); в более холодные фазы он отступает.

В Восточной Европе древнейшие типичные остатки *A. hydruntinus* (очень мелкие и тонкие кости, зубов нет) мы знаем из стоянки Ильская на Северном Кавказе, между Новороссийском и Краснодаром (Громова, 1932b). Возраст стоянки был спорен: солиотре — по В. А. Городцову, мустье — по С. Н. Замятину. По последним данным (Громов, 1961b)², стоянка Ильская относится к ррисс-вюрму (позднее мустье), что совпадает с примерным появлением ослы на западе; так же, как и там, в Ильской стоянке остаткам ослы сопутствуют части скелета и зубы мамонта и зубра; зубр небольшой величины, очевидно уже измельчавшая форма (см. ниже). Северного оленя и носорога нет³.

Вообще остатки *A. hydruntinus* в Восточной Европе относятся исключительно к крайнему югу. Как уже говорилось, особенно много их найдено в Бинагадах на Апшеронском полуострове. Исследователи датируют бинагадинскую фауну ррисс-вюрмом или миндель-риссом; полного единодушия в этом отношении нет (Бурчак-Абрамович, Джафаров, 1955). Большое количество остатков найдено в Крыму в палеолитических стоянках от домустьер-

¹ О. Антониус определил его как *D. turgescens*, но по А. Нерингу, это — *Coelodonta antiquitatis*. Основания Антониуса неубедительны.

² А также личное сообщение В. И. Громова.

³ Остатки ослы найдены в последние годы также в мустьерской стоянке Рожок на Азовском побережье (устное сообщение В. И. Громова).

ских культур¹ и до азия включительно (Громова и Громов, 1937; Громова, 1949a). Найдены все характерные кости, в том числе и зубы (черепа нет).

Севернее Кавказа и Крыма несомненные остатки *A. hydruntinus* неизвестны: ни на Украине (см. сводку фаун украинских стоянок у Корниець, 1962), ни на среднем Поднестровье — в позднемустьерских и верхнепалеолитических стоянках (Черныш, 1959; Иванова, 1961a), возраст которых, по И. К. Ивановой, ррисс-вюрм и вюрм. Не найден осел и в многочисленных стоянках верхнего палеолита Воронежской области. Во всех перечисленных стоянках культурные остатки богаты костями мамонта, северного оленя; иногда в них присутствует и волосатый носорог. В таком распространении имеется несомненная разница с Западной Европой, где, как уже говорилось, остатки *A. hydruntinus* встречаются значительно севернее: в Тюрингии, Австрии, Венгрии и, как правило, также вместе с представителями холодной фауны (конец ррисс-вюрма и вюрм).

Второе отличие между востоком и западом — разная продолжительность существования *A. hydruntinus*. В самое последнее время выяснилось, что дикий осел жил в Венгрии, Югославии и Румынии еще в раннем и среднем неолите² (Necrasov, Haimovici, 1959; Necrasov, 1960, 1962; Bököni, 1958), в то время как в Восточной Европе последние его находки относятся к мезолиту (возможно, также в Италии, см. выше).

Как в происхождении, так и в биологии европейского ослы еще много неясного. Обилие остатков в Крыму, Бинагадах, Италии и отсутствие в более северных районах Восточной Европы как будто говорит о его теплолюбивости, чему, однако, противоречит частое сосуществование его с холодной вюрмской фауной. Надо сказать, что в Крыму он жил вместе как с северным оленем и песцом, так и с гигантским оленем и сайгой. Возможно, что его распространение лимитировали не столько температурные условия, сколько засушливая обстановка степей, чем и объясняется разница в его широтном распространении на западе и на востоке. Но, с другой стороны, он, видимо, избегал и сомкнутого леса, отчего и не встречается вместе с лесным слоном и носорогом Мерка. Можно думать, что его места обитания — умеренно ксерофитные открытые пространства. В Бинагадах, где сайга и осел занимают по числу остатков первое место, Н. К. Верещагин на основании состава фауны и флоры предполагает в эпоху захоронения костей степную, частично лесостепную, менее сухую и теплую, чем ныне, обстановку.

В итоге как на западе, так и на востоке *A. hydruntinus* Рег. оформился и широко распространился в одно и то же время при-

¹ Одна кость из нижних слоев пещеры Кийк-Коба.

² В связи с этим мне кажется своевременным поднять вопрос о том, не был ли одомашнен дикий осел европейской ветви: до сих пор считалось, что предком домашних ослов был только африканский осел.

мерно к концу рисс-вюрма. Дальнейшая его судьба в обеих частях материка зависит от различных климатических и ландшафтных условий. Следует ждать детального изучения его остатков из разных мест и разного возраста; очень вероятно существование различных подвидов.

Полуослы

После того, как Э. Регалия описал *Asinus hydruntinus* (см. выше), а Х. Штелин и П. Грациози в обстоятельной работе обосновали самостоятельность этой формы, в зарубежной литературе почти не встречается указаний на находки *Hemionus* в Западной Европе. Мне уже приходилось (1949а) указывать, по каким признакам можно отличить полуослов от европейского дикого осла. Наиболее характерны для *A. hydruntinus* в отличие от *Hemionus* мелкие размеры (значительно отличают его от монгольского кулана, а также, видимо, в большинстве случаев и от переднеазиатского онагра)¹, нижние коренные типа *stenopsis* и африканских диких ослов, особенно их двойная петля, которая у *Hemionus* промежуточного типа между ослами и лошадьми, глубокое захождение на молярах наружной долилки в шейку двойной петли, чего у кулана нет (Громова, 1963). У типичной формы *A. hydruntinus*, кроме того, более короткий протокоп (Громова, 1949а, т. I, табл. V). После работы В. Г. Гаджиева (1951) стали известны отличия и в черепе, но для палеонтологии они, как правило, не имеют практического значения. Сближают оба вида очень тонкие пропорции дистальных костей конечностей, что и является причиной неопределенных указаний в литературе.

Таким образом, кулана можно установить с уверенностью только при нахождении очень тонких и крупных метаподий и фаланг совместно с верхними зубами с длинным протокопом и с нижними зубами нетипично стенового строения.

В 1949 г. мной было высказано предположение, что кулана в Европе в плейстоцене не было и он появился там только в голоцене; с тех пор новых данных о плейстоценовых куланах в Восточной Европе неизвестно. Загадочными являются лошади, описанные В. Дитрихом (Dietrich, 1959) из окрестностей Берлина: отложения с этими находками автор относит к риксдорфскому горизонту (по Дитриху — интэрстадиал VII/III). Размеры этой формы мельче, чем у *Hemionus*, и соответствуют *A. hydruntinus*; конечности тонкие, как у того и у другого; нижние коренные типично стеноново-азиатские, но верхние — с протокопом более длинным

¹ В последнее время имеется тенденция разделять полуослов на разные роды — *Hemionus Pallas*, *Onager Brisson* и другие (Dietrich, 1959), однако это вызывает сомнение ввиду большого сходства в строении их черепа, зубов и посткраниального скелета (Громова, 1959, 1963). Современные зоологи не признают их даже за различные виды, а лишь за подвиды вида *hemionus* (Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961).

не только чем у *A. hydruntinus* и *Hemionus*, но даже чем у большинства членов рода *Equus*: индекс длины его на M_1 —60. В. Дитрих предполагает, что все остатки (из двух пунктов) принадлежат одной форме — *Hemionus sp.*, у которой строение нижних зубов сохранилось на предыдущей, стеноновой, стадии, в то время как верхние уже приняли строение современных видов рода. Это кажется маловероятным, так как в верхнем плейстоцене Китая уже имеются куланы с типичным для них промежуточным строением двойной петли (Boule, 1910). Скорее можно было бы думать, что берлинская форма — *A. hydruntinus*, ушедшая вперед в строении верхних коренных. Однако исключительно длинный протокоп заставляет скорее предполагать, что метаподии и нижние коренные принадлежат *A. hydruntinus*, а верхние — очень мелкой лошадке, какие иногда встречаются в верхнем плейстоцене (Солютре, Шуссенрид).

Таким образом, пока нет надежных данных о существовании в Европе в плейстоцене полуослов (*Hemionus*). Того же мнения держатся Штелин (Stehlin, 1933), Д. Яношиши (Janossy, 1953, стр. 435) и К. Радулеску и П. Самсон (Radulesco et Samson, 1962, стр. 174).

ARTIODACTYLA (ПАРНОПАЛЫЕ)

Бегемоты

Бегемоты — животные, являющиеся хорошим показателем климата, так как требуют, как и современный *Hippopotamus amphibius*, больших и незамерзающих водоемов; почти вся их жизнь проходит в воде, где происходит даже рождение и кормление потомства (Krumbiegel, 1954; Thenius, 1960). Это определяло и их прежнее географическое распространение.

Широко распространенный в Западной Европе бегемот близко родствен африканскому большому бегемоту (*H. amphibius*); некоторые считают его особым видом — *H. antiquus* Desm. (=major Owen), другие — подвидом вида *amphibius*. В новейшее время С. Кусс (Kuss, 1957) произвел ревизию на большом материале европейских ископаемых бегемотов и современных африканских и пришел к выводу, что правильнее считать европейского особым видом: хотя ни один из отличительных признаков не абсолютен (они трансгрессивны), но их так много — автор насчитывает девять, а Ж. Кювье и С. Рейнольдс, по его словам, указывали еще семь, что следует считать европейского другим видом — *antiquus*. Все же некоторые и теперь считают его подвидом африканского (Adam, 1961). Ряд признаков в его зубах, согласно исследованию Кусса, более архаичен, чем у *amphibius* (большая брахиодонтность и др.), что не позволяет считать его потомком второго, а лишь другой ветвью того же корня.

Если не считать мелких и частью примитивных бегемотов Сицилии, Мальты, Крита и Испании, то *H. antiquus* — единственная европейская форма; в среднем она более крупная, чем африканская. Бегемот появился в Западной Европе в древнейшем плейстоцене. В Италии, кроме упомянутых мелких форм, он в это время, сколько мне известно, не отмечался. Указание на его находки в Валь д'Арно, по-видимому, относится к верхним горизонтам, откуда известен и *Bos primigenius* (Viret, 1954, стр. 179). Неизвестен он и в краях Англии (Mayet, Roman, Deperet, 1923). Однако он должен был обитать в Италии в начале антропогена, так как распространение его, очевидно, шло из Африки, а во Франции есть указания на его находки в виллафранке — в Иссеуар (Kuss, 1957) и в Сенез (Viret, 1954) ¹.

В следующую, сенпрестскую, эпоху находки бегемота более обильны. В это время во Франции он найден в Сен-Пре и в Солилаке (Mayet et les autr., 1923; Boule, 1894). Неясно, доходил ли он до Голландии: Л. Майе и Ф. Роман упоминают его в Тегелене, однако в последующих списках эта находка не подтверждается (Schreuder, 1945; Nooijer, 1947; Цейнер, 1963). По-видимому, временем расцвета бегемота в Европе нужно считать нижний плейстоцен. По М. Булю (Boule, 1906), он в это время обитал во всей Франции, Италии и Испании, заходя и в юго-восточную часть Великобритании (крайние северные точки — Kirkdale и Kents Hole) ². Отдельные указания имеются из гюнца, гюнц-миндельского межледниковья и межминдельского потепления (MI/II): в кроммерском Форест-Бед (Reynolds, 1922; Цейнер, 1963), в Аббевиле во Франции; он заходил и несколько далее к востоку, куда, очевидно, распространялась область мягкого атлантического климата: большое количество его остатков найдено в Иокгримме (Kuss, 1957; Adam, 1961; Thenius, 1962), в Мауэре (Цейнер, 1963), в нижних и средних слоях Мосбаха (Adam, 1961; Kahlke, 1961b) и много отдельных находок — на верхнем Рейне. Отсутствие его в это время в Зюссенборне, вероятно, объясняется большей здесь континентальностью климата; по той же причине он не заходил в Польшу (Kowalski, 1959) и на Русскую равнину.

После миндельского времени бегемот в Средней Европе более не был встречен; его нет даже в «теплых» фаунах Штейнгейма (миндель-рисс) и Таубаха — Эрингсдорфа (рисс-вюрм). В это время он отступает на крайний запад и, вероятно, на юг. Особенно обильно он в Англии: С. Рейнольдс (Reynolds, 1922) указывает 65 пунктов находок здесь, в том числе в миндель-рисском местонахождении Грейс-Таррок (того же времени и Кляктон, см. указание Цейнера, 1963) и в рисс-вюрмских — Брентфорд и Бэррингтон. Это обилие находок в Англии, очевидно, связано с мягким и влажным климатом крайнего запада Европы.

¹ Сенез, возможно, несколько моложе (Bout, 1960).

² См. у М. Буля карту распространения.

Неясно, удержался ли бегемот в среднем плейстоцене на юге Европы. В Италии он многочислен в стоянках раннего палеолита (шелль, ашель), где отмечают его М. Буль (Boule, 1906) и Р. Вофрей (Vaufrey, 1928), а также в раннем, «теплом» мустье (нижние горизонты грота Принца в Гримальди, трот Романелли в Отранто и др.), но с позднего, «холодного» мустье и на протяжении всего верхнего палеолита он более здесь не встречается, вымирая в Италии раньше лесного слона и носорога Мерка. Неясность в оценке возраста проистекает оттого, что одни (Буль) относят ранне- и среднепалеолитические стоянки (раннее мустье) Италии к миндель-риссу, верхнее мустье и весь верхний палеолит — к риссу и позже, другие (Вофрей) — шелль-ашель и раннее мустье — к рисс-вюрму, позднее мустье и верхний палеолит — к вюрму ¹.

Далеко на восток от описанного ареала лежит находка бегемота близ Будапешта (Janossy, 1962), где он найден вместе с носорогом переходного типа от *etruscus* к *kirchbergensis*, что указывает на возраст, близкий к минделю. Предполагается существование в это время вблизи Будапешта теплых ключей, образовавших теплое озеро, что и дало возможность существовать здесь бегемоту.

Самая восточная находка в Европе — отмеченная И. П. Хоменко (1914а, 1915) в «руссийонской фауне» (по новым делениям — в верхнем плиоцене) Молдавии. Такое раннее нахождение здесь бегемота в то время, как его еще не было в Европе, исключая, возможно, средиземноморские острова, внушает сомнение в правильности датировки.

Далее на восток, на Русской равнине, бегемот неизвестен, что, несомненно, связано с холодными зимами континентального климата в отличие от атлантического — Западной Европы. Только в Закавказье появляются находки: имеется старое указание М. Буля (Boule, 1906) с ссылкой на Моргана о находке скелета бегемота в окрестностях Тифлиса, да в новейшее время найдена и описана А. К. Векуа (1959а) стопа бегемота из нижнеплейстоценовых отложений Ахалкалаки в Восточной Грузии. Удлиненный средний палец при относительной его тонкости и некоторые особенности в сочленениях были поводом для выделения нового вида *Hippopotamus georgicus* Vekua.

Обитание бегемота в Западном Закавказье показывает, что в какой-то отрезок нижнего плейстоцена температура зим здесь не спускалась на сколько-нибудь длительное время ниже 0°. Таким образом, в эту эпоху здесь было значительно теплее, чем теперь, когда в Западном Закавказье зимой бывает до 20 дней со снежным покровом и температура достигает иногда —15° (Костин и Покровская, 1953). Вероятно, участок обитания здесь бегемота был крайним форпостом его североафриканского и переднеазиатского ареала.

¹ Первая точка зрения близка к толкованию многих советских геологов-четвертичников.

Верблюды

Верблюды (табл. 6), как и бегемоты, — группа, приспособленная к очень узкой строго лимитированной среде обитания. Не боясь больших морозов, они могут жить только в очень сухой ксерофитной обстановке и питаться самыми сухими растениями. В более влажном климате и при сочном корме они гибнут. Эти качества дают возможность понять их географическое распространение и в прошлом.

В недавнее время выяснилось, что верблюды появились в Старом Свете очень давно — с нижнего плиоцена (Алексеева, 1959); пока известен только один обломок метаподии этого возраста, достаточно характерный для верблюда, но не дающий возможности установить более точно его систематическое положение.

В более позднее время верблюды встречаются в отложениях верхнего плиоцена (среднего — по прежним датировкам); зуб верблюда найден в так называемых руссильонских отложениях Молдавии (Хоменко, 1915). Вероятно, к тому же времени относятся огромное количество остатков верблюдов (6203), собранных в одесских катакомбах — карстовых пещерах в толще понтического известняка в Одессе (Одинцов, 1954; Роштин, 1956). Возраст костеносных слоев пещер определяется различно: как средний киммерийский или как верхний (виллафранк) плиоцен. В последнем случае одесская фауна должна быть одновременна с классической фауной хапровских песков.

Детальное изучение одесского верблюда Я. И. Хавесоном (1950, 1954б, 1963) привело его к заключению, что этот верблюд принадлежит к роду *Paracamelus*, описанному (вид *gigas*) в 1903 г. М. Шлоссером предположительно из «верхнего плиоцена» Китая. Хавесон считает, что все верблюды Восточной Европы виллафранкского возраста относятся к роду *Paracamelus*, хорошо отличающемуся от более позднего *Camelus* строением зубов и пропорциями черепа и челюсти. Таковы верблюды с Куяльницкого лимана¹ — вид *kujalnensis* (Хоменко, 1915), с юга Молдавии (Хоменко, 1912), с Таманского п-ова, из урочища Цимбалы² (Хавесон, 1954б, стр. 119), из виллафранка Приазовья (Хапры, Ливенцовка), из Винюдельного Ставропольского края и некоторые другие. Верблюды опорной хапровской фауны были отнесены В. И. Громовым (1948) к двум различным формам разной величины: А — мелкая и Б — крупная. Хавесон (1963), исследовавший материал из Ливенцовки, синхронной Хапрам, полагает, что это один вид, для которого характерны мелкие зубы и длинные кости конечностей (вид не описан). К тому же роду *Paracamelus* В. А. Топачевский (1956, 1957) отнес верблюда из с. Каиры Херсонской области.

¹ О возрасте куяльницких отложений см. на стр. 17.

² Вероятно, того же возраста, что опорная хапровская фауна (см. стр. 19).

Таблица 6

Artiodactyla I (Camelidae, Cervidae)

Деление плейстоцена	Paracamelus	Camelus	Nuctenoceros, Eucladoceros	Orthogonoceros	Dolichodugeros	Megaloceros	Libraiceros	Alces		Rangifer tarandus
								latifrons	alces	
Верхний	W	?				?			переходный	
Средний	R-W								переходный	
	R								переходный	
Нижний	M-R								переходный	
	M								переходный	
	G-M								переходный	
Древнейший	G (II?)								переходный	
	Переходный								переходный	
Древнейший	Виллафранк								переходный	
	Ст. плейстоценовый								переходный	

Рот не ясен.
 ** Только в Румынии и Венгрии.
 *** В более северных районах.
 **** В Сенегале.

Восточная Европа.
 Западная Европа.
 Предполагаемое присутствие.

Таким образом, все верблюды древнейшего плейстоцена Восточной Европы принадлежат к роду *Paracamelus*; по-видимому, они населяли только южные области Русской равнины¹. По В. А. Топачевскому (1956), они все относятся к виду *P. alutensis* Stef. (кроме одесского *P. alexejevi* Hav.).

Из более поздних отложений верблюд найден в тираспольском гравию (Павлова, 1925); родовая принадлежность его неясна.

Настоящие *Camelus* появляются в Восточной Европе только в конце мицель-рисса и начале рисса, в хазарской фауне. Как предполагает Я. И. Хавесон, этот род произошел еще раньше из рода *Paracamelus* в Азии. В Восточной Европе *Camelus* в виде огромной формы *C. knoblochi*, близкой к современному двугорбому верблюду, является постоянным членом хазарской фауны. Впервые он был описан А. Нерингом из Лучки близ Сарепты (ныне Красноармейск) на Нижней Волге; позже он установлен и в других местах Поволжья: в Никольском и Черном Яру (Громова, 1932а), близ Хвальшска на о-ве Хорошевском (Павлова, 1933), на п-ове Тунгуз, устье Черемшана (Беляева, 1939а) и в ряде других пунктов. В большинстве случаев *C. knoblochi* сопутствуют длиннорогие зубры, гигантские олени, часто эламотерии, сайга и др. Присутствие в хазарской фауне верблюда ярче всего свидетельствует о крайне ксерофитной обстановке в это время в Поволжье. Надо отметить, что Хавесон, учитывая близость *C. knoblochi* Nehr. к *C. bactrianus*, считает его подвидом последнего. Здесь имеются те же сомнения, какие были высказаны по поводу понимания ископаемых лошадей как подвидов *Equus caballus* (см. стр. 65). До общего решения этого вопроса в международном масштабе рационально оставить за волжским верблюдом его видовое название *C. knoblochi*. Позже хазарской фауны ясных сведений о диком верблюде в Восточной Европе нет. Хавесон упоминает еще о челясти с Северного Кавказа, из вюрмской террасы р. Егорлык (датировка В. Гниловского), принадлежавшей, видимо, измельченной форме *C. knoblochi*. Неясен также возраст крупного верблюда из окрестностей г. Ленинакана в Армении (Авакян, Бурчак-Абрамович, 1945), так как ленинаканская фауна неоднородна.

Перечисленные верблюды принадлежат к одной генетической линии — двугорбых, заканчивающейся современными домашним и диким бактрианами. Из группы одногорбых верблюдов Хавесон (1954) описал изящную челюсть с оз. Севан в Закавказье; форма названа им *Camelus dromodarius dahli*. Находка эта единична, форма, возможно, родственна *C. thomasi* Rom. из плейстоцена Алжира.

В Западной Европе ископаемые верблюды известны только из Румынии и Венгрии; в 1895 г. Ж. Штефанеску (Stefanescu, 1895) описал под именем *Camelus alutensis* челюсть верблюда из четвертичных, точнее недатированных, отложений в Ру-

¹ Мы не излагаем здесь расчленения этого рода на подроды и виды и связанные с этим спорные вопросы (Хавесон, Топачевский).

мыши, у Слатины на р. Ольте, также Хавесон отнесенную к роду *Paracamelus*. И. Семионеску также упоминает в ряде работ о находках отдельных костей верблюда из Малуштени и Берешти, по-видимому, «верхнеплиоценового» (виллафранкского) возраста. В Венгрии хорошо датированные остатки верблюдов установлены М. Кредою (Kretzoi, 1954а, б) в Кишланге (Kislang) и в Эрчи (Ercsi) — местонахождениях виллафранкского возраста. Все эти зарубежные находки неясны в видовом отношении: их сближают с *Camelus kujalensis* Chom. (который описан по одной фаланге!); размеры этих верблюдов небольшие. По всей вероятности, все эти формы, как и в восточноевропейском виллафранке (см. выше), принадлежат роду *Paracamelus*, виду *alutensis* Stef.

Были ли в Румынии и Венгрии верблюды в более позднее время и существовал ли там крупный *C. knoblochi*, неизвестно.

Как бы то ни было, верблюды не заходили западнее Венгрии и встречены за рубежом только в Нижне- и Среднедунайской низменностях, где, очевидно, была очень ксерофитная обстановка, что особенно подчеркивается находкой в обоих указанных венгерских местонахождениях остатков страусов (Kretzoi, 1954б), в чем имеется полная аналогия с Хапрами и Ливенцовкой. Интересно отметить, что и сейчас в тех же областях имеются степи южнорусского типа (Алексин, 1944); видимо, в древнейшем плейстоцене они были и шире и более ксерофитны. То, что верблюды в Восточной Европе заходили значительно далее на север (устье Камы), а также, возможно, и сохранились дольше (во всяком случае до рисса), хорошо увязывается с большей континентальностью здесь климата и большим развитием степей на всех отрезках антропогена.

Олени

Группа оленей (см. табл. 6) богато представлена в антропогене Европы, особенно в древнейшем и раннем. Однако их трудно использовать для стратиграфии и синхронизации: систематика их строится почти исключительно на основании рогов, рога же сильно изменчивы в пределах вида и даже подвида, что хорошо известно на современных представителях; кроме того, рога часто найдены только в обломках. Сравнительная морфология посткраниального скелета ископаемых оленей совершенно не разработана.

Из древнейшего антропогена Западной Европы описано много оленей небольшой величины, близких к группе *Cervus s. l.*: *C. philisi*, *ramosus*, *pardinensis* и др. Многие из них, видимо, не отличаются друг от друга или отличия их не превышают подвидовых. В Восточной Европе олени этого типа не описаны, лишь иногда они упоминаются под общим названием *Cervus sp.?* Широко распространенные олени рода *Cervus* в среднем и верхнем плейстоцене систематически не разделены. Мы находим возможным оставить всю эту группу без рассмотрения.

Большерогие олени

Более важное значение для стратиграфии и синхронизации антропогена имеет группа большерогих, или гигантских, оленей (см. табл. 6), хотя и на них в полной мере сказывается тот недостаток в систематике ископаемых Cervidae, о котором говорилось выше. Систематика этой группы строилась в основном на форме рогов, особенно их наиболее часто сохраняющейся базальной части, очень изменчивой в тех признаках, которые были положены в основу. Отростки стержней рогов оленей в направлении от соседства с розеткой к вершине следующие: глазной, ледяной, средний, задний и разное число так называемых главных отростков; при наличии лопатообразного расширения, свойственного поздним формам, последние отходят от него. Вариации рогов гигантских оленей заключаются в большей или меньшей редукции одного из двух базальных отростков (у древнейше- и раннеплейстоценовых — глазного, у более поздних — ледяного), в исчезновении среднего или заднего отростка, в степени развития лопаты, в направлении отростков и т. д. Значительная изменчивость этих элементов при отсутствии одновозрастных больших серий была причиной описания в прошлом большого числа форм большерогих оленей. Многие в систематике и синонимии их неясны; группа требует монографической переработки.

В Западной Европе древнейшие большерогие олени описывались как виды родов *Euctenoceros* и *Eucladoceros*¹. Это — олени крупные, не имеющие лопаты, без глазного отростка или с его зачатком; с длинным цилиндрическим в основании и заостренным на вершине ледяным отростком, часто без заднего и без среднего (или с его зачатком) и с длинными главными, часто загнутыми вперед. Нередко их ствол дихотомически ветвится (у рода *Eucladoceros*). Род *Euctenoceros* описан из виллафранка Валь д'Арно (*stenoides*), Франции (*senezensis*, *darseti*), Англии (*tetraceros*), из Тегелена (*tegulensis*) и других мест. М. Вире (Viré, 1954), имевший возможность пересмотреть большие серии рогов из Сенез, убедился, что эти формы не что иное, как варианты *E. senezensis* Dep. (Франция, Сенез, виллафранкский или сепрестский возраст).

Особняком стоит описанный из виллафранка (предположительно) Италии (Cordiglione Monferato) олень *Eucladoceros pliotarandoides* (Aless.)² (Soergel, 1927a, табл. 19, рис. 1; Kahlke, 1956, рис. 38). В отличие от *Euctenoceros* он имеет задний отросток (средний у него также отсутствует); наблюдается начало расширения ствола в лопату, верхняя часть которой отломана.

Возможно, что уже на виллафранкской стадии в Европе появляются олени иного типа, широко распространенные позже, в ниж-

¹ Некоторые считают их синонимами.
² Первоначально описан под родовым именем *Cervus*.

нем плейстоцене, и наиболее известные под именем *Megaceros verticornis*. По крайней мере, В. Давкинс и Р. Оуен описали сходных оленей из Красных крагов Англии (цитируется по Soergel, 1927a, табл. 19, рис. 2, 3). Под именем *Cervus verticornis* их описал В. Зёргель, однако обломки рогов настолько незначительны, что нет уверенности в правильности определения их систематического положения.

Нижнеплейстоценовые олени ясно отличаются от оленей древнейшего плейстоцена. Лопата рога более или менее хорошо развита, задний и средний отростки почти всегда присутствуют, ствол на уровне заднего отростка резко загибается наверх, иногда почти под прямым углом к его базальному отделу. Общим с более древними формами является отсутствие или наличие лишь в виде небольшого бугорка глазного отростка и длинный ледяной такой же формы, как у *Euctenoceros*; благодаря редукции глазного он помещается на некотором расстоянии от розетки.

Нижнеплейстоценовые олени описаны как разные виды *Cervus* или *Megaceros*, причем авторы основывались на различиях в положении ледяного отростка и степени развития глазного. Однако подобно тому, что сделал М. Вире для «видов» *Euctenoceros*, Г. Кальке (Kahlke, 1956), изучая большую серию рогов из Зюссенборна, показал, что все эти нижнеплейстоценовые олени входят в размах изменчивости зюссенборнской формы. Таким образом, *Cervus belgrandi* Harmer (Монтрейль близ Парижа), *Cervus carnutorum* Langgel (Сен-Пре), *Cervus dawkinsi* Newton и *Cervus obscurus* Azzaroli (Форест-Бед), *Cervus mosbachensis* Soergel (Мосбах) и некоторые другие — не что иное, как синонимы вида *verticornis* Dawkins (также Форест-Бед) (по Кальке, новый род, см. об этом ниже)⁴. Сюда же автор причисляет и виллафранкского *Eucladoceros pliotarandoides*, о котором упомянуто выше, считая отсутствие у него среднего отростка индивидуальным отклонением; однако вряд ли это так: виллафранкские олени часто не имеют среднего отростка.

В новейшее время Г. Кальке (Kahlke, 1956, 1958) выделил раннеплейстоценовых оленей в особый род — *Orthogonoceros*, типом которого является *O. verticornis* Dawk. Основанием для этого было нахождение в Зюссенборне, в одних слоях с *verticornis*, олень совершенно иного типа: с рогами, не отогнутыми наружу, слабо расходящимися в стороны, без лопаты или с ее зачатком, с очень длинными главными отростками, без ледяного, с глазным, сидящим у самой розетки, как у более поздних форм, и слегка расширенным ложкообразно; излома в области заднего отростка, свойственного *verticornis*, у них нет (Kahlke, 1956, табл. 14—16). Этот второй тип автор, ввиду положения и строения базального отростка, считает предком более поздних гигантских оленей и выделяет в род

⁴ В. В. Щеглова (1949) предполагала, что многие из перечисленных форм — один вид; совокупность их она называет «группой *carnutorum*». Работы В. В. Щегловой, видимо, остались Г. Кальке неизвестны.

Dolichodoryceros с видом *süssenbornensis*. Вид *verticornis* оказывается тупой ветвью, не имеющей потомков, и потому не может быть тем же родом, что средне- и позднелайстоценовые *Megaloceros* (*Megaceros*), почему он и получил новое родовое название (*Orthogonoceros*). Таким образом, изменяется прежняя теория Зёргеля (Soergel, 1927a), по которой «*Cervus*» *verticornis* трансформировался в *Megaloceros giganteus* Blum., причём верхний, ледяной отросток спустился в непосредственное соседство с розеткой на место исчезнувшего глазного; вместе с тем выработались и другие признаки поздних *Megaloceros*.

Тип *Dolichodoryceros* найден Г. Кальке (Kahlke, 1958b) также в Фойгштедте — местонахождении, несколько более раннем, чем Зюссенборн; других аналогичных находок автор не знает, кроме, быть может, мало известного *D. (?) savinii* (Dawk.) (Форест-Бед).

Хотя и имеются основания ставить род *Dolichodoryceros* в генетическую связь с *Megaloceros* (базальный отросток), но загадочным является быстрое превращение этого оленя уже в мицдельриссе в оленя с широкой лопатой и очень широким глазным отростком (*M. giganteus antecedens* Berkhemer). Дальнейшее изучение материалов и находки переходных форм покажут правильность или ошибочность гипотезы Кальке.

Orthogonoceros verticornis широко распространён в нижнем плейстоцене Центральной и Западной Европы — Мауэр, нижние и средние горизонты Мосбаха, Зюссенборн, Фойгштедт, Иокгримм и другие местонахождения (Kahlke, 1951, 1956, 1958a). Отмечает его и О. Фейфар (Feifar, 1961) для нижнего плейстоцена («*biharium*») Чехословакии.

Филогения *Orthogonoceros* неясна. Неизвестно, в каком отношении находится он к более ранним *Euctenoceros* и *Eucladoceros*, в частности к *E. pliotarandoides*. Действительно ли все эти роды существовали в Европе с самого начала антропогена или представляют собой ветви одной генетической линии? После мицделя он в Европе более неизвестен.

В Восточной Европе древнейший большерогий олень известен с р. Псекупса, притока р. Кубани; В. И. Громов приписывает ему возраст «не выше ханровской фауны» (1948, стр. 56). Очевидно, он и не ниже ее, поскольку в том же горизонте найден *Archidiskodon meridionalis*, а в несколько более высоком — *Allohippus stenonis*, *Dicerorhinus etruscus* и *Strutio*. Все это указывает на виллафранкский возраст. В. И. Громов описал этого оленя под именем *Eucladoceros cf. pliotarandoides* Aless¹. Сравнивая рисунок рога псекупского оленя (Верещагин, 1959a, рис. 30) и реставрированную лобную часть его с рогами в музее Палеонтологического института с типом *Eucladoceros pliotarandoides* из виллафранка Италии (Soergel, 1927a, табл. 19, рис. 4; Kahlke, 1956, рис. 38),

¹ В сводной таблице в той же работе (фиг. 216) знак «cf» снят.

мы видим общий тип строения: отсутствие глазного и среднего отростков. Характерное для псекупского оленя дихотомическое ветвление рога вскоре после этого изгиба для итальянского остается неизвестным, так как рог обломан. Можно наблюдать, что как будто бы сохранилось основание первого разветвления. Дихотомическое ветвление рога побудило В. И. Громова отнести псекупского оленя к роду *Eucladoceros*, для которого такое ветвление характерно. То, что у типа *pliotarandoides* имеется зачаток глазного отростка под ледяным, отсутствующий у псекупского, роли не играет ввиду изменчивости этого элемента у большерогих оленей. Во всяком случае, псекупский олень, по-видимому, очень близок к итальянскому из Кордиглионе Монферрато и может быть обозначен как *Eucladoceros cf. pliotarandoides*. Его присутствие в виллафранке Восточной Европы является еще одним показателем синхронности этих фаун в Восточной и Западной Европе.

Кроме Псекупса, остатки *Eucladoceros* описаны еще (без видового определения) из Цимбала и Капустинио Балки на Таманском п-ове (Верещагин, 1957, табл. VII, рис. 2, 3), но части рогов настолько незначительны, что определение, на наш взгляд, недостаточно обосновано. То, что нижний отросток отходит на расстояние 40—45 мм от розетки, часто встречается и у нижнелайстоценовых *Orthogonoceros verticornis*; незначительный «развал» пеньков (очевидно, слабое расхождение их в стороны) также у *verticornis* очень изменчив (см., например, слабое расхождение их на экземплярах из Зюссенборна; Kahlke, 1956, рис. 6). Вызывает сомнение возраст отложений указанных местонахождений, поскольку в Цимбале вместе с предполагаемым *Eucladoceros* найден обломок рога, типичного для поздних *Megaloceros*: с базальным отростком, сидящим у самой розетки, и с отклонением ствола наружу почти в горизонтальном направлении (Верещагин, 1957, рис. 19). До сих пор находки *Eucladoceros* вместе с *Megaloceros* не отмечались¹. Желательны более полные находки и выяснение стратиграфии указанных местонахождений Таманского п-ова. Также неясны и находки обломков, упоминаемые Н. К. Верещагиным (1959a) под именем *Eucladoceros* и *Megaloceros* из станицы Некрасовской на р. Лабе. Описаний и изображений их мне неизвестно.

В Восточной Европе, как и в Западной, *Orthogonoceros verticornis* появляется в нижнем плейстоцене. К сожалению, остатки его здесь скудны: в тираспольском гравии найдены три обломка черепа с частью рогов вблизи основания (Pavlov, 1906, табл. I, рис. 4, 5, 7). Хотя лопаточная часть и обломана, но сочетание высоко расположенного базального отростка с сильно отгибающимся

¹ Вероятно, на основании остатков, описанных Н. К. Верещагиным с Таманского п-ова, род *Eucladoceros* включен Л. И. Алексеевой (1961b) в таманский комплекс, но этот комплекс относится к находкам из Синей Балки; одновременность их цимбальским и капустинским требует обоснования (см. стр. 19).

ся почти в горизонтальном направлении наружу стволем заставляя видеть в нем *O. verticornis*. К этому виду М. В. Павлова отнесла и часть черепа с основанием рога из б. Лихвинского уезда Калужской губернии (там же, табл. III, рис. 10), но эта принадлежность неясна: базальный отросток сидит почти у розетки, как у поздних форм, хотя, судя по излому основания, не сплюснен, как у них.

Во всяком случае, тираспольские находки дают еще одно основание синхронизировать это местонахождение с нижнеплейстоценовыми Западной Европы, что мы уже отмечали для слонов и носорогов.

Dolichodoryceros в Восточной Европе не указывался.

С миндель-рисса в Западной Европе появляется настоящий *Megaloceros*¹, для которого характерны более крупные размеры, особенно более длинные, широко расходящиеся в стороны рога, глазной отросток, сидящий у самой розетки, сплюснутый часто уже от самого основания, расширенный, иногда ветвистый; отсутствие ледяного отростка; хорошо развитые средний и задний отростки; широкая лопата и отсутствие резкого перелома на уровне заднего отростка. Как мы уже указывали, корни этого рода неизвестны, так как не найдены переходные формы к нему ни от *Orthogonoceros*, ни от *Dolichodoryceros*.

Самый ранний *Megaloceros* найден в антиквусовых (средних) горизонтах Штейнгейма на р. Мурре. Он представлен здесь своеобразной формой *M. giganteus antecedens* Berck. (Berckhemer, 1940; Adam, 1954a) с широкой лопатой рогов, но рога его сжаты, не раскнуты широко в стороны; глазные отростки сильно расширены, ветвистые, нависающие над глазами. Предполагают, что сжатость рогов — приспособление к лесной обстановке, не допускающей широко раскнутых рогов. В покрывающих антиквусовые слои галечниках предположительно рискового времени уже встречен олень типа, переходного к позднеплейстоценовому *Megaloceros giganteus* (Blum.) с его широко раскнутыми в стороны рогами (Adam, 1954a).

В дальнейшем *Megaloceros* широко распространен как в Западной Европе, так и в Восточной, примерно до 58—60° с. ш.; на южных полуостровах, кроме Крыма, он, по-видимому, отсутствует (см. карты распространения — Boule, 1906; Громова, 1932a; а также перечень известных в Восточной Европе находок у Громовой, 1932a и у Щегловой, 1958a).

В Западной Европе он встречается как в типичных рисс-вюрмских межледниковых отложениях — в нижних травертинах Таубаха и во всех слоях Эрцигсдорфа (Soergel, 19276; Kahlke, 19586), так и во всех стадиях вюрма, где находок его особенно много: в риксдорфском горизонте близ Берлина (Dietrich, 1932), в Нидер-

¹ *Megaloceros Brookes*, 1828, — название более раннее, чем *Megaloceros Owen*, 1844 (см. Simpson, 1945, стр. 154).

ландах (Van der Vlerk, Florschütz, 1953), в Чехословакии (Feifar, 1961), в Румынии (Радулеску, 1962), в Венгрии (Janossy, 1964). По-видимому, он обильнее всего в эпохи межстадиальных потеплений вюрма. В палеолитических стоянках остатки *Megaloceros* редки. Все же единичные кости его встречаются в культурах мустье, ориньяка и мадлена (см., например, в Фогельхерде, в Вюртемберге; Lehmann, 1954). Вымирает он в Западной Европе в конце вюрма (по Thenius, 1962, — в аллерёдском интерстадиале), но находки его в ирландских торфяниках относят уже к последнему-ковому времени, хотя С. Рейнольдс утверждает, что его остатки происходят из глины под торфяником (см. Janossy, 1964).

В Восточной Европе, сколько известно, древнейшие находки *M. giganteus* также происходят из миндель-рисских отложений; это кости из раннемустьерских стоянок юга Русской равнины: Старый Кодак близ Днепропетровска (Пидопличко, по Корниец, 1962), Выхватинцы в Среднем Приднестровье (Зубарева, 1949; по Ефименко — поздний ашель). По новейшим датировкам, эта культурная стадия относится к миндель-риссу, т. е. к тому времени, когда *Megaloceros* впервые появляется и в Западной Европе. Позже он богато представлен в хазарской фауне Поволжья (Громова, 1932a), т. е. в конце миндель-рисса и начале рисса. Нередки находки и в более западных областях, но большей частью недатированные; однако, по-видимому, с рисс-вюрма и до конца вюрма он сохраняется в Восточной Европе только на крайнем юге и крайнем западе. Так, его почти нет в днестровских стоянках от позднего мустье до мадлена включительно (Черныш, 1959)¹, по И. К. Ивановой (1961a, б) — с начала рисс-вюрма до конца вюрма; также он почти отсутствует в большинстве верхнепалеолитических стоянок Украины (Корниец, 1962)² и в многочисленных стоянках верхнего палеолита Воронежской области (Громов, 1932; Грищенко, 1941; Лазуков, 1957).

Надо оговориться, что во всех указанных местонахождениях рогов большерогих оленей не найдено, так что родовая принадлежность остатков предположительна.

На Северном Кавказе довольно много остатков *Megaloceros* найдено в верхнемустьерской или солотррейской стоянке Ильская близ Краснодара (Громова, 1932b, 1937); южнее на Кавказе остатки его очень редки (Верещагин, 1959a, карта 82). Характерно, что в богатой остатками фауны Ахитырской пещере в верхнемустьерских слоях найдена только одна его кость, в верхнепалеолитических слоях его нет (Громова, 1932b, 1937). Также и в классическом «костном кладбище» в Бинагадах на Апшеронском п-ове (предположительно рисс-вюрм или миндель-рисс) среди многих тысяч костей встречена только одна (!) кость гигантского оленя (Бур-

¹ Он встречен только в ориньякских слоях стоянки Бабия I.

² Найден в Мезинской стоянке Черниговской области.

чак-Абрамович, Джафаров, 1945). Единственное место, где в верхнем плейстоцене, в верхнем палеолите, сохранился в большом количестве *M. giganteus*, это Крымский п-ов, где он обилен как в мустьерских, так и в верхнепалеолитических стоянках (рисс-вюрм и вюрм)¹.

Из обзора ясно, что в отношении продолжительности существования гигантского оленя имеется большая разница в Восточной Европе и в Западной, где, как мы видели, он обитал на протяжении всего верхнего плейстоцена до северных пределов Центральной Европы.

Когда вымер *Megaloceros* в Восточной Европе, точно неизвестно. Обильные остатки в Крыму не переходят верхнего палеолита — их уже нет в азии. Есть предположение, что скелет из Сапожка в Рязанской области, описанный М. В. Павловой (1929), относится к концу палеолита — началу неолита (Щеглова, 1958, стр. 181), однако свидетельство П. Стаханова (1929), что в одних горизонтах с большерогим оленем найдены зубы *Elephas trogontherii*², говорит о более раннем возрасте.

По-видимому, существовали разные подвиды *Megaloceros*, однако их возможно определять только на основании более или менее целых рогов (не только их базальной части), находок очень редких, а потому остатки *M. giganteus* часто остаются без подвигового определения. Помимо уже упомянутого *M. giganteus antecessens* Berck, из миндель-рисского межледниковья, чаще всего упоминаются: *M. giganteus ruffi* (Nehr.) [вероятный его синоним или очень близкая форма — *Meg. giganteus germaniae* (Pohl.)] и *M. giganteus giganteus* (Blum.) [= *Meg. gig. hiberniae* (Owen.)]. Важнейшие отличия между ними в форме рогов следующие: у *ruffi* (и *germaniae*) рога короче (меньше в размахе); базальный отросток пластинчатый; лопата повернута своей задне-верхней поверхностью более назад, чем вверх; ось ее отклонена от оси ствола на угол, меньший 145°; задний отросток отклонен вниз почти под прямым углом к оси ствола³; лопаточные отростки отходят преимущественно от паружного края лопаты. У *giganteus* (или *hiberniae*) рога длиннее (размах больше); базальный отросток большей частью цилиндрический; лопата повернута задне-верхней поверхностью больше вверх, чем назад; задний отросток не отклонен вниз; лопаточные отростки отходят от переднего края лопаты. Форма рогов *giganteus* более постоянна, мало изменчива, что от-

¹ Стоянка Сюрень I с большим числом остатков *M. giganteus*, считающаяся Бонч-Осмоловским ориньякской, по новейшим данным (Бибиков, 1949; Векилова, 1957) соответствует по времени также солиотрейским и мадлепским культурам Центральной Европы; развитие на юге Европы шло несколько иным путем.

² П. Стаханов, видимо, говорит не о типичном *trogontherii* нижнего плейстоцена, а о более поздней форме, аналогичной хазарскому слону.

³ Отметим, однако, что у голотина *ruffi* задний отросток зачаточный (Nehring, 1891, рис. на стр. 152).

мечалось многими исследователями и подтверждается нашим сравнением их изображений в литературе с экземпляром из коллекции Зоологического института АН СССР № 2135 (Громова, 1932а; Щеглова, 1950, и др.).

Распределение во времени подвидов большерогого позднплейстоценового оленя в Западной Европе неясно. Когда в списках фауны подвид указывается, то в отложениях материковой Европы он большей частью обозначается как *germaniae*; в Великобритании и Ирландии до самых поздних находок включительно — как *hiberniae*. И в Восточной Европе последовательность подвидов неясна. Олени типа *antecessens* здесь не отмечались. В хазарской фауне Поволжья неоднократно встречен подвид *ruffi* (? = *germaniae*)⁴. Среди наиболее характерных остатков можно отметить экземпляр из коллекций ЗИН АН СССР № 12061 и изображенные М. В. Павловой (1929, табл. I, рис. 5; Pavlov, 1906, табл. III, рис. 8) и В. И. Громова (1932а, рис. 2). Типичны для подвида *giganteus* скелет из Сапожка Рязанской области (Павлова, 1928; Стаханов, 1929, рис. 1) и, вероятно, часть черепа из той же области (Маливина, 1929, рис. 2). Того же типа рог из р. Калаус Ставропольского края (Хоменко, 1914б, рис. 6). Точная датировка этих находок отсутствует (о скелете из Сапожка см. выше). Встречаются и экземпляры с неясными промежуточными признаками, что оправдывает представление об этих формах как о подвидах.

Из изложенного ясно, что для сопоставлений и синхронизации позднплейстоценовых местонахождений остатки рода *Megaloceros* на настоящем уровне знаний непригодны, хотя, по-видимому, обещают стать пригодными в будущем.

Что касается обстановки обитания *Megaloceros*, то он, очевидно, был довольно эврибионтным животным, встречаясь как в чисто лесных фаунах (Штейнгейм, Таубах), так и в степных (хазарских). Ясно, что он избегал как больших холодов, не заходя далеко на север, так и влажных субтропических условий (отсутствие на южных полуостровах Европы).

Несмотря на малое число датированных остатков на европейской территории СССР, в развитии оленей в Восточной и Западной Европе намечаются следующие согласования: присутствие в древнейшем плейстоцене рода *Eucladoceros*, появлению в нижнем плейстоцене рода *Orthogonoceros* и замена его в среднем плейстоцене родом *Megaloceros*. Более детальные сопоставления пока невозможны.

Лоси

До недавнего времени всех четвертичных лосей (см. табл. 6) относили к роду *Alces*; древнейших и раннечетвертичных — к виду *latifrons*, позднечетвертичных — к виду *alces*. В 1952 г. А. Ацда-

⁴ Перечень и описание их см. у В. И. Громова (1932а).

роли (Azzaroli, 1952) выделил лосей виллафранка и нижнего плейстоцена в другой род — *Libralces*, в основу которого положил скелет из виллафранка Сенез во Франции — *L. gallicus* — и часть черепа с основанием рога из Вейбурнского крага в Ист Рантон (по автору — тоже виллафранк). Род *Libralces* отличается от позднеплейстоценовых и современных лосей очень длинными и относительно тонкими стволами рогов, направленными горизонтально в стороны и слегка изогнутыми, небольшой лопатой, низким и широким черепом с очень толстыми костями, длинными носовыми костями, сочленяющимися с межчелюстными, более брахиодонтными коренными и следами палеомериксовой складки на M_1 , а иногда и на M_2 . Шея у *Libralces* была длиннее, чем у *Alces*, а конечности короче.

Другой вид того же рода *A. Azzaroli* (1953) установил под именем *L. reynoldsi* из средних (главных) горизонтов Форест-Бед (по Аццароли, миндель-рисс, по принятому здесь делению — гюнц-миндель). Этот вид отличается от *L. gallicus* только значительно большей величиной¹ и, по мысли Аццароли, является его потомком. Третий вид, *L. latifrons*, описанный ранее из Форест-Бед Р. Джонсоном (Johnson, 1874) как *A. latifrons*, отличается от двух других более коротким стволом рога и более широкой лопатой; размеры его промежуточны между ними; череп не найден. Горизонт находки неизвестен; сходство с *A. latifrons* из Мосбаха и Зюссенборна заставляет предполагать миндельский возраст. Аццароли считает все три вида генетически связанными, и притом ветвью, независимой от *Alces*².

Не все авторы согласны с Аццароли в систематическом и филогенетическом толковании ранних лосей. Раннеплейстоценовых по-прежнему именуют *Alces latifrons*; притом рога их из одного местонахождения очень изменчивы по длине ствола и ширине лопаты, например из Зюссенборна (Kahlke, 1956, рис. 2, 3, 4 и 1960, рис. 17). Еще в рисс-вюрме рога лосей имели характер, промежуточный между *A. latifrons* и *A. alces* (Kahlke, 1958a). Похоже, что форма рогов на протяжении плейстоцена непрерывно изменяется в направлении к современным лосям.

Череп самых ранних лосей — видов *gallicus* и *reynoldsi* — действительно так сильно отличается от черепа поздних и современных, что заслуживает выделения в особый род. Однако черепов из раннего плейстоцена, в том числе и форестбедского *latifrons*, неизвестно. Что касается рогов, то, как уже отмечено, они от *gallicus* до *alces* постепенно укорачиваются и лопата их расширяется. Ряд характерных признаков *Libralces* — длинные *nasalia*, брахиодонтные зубы, рудимент палеомериксовой складки, наличие клыков — архаичны и могли быть изменены в процессе эволюции.

¹ На наш взгляд, отличие, недостаточное для выделения вида.

² *Libralces*, по А. Аццароли, близок к американскому роду *Cervalces*.

Поэтому нам не кажется убедительной мысль В. Зёргеля (Soergel, 1912), что *Libralces* не мог быть предком *Alces*, так как это якобы означало обращение вспять предшествующей гипертрофии: ведь укорочение ствола при указанном превращении сопровождалось расширением лопаты (признак новый); что касается общего уменьшения животного после предшествующего его увеличения, то примеров такого измельчания к концу плейстоцена мы знаем немало (слоны, верблюды, зубры, быки и др.).

Таким образом, вопрос о связях раннеплейстоценовых лосей с поздними и о том, в какое время кончается род *Libralces* и начинается *Alces*, остается открытым. Г. Кальке (Kahlke, 1958a) считает удобным положить границу между ними там, где исчезает палеомериксовая складка на M_1 , существующая у *Libralces* (до гюнц-минделя) и отсутствующая у *Alces*. Это не кажется достаточным для разделения родов, тем более, что автор сам находит еще следы этой складки у зюссенборнского лоса, т. е. в минделе (там же, стр. 13), хотя в подобных случаях постепенной трансформации граница между родами неизбежно условна. Надо отметить, что формы плейстоценовых лосей практически различаются лишь по рогам и преимущественно по длине и толщине ствола, так как черепа их и даже целые рога очень редки, а кости посткраниального скелета в сравнительном аспекте не изучены.

Пока рационально условно называть *Libralces* только описанные Аццароли *gallicus* и *reynoldsi*; средневропейских, пока не доказана их принадлежность к названному роду (череп!), именовать *Alces*.

В Западной Европе остатки лосей распределяются следующим образом. Кроме лосей, описанных Аццароли из нижних слоев Форест-Бед (по автору — виллафранк, по нашему делению — самые нижние слои раннего плейстоцена) и из переходных, или сепрестях, — Сенез (*Libralces gallicus*), лосей такого раннего возраста неизвестно. В частности, их нет в Италии и во Франции, кроме Сенез (см. Viret, 1954, Bout, 1960), в Терелене (Schreuder, 1945; Цейнер, 1963), в Кипшланге (Kretzoi, 1954a). Поэтому можно думать, что лось появился в Европе сначала в крайних западных районах. В самых низах раннего плейстоцена (гюнц II?) он появляется как вид *Alces latifrons* и в Центральной Европе: найден в Аалене (Adam, 1953b), в нижнем Мосбахе (Kahlke, 1961b). В гюнц-минделе он найден в средних слоях Форест-Бед (*Libralces reynoldsi* Azzar.), а также (*Alces latifrons*) — в классическом местонахождении Мауэр (Soergel, 1923; Цейнер, 1963), во Франкенбахе (Adam, 1953b) и в самом конце этой эпохи — в Фойгштедте (Kahlke, 1958b). Позже лось хорошо известен, также его вид *Alces latifrons*, в миндельских отложениях, где многочисленные остатки его найдены в Зюссенборне (Kahlke, 1956) и в средних (главных) слоях Мосбаха (Kahlke, 1961). В это же время О. Фейфар (Fejfar, 1961) отмечает его в Чехословакии.

Все лоси древнейшего и раннего плейстоцена с их широко, до 2,5 м, раскинутыми рогами, несомненно, были жителями открытых пространств.

После миנדельского времени в наших знаниях о лосях Западной Европы наступает пробел. Так, они не встречены в богатейшем остатками млекопитающих местонахождении Штейнгейм на Мурре (Adam, 1954a, б), не встречены и в Сванскомбе и Кляктоне в Англии. Единственная известная мне среднеплейстоценовая находка — это часть основания рога *A. alces*, найденная при земляных работах близ Хаттема в Нидерландах (Erdbrink, 1954); Д. Эрдбринк относит находку к началу рисского оледенения. Надо думать, что этот пробел еще будет пополнен: в это время в Центральной Европе должно было быть достаточно лесов и лесостепей для обитания лосей¹.

Несомненные лоси отмечаются позже, в верхнем плейстоцене — уже в рисс-вюрмских травертинах Таубаха — Эрингсдорфа; в это время они уже обозначаются как *Alces alces* (Kahlke, 1958b), хотя Г. Кальке (1958b, стр. 13) отмечает, что по длине стержня и ширине лопаты у них еще имеются отголоски *A. latifrons*. Лось, видимо, уже не отличимый от современного, появляется в вюрмскую эпоху. К этому времени лоси открытых пространств с их широко раскинутыми рогами превращаются в лесных зверей².

Как известно, современные лоси, а по-видимому, и позднеплейстоценовые, преимущественно населяют зону тайги, предпочитая влажные, болотистые участки (Флеров, 1952). Однако они живут и в лиственных лесах, в лесостепи и даже в степной полосе, в лесах вдоль рек (Гептнер и др., 1961, стр. 228). Тем не менее в вюрмское время лось встречается нечасто. А. Неринг (Nehring, 1880) в обзоре 24 позднеплейстоценовых фаун Средней Европы без вопроса упоминает лося только в двух. В Румынии в пещерах, давших прекрасную серию наслоений вюрмского возраста, лось не отмечен не только в холодные эпохи, но и во время интерстадиалов (Радулеску, 1962). Нет его и в мустьерских стоянках Франции (Dubois et Stehlin, 1933). Редкость лося в палеолитических стоянках отмечает и В. Зёргель (Soergel, 1912), указывая его все же в Чертовой Дыре и Линдентальской пещере. В Венгрии он встречен в стоянке ориньякской культуры Ишталошкё (Janossy, 1952). Надо учесть, что кости лосей так ясно отличаются от костей других парноногих, что пропустить их вряд ли возможно. Очевидно, лось все же нельзя назвать эврибионтным животным, подобным, например, северному оленю, и в позднем плейстоцене в Европе было мало лесных массивов, представляю-

¹ Как увидим ниже, в Восточной Европе в миנדель-риссе лось уже существовал.

² Например, совершенно современного типа рог лося из позднего вюрма в Шуссенриде (Kahlke, 1956, рис. на стр. 9) — с очень коротким стержнем и широкой лопатой.

щих оптимальные условия для существования лося. Но и в Италии, несмотря на непрерывное распространение лесов (лиственных по преимуществу!), лось в рассматриваемое время очень редок. Из многочисленных палеолитических памятников он найден только в гроте Принца (группа «Гроты Гримальди») — в мустьерском слое с погребениями негроидов (Vaufrey, 1928; Boule, 1910).

Широкое распространение лося в Западной Европе произошло уже в современную эпоху — в неолите и позже.

Таким образом, история лосей в Западной Европе в широких чертах рисуется следующим образом. Появляясь в небольшом числе в верхних горизонтах древнейшего плейстоцена в самых западных районах (Англия, Франция) в форме, отличной от современных, они продолжают существовать на протяжении всего плейстоцена, нигде не встречаясь в большом числе. Вначале они имеют широко раскинутые рога с небольшой лопатой на длинном стволе рога и некоторые примитивные признаки в черепе и зубах; с течением времени последние, видимо, утрачиваются, и рога приобретают короткий ствол и широкую лопату. Размеры животного сначала растут, затем уменьшаются. Изменения, видимо, совпадают с развитием лесов (миндель-рисс?) и с переходом лося в лесную обстановку. Очень вероятно, что ранние лоси должны быть признаны особым родом; генетическая связь родов, вероятно, будет прослежена; граница между ними пока неясна.

В Восточной Европе надежных остатков лосей из древнейшего плейстоцена неизвестно¹. Род *Tamanalces*, описанный Н. К. Верецагиным (1957) из Цимбала на Таманском п-ове (возраст, возможно, древнее Синой Балки — см. стр. 19), своеобразен, и систематическое положение его неясно. Несомненный лось впервые появляется в раннем плейстоцене: в тираспольском гравии (миндель?) найден ствол рога с обломком лобной кости (Pavlow, 1906, стр. 7, табл. I, рис. 4), который по отсутствию отростков, по длине и относительной тонкости (диаметр основания 9 см при длине ствола 30 см) и по прямому направлению в сторону от черепа может принадлежать только *Alces latifrons*. В той же работе М. В. Павлова описывает сходный ствол рога из окрестностей Тобольска, В. И. Громов (1948) упоминает об *A. latifrons* с р. Ишим, а Э. А. Ваггенгейм (1961б) описывает три характерных остатка из разных мест Сибири. Указаний на древнего лося в Восточной Европе, кроме Тирасполя, мне неизвестно.

В отличие от Западной Европы лоси найдены в отложениях конца миנדель-рисского времени — начала рисского, а именно, в хазарской фауне, но не с Нижней Волги, классической области распространения этой фауны (Громова, 1932а; Громов, 1935), севернее, на п-ове Тулгуз близ сел Хрящевка и Сенгилей (Pavlow,

¹ Указание Л. И. Алексеевой (1961а, б) о находке лося в хапровской и таманской фаунах, по-видимому, основано на недоразумении.

1929; Павлова, 1926; Беляева, 1939а), на о-ве Хорошевском близ Хвалынского (Павлова, 1933) и в устье Камы, близ сел Мысы и Мансурово (Громов, 1935). Надо думать, что к той же фауне относится череп из Мысов, описанный М. В. Павловой под именем *Alces savinus* (Pavlow, 1906, стр. 13 и табл. I, рис. 9). Этот череп интересен тем, что ствол рога у него короче, чем у *Alces latifrons*, но длиннее, чем у современного лося; лопата очень мала, на правом роге практически отсутствует¹. Хотя рога современного лося по форме очень изменчивы (см. Гептнер и др., 1961, рис. 69) и лопата его иногда очень сходна с лопатой лося из Мысов (например, из Уссурийского края; см. там же, рис. 69, 5), но таких длинных стволов у него не бывает, да и лопата все же для него нетипична. Поэтому надо думать, что лось хазарского времени был переходной стадией от *A. latifrons* минделя к *A. alces* вюрма подобно тому, что отмечается на западе для росс-вюрма. Общая конфигурация черепа типично лосиная, носовые кости уже очень короткие. Возможно, что к миндель-рису относятся и кости лося, найденные в морене на Кольском п-ове (Громова, 1947).

В росс-вюрмское время в истории лося в Восточной Европе имеется пробел, как и вообще этот отдел плейстоцена здесь неясен.

О более поздних находках лося мы знаем уже из памятников верхнего палеолита, часть которых, возможно, относится к росс-вюрму, часть, во всяком случае, — к вюрму (мадлен)². Однако остатки лося, как и в Западной Европе, в это время здесь редки: их нет на Украине (см. сводку Корниец, 1962); в стоянках верхнего палеолита разных культурных стадий Воронежской области (Грищенко, 1941; Лазуков, 1957; Громов, 1932), где найдены семь костей только в самой поздней, переходной к азилю стоянке Боршево II; нет его в верхнеориньякской стоянке Гагарино на Дону и в позднеммадленской — Супонево на Десне (Громов, 1926, 1928).

В Крыму лось также не было. Это объяснимо существованием в южной полосе степной зоны — как в росс-вюрме, так и в вюрме (см. гл. III). Напротив, южнее, на Кавказе, лось все время находил себе убежище в непрерывно сохраняющихся здесь лесных участках. Он найден в верхнепалеолитических стоянках в пещерах Ахштырской, Навалишинской, Дэвис-Хврели, Вирхова (Громов, 1948; Громова, 1948; Верещагина, 1959а). Обитал он в это время и западнее — в Среднем Поднестровье (Черныш, 1959) и, как уже отмечалось, в Румынии и Венгрии, где в позднем плейстоцене сохранялись леса. Жил лось во время верхнего палеолита (росс-вюрм?, вюрм) и в горах Южного Урала, в пещерах по р. Юрюзани — Ключевой, Бурановской, Усть-Катавской II и других (Бибииков, 1950), в сопровождении типичных животных хо-

¹ Отросток, сидящий на стволе правого рога вблизи основания, — явная аномалия.

² См. о датировках верхнего палеолита на стр. 20—21.

лодных эпох — волосатого носорога, северного оленя, зубра, песца, иногда — мамонта и многих других. Хотя вместе встречаются и степные элементы — сайга, тушканчики, но по горам, очевидно, сохранились участки леса (преимущественно хвойного)¹. Пещеры эти, по С. Н. Бибиикову, относятся к верхнему палеолиту, «но не к поздним фазам его развития» (стр. 103), видимо, к ориньяку или солютре.

Сопоставление истории лосей в Западной и Восточной Европе показывает следующее.

1. В Западной Европе лось появляется раньше, чем в Восточной, и притом в самых западных районах.

2. В нижнем плейстоцене на западе и востоке господствует *Alces latifrons*: на западе известен с самых низов отдела (гюцца II?), на востоке — с минделя.

3. В промежутке времени от миндель-рисса до вюрма происходит превращение *A. latifrons* в *A. alces* (на западе переходные формы известны с росс-вюрма, на востоке — с миндель-рисса).

4. В вюрме на западе и востоке *A. alces* распространен на широком ареале везде, где только условия ему благоприятствуют, однако везде редок и встречается лишь в единичных экземплярах.

Некоторые неувязки во времени первого появления разных форм объясняются, вероятно, пробелами в знаниях, которые имеют место благодаря редкости и небольшому числу находок. Это не относится к древнейшему плейстоцену, из отложений которого находки млекопитающих в Западной Европе многочисленны; по-видимому, лось действительно обитал в это время лишь на крайнем западе Европы.

Северные олени

В настоящее время наши крупнейшие знатоки копытных (Флеров, 1952; Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961) считают, что все многочисленные описанные формы северных оленей — не более как подвиды, различающиеся по окраске шерсти, величине и пропорциям черепа. Некоторые сокращают число этих подвидов в Старом Свете до четырех (Соколов, 1963). Систематика же американских родов «находится в совершенно хаотическом состоянии» (Флеров, 1952, стр. 246). Что касается рогов, то они настолько изменчивы по величине, степени уплощенности ствола и лопаты, числу и форме глазничных и верхних отростков, что различать по находкам рогов, сравнительно часто встречающихся в ископаемом состоянии, разные формы оленей невозможно². Правильно,

¹ Об этом говорят анализы углей из пещеры Ключевой, произведенные Н. А. Никитиным (Бибииков, 1950).

² Эта изменчивость видна, например, на серии рогов из музеев Сибири и Европейской части СССР, изображенных М. В. Павловой (Pavlow, 1927, табл. I).

по-видимому, лишь то, что лесные олени крупнее тундровых, и рога их в среднем имеют большую склонность к уплощенности ствола и всех отростков. Углубляться в подвидовую систематику в настоящей работе нет ни возможности, ни надобности¹.

Общезвестно (см. указанные выше работы), что северные олени в настоящее время населяют тундру, лесотундру и тайгу; «в полосу смешанных лесов они не выходят» (Гейтнер и др., 1964, стр. 328). Чтобы убедиться в этом, достаточно сравнить южную границу распространения рода *Rangifer* на картах упомянутых авторов с картами современных ботанических зон (Алехин, 1944; Берг, 1938 — по Костину и Покровской, 1953, рис. 37). Тем более нельзя предполагать их обитание в прошлом в широколиственных лесах и сухих степях². При ясно выраженных в строении тела приспособлениях к обитанию в тундре и в болотистых местах тайги (см. Флеров, 1952) нет основания думать, что в прошлом олени обитали в резко отличающихся биотопах.

Все эти соображения существенны для понимания обстановки, а следовательно, в значительной степени и времени обитания северных оленей в плейстоцене (см. табл. 6), поскольку мы теперь в общих чертах знаем плейстоценовые ландшафты и их смену в это время (см. гл. III).

В Западной Европе первые северные олени появляются в миндельское время (в широком смысле). В Зёргель (Soergel, 1941) описал их рога из Зюссенборна (MI), Франкенхаузена (MII) и самых низов Штейнгейма (MII)³. Все эти рога, по Зёргелю, имеют тундровый характер (отсутствие сплюснутости). Рог из Мосбаха того же времени автор считает своеобразным. Рог северного оленя найден также в миндельском местонахождении Борнхаузен (Sickenberg, 1962б). Более поздняя находка *Rangifer* в Мосбахе (часть черепа с рогами), найденная в 1961 г., описана Г. Кальке (Kahlke, 1963б); она происходит, по автору, из самых поздних слоев местонахождения. Кальке относит ее к виду *arcticus* и описывает новый подвид *R. arcticus stadelmanni*. Однако видовое определение неубедительно, не говоря уже о том, что и самый вид *arcticus* недостаточно обоснован. Сам автор указывает, что часть признаков рогов — сжатость («gedrungen»), длинный ледяной отросток — сближает их с лесными формами, и лишь от-

¹ Теория А. Якоби (Jacobi, 1929), основанная на форме рогов, по которой все плейстоценовые формы *Rangifer* Западной Европы — американского типа и принадлежат к виду *arcticus*, недостаточно обоснована. На серии рогов из позднего плейстоцена долины Эмс в Вестфалии имеются типы рогов и *arcticus*, и *tarandus* (Edinger, 1931, рис. 1, 2).

² Возможно, что обитание северных оленей лимитируется присутствием в достаточном количестве лишайников, которые, как полагают многие, составляют зимой — преимущественный, а летом — необходимый в качестве примеси корм северных оленей.

³ Неясно, почему о находке *Rangifer* в Штейнгейме, очевидно в «нижних трогонтериевых слоях», не упоминает К. Адам (Adam, 1954а, б). Не оказалась ли она ошибочной?

сутствие уплощенности ствола указывает на принадлежность к тундровым, но опять-таки неясно, почему это *arcticus*, а не типичный *tarandus* и не *sibiricus* — также тундровые формы¹.

Таким образом, первое значительное похолодание в Западной Европе отмечено первым появлением и овдыбка (см. ниже, стр. 102), и северного оленя. В миндель-рисском потеплении северный олень на западе не отмечен — его нет в средних, антиквусовых, слоях Штейнгейма. Видимо, в это время он отступил на север, но в риссе появляется вновь — в нижних горизонтах Каннштадта (Adam, 1953в), в террасовых отложениях р. Заале (Цейнер, 1963), в Нидерландах (Van der Vlerk, Florschütz, 1953). Снова он исчезает из Центральной Европы в рисс-вюрме — отсутствует в нижних травертинах Таубаха — Эррингсдорфа и в Брентфорде в Англии и вторично появляется при приближении вюрмского оледенения — найден в верхних травертинах Эррингсдорфа (Kahlke, 1958б).

Вюрм может считаться настоящим веком северного оленя. Появляется он уже в мустерских стоянках (ранний вюрм, по датировкам западных авторов), расцвета достигает в ориньяке и солотре и очень обилел в мадрене. Нет ни одной верхнепалеолитической фауны в Западной Европе, откуда бы ни упоминались его остатки. Очень много его костей найдено в ориньякской стоянке в Кремсе на Дунае в Австрии (Abel, 1922); в многочисленных мустерских стоянках Западной и Центральной Европы указывают его А. Дюбуа и Х. Штелин (Dubois et Stehlin, 1933), относятся эти стоянки ко времени наступания вюрмского ледника. Из 24-х верхнеплейстоценовых фаун Центральной Европы А. Неринг (Nehring, 1891) не отмечает его только в трех. Он встречен также во многих вюрмских местонахождениях Англии (Цейнер, 1963); М. Буль (Boule, 1906) приводит карту распространения северного оленя в плейстоцене: ареал его охватывает всю Великобританию и Францию, но не заходит на юге на Балканский п-ов, едва заходит за Пиренеи в Испанию и лишь в самую северную часть Италии, где, по Булю, очень редок — найден только в «Гротах Гримальди» в слоях, относящихся к верхнему плейстоцену.

В ближайших к восточной равнине областях Центральной Европы северный олень в вюрме также неизменно встречается: в ориньякской фауне Ишталошкё в Венгрии (Janossy 1952), в пещерах вюрмского возраста в Добрудже в Румынии, где имеются последовательные наслоения от конца рисс-вюрма до неолита (Samson et Radulescu, 1959; Радулеску, 1962). Здесь различают три толщи дёсса трех вюрмских стадий, и *Rangifer tarandus* найден в остатках культур раннего и развитого мустье и разных стадий верхнего палеолита. Вместе с северным оленем здесь встречены

¹ Г. Кальке не упоминает о признаке А. Якоби, на основании которого названный автор относит плейстоценовых оленей к виду *arcticus*, — о характере изгиба рогов; очевидно, он считает этот признак недиагностичным.

кости овцебыка и песца, а также степных и лесостепных животных — сайги, лошадей, ослов и оленей обыкновенного и большерогого. Такая смесь указывает на характерный для вюрма ландшафт лесотундры-лесостепи (см. гл. III). В позднем вюрме он известен и в Польше (Kowalski, 1959).

Исчезает северный олень из Западной Европы лишь в современную эпоху, постепенно отступая на север и северо-восток, в тундру и тайгу.

В Восточной Европе северный олень отсутствует в отложениях нижнего плейстоцена; возможно, это объясняется плохой изученностью фауны тираспольского гравия, однако то, что там отсутствует также и овцебык, найденный на западе в минделе, наводит на мысль, что обе эти «холодные» формы раньше достигли Западной Европы, чем Восточной.

По-видимому, надежные остатки *Rangifer* появляются в хазарской фауне (конец миндель-рисса — начало рисса), но и то очень редко и, как и остатки лося, преимущественно в северных областях распространения этой фауны: они известны с п-ова Тунгуз близ Сенгиля (Павлова, 1929б). Очень вероятно, что и *Rangifer* из с. Рассолова Костромской области принадлежит к хазарской фауне (Громова, 1935д). К тому же или близкому времени относится и олень из раннемустьерских стоянок Кодак близ Днепропетровска (Пидопличко, 1936) и Выхватинцы в среднем Приднестровье (Зубарева, 1949). В Приднестровье же северные олени найдены после рисса в позднемустьерских (немного), ориньякских, солотрейских и мадленских стоянках в числе сотен и тысяч костей; они составляли здесь, видимо, основной источник пищи человека (Черныш, 1959; Иванова, 1961а). Северные олени отмечаются и во всех стоянках Костенко-Боршевского района Воронежской области от ориньяка до азиля включительно (Громов, 1932; Грищенко, 1941; Лазуков, 1957). Такая же картина наблюдается во всех верхнепалеолитических стоянках бассейна р. Десны, где северный олень найден в большом числе вместе с песцом и мамонтом (сводка у Величко, 1961).

Характерно, что на Кавказе надежные остатки северного оленя неизвестны; единственная находка — боковая метаподия из верхнепалеолитической стоянки Дэвис-Хврели близ Кутаиси, не вполне достоверна (Громова, 1929). Очевидно, пройти туда ему мешали сухие степи юго-востока Русской равнины. Напротив, более западное положение Крыма давало возможность проникнуть туда северному оленю, который встречается в Крыму во всех палеолитических стоянках от мустье до ориньяка включительно (конец рисс-вюрма?, рисс?, вюрм)¹. Очевидно, во время оледенений перигляциальная лесостепь-лесотундра в ее южных фациях простиралась до Крыма, о чем свидетельствует смешанная фауна крымских стоянок (Громова, Громов, 1937).

¹ Об объеме крымского «ориньяка» см. примечание 1 на стр. 90.

В Восточной Европе, как и в Западной, северный олень еще живет в средней полосе в начале голоцена, часто встречаясь в неолите.

Сравнение истории западных и восточных северных оленей показывает следующее.

1. На западе они появились раньше, чем на востоке; возможно, в Восточной Европе их дорисские остатки еще будут найдены.

2. Как и на западе, на востоке они начинают распространяться в риссе и в мустьерских стоянках (наступление вюрма?), особенно же обильны в верхнем палеолите. В этом пункте хорошо выдерживается параллель между обоими районами.

Следует отметить, что обилие северного оленя в верхнепалеолитических стоянках Западной и Восточной Европы от ориньяка до мадлена не вяжется с представлением о рисс-вюрмском возрасте каких-либо из этих культур, когда средняя полоса Восточной Европы и почти вся Западная были покрыты широколиственными лесами (см. гл. III). По-видимому, весь верхний палеолит относится к вюрму с его стадиями.

Овцебыки

Овцебыки (табл. 7) интересны для нас как показатели жизненной обстановки. Общеизвестно, что они живут в настоящее время только на далеком севере Америки и ее островов, в тундрах и даже на нунатаках, окруженных льдами. Морфология скелета плейстоценовых овцебыков, по крайней мере позднеплейстоценовых, настолько близка к морфологии современных, что вряд ли можно думать, что и биология их сильно различалась.

Систематика и синонимия современных и ископаемых овцебыков сложна и запутана (обзор взглядов см. Kretzoi, 1942). Общепризнано сейчас существование в Европе двух родов: *Præovibos* Staudinger и *Ovibos* Blainville, хотя некоторые (Kowarzik, 1912) не признают *Præovibos* самостоятельным родом. В новейшее время Ц. Рызевич (Ryzewicz, 1955) перечисляет ряд признаков черепа, различающих оба рода: у *Præovibos* — иное направление стенок височных ямок, большее выступание в стороны глазниц, меньшее развитие (по занимаемой площади) оснований роговых отростков при большем развитии их в высоту, широкая борода между ними и др. К этим признакам Г. Кальке (Kahlke, 1963a, 1964) прибавляет большую длину и меньшую относительную ширину метаподий, а М. Крецой (Kretzoi, 1942) — отсутствие характерного для *Ovibos* вставания рогового вещества футляров в костное вещество роговых отростков.

Немногочисленные находки *Præovibos* (два слабо различающихся вида) относятся исключительно к эпохе миндельского похолодания: Франкенхаузен в Тюрингии, откуда описан тип рода *Præovibos prisus*, Валкот в Норфольке (Англия) — метонахож-

денне, которое Ф. Цейнер (1963) относит к Бектонским лесным слоям (миндель), Бельшовиц в Польше и некоторые другие¹.

Однако Praeovibos не является предком Ovibos, на что как бы намекает его название: в то же время, а возможно, даже раньше — в минделе I, существовал уже вполне сложившийся Ovibos, остатки которого найдены в Обергюнцбурге и Зюссенборне.

Настоящих поздних евразийских овцебыков долгое время обозначали как *Ovibos moschatus* (Zimm.), однако Рызевич (Ryziewicz, 1955) показал, что они отличаются от современных овцебыков; он сравнивал их с подвидом *O. moschatus wardi* из Восточной Гренландии, краниология которого лучше известна, и нашел по меньшей мере 14 различий в черепе, что считает достаточным для выделения евразийских *Ovibos* в особый вид. Для него он восстанавливает первоначальное название *Ovibos pallantis* Ham.—Smith. К этому виду Рызевич относит всех овцебыков Европы и Азии, исключая представителей *Praeovibos*.

Имя *O. pallantis* в последнее время входит в употребление, иногда в подвидовом ранге — *O. moschatus pallantis* (Kahlke, 1963a).

В Западной Европе после минделя (Обергюнцбург, Зюссенборн) *Ovibos pallantis* отмечается в среднем плейстоцене (Польша, Радотин); в рисское время он найден в Веттине на р. Зале (указание у Цейнера, 1963). Но наибольшее число находок относится к вюрму с его стадиями. В это время он доходил на юг до Дордони во Франции и до Добруджи в Румынии (Samson, Radulesku, 1959), следовательно, примерно до 45° с. ш. Следует, однако, отметить, что он нигде не встречается в большом числе. Например, в Фогельхерде (Вюртемберг) найдена лишь одна кость в мадленских горизонтах (Lehmann, 1954), в более ранних (ашель — ориньяк) его нет; А. Неринг в обзоре 24 позднплейстоценовых фаун Европы (Nehring, 1880) отмечает надежные остатки овцебыков только в трех (Тьеде, Таинген и Ункельштейн) и т. д.

Для интересующих нас целей существенно, что *Ovibos* не остается неизменным от нижнего плейстоцена к верхнему, а эволюционирует, как это показал Г. Кальке (Kahlke, 1963a): метаподии его делаются короче и массивнее (там же, диаграмма на стр. 947)², в чем он приближается к современным овцебыкам, для которых, как известно, характерны наиболее массивные среди парнокопытных метаподии. Очевидно, в этом проявляется постепенное приспособление к условиям существования вблизи ледников.

¹ А. Штелик (Stehlik, 1934) относит зуб из Латинской горы близ Брно к *Praeovibos*, но фауна там смешанная — от раннего до позднего плейстоцена, причем найден всего один зуб, так что определение недостаточно надежно.

² Еще более длинны и тонки они у *Praeovibos*. Не является ли он все же предком рода *Ovibos*?

Artiodactyla II (Bovidae)

Деление плейстоцена	Praeovibos	Ovibos	Leptobos	Bison				Bos primigenius
				schoetensacki	aff. schoetensacki	переходные	priscus	
Верхний	W							
	R-W	?					измельчание	измельчание (?)
Средний	R	?					longicornis	
	M-R					**		
Нижний	M							***
	G-M		?					
	G (II?)							
Древнейший	Переходные				*	*		
	Виллафранк				*	?	?	

— Восточная Европа. * Вид неясен.
 ||| Западная Европа. ** Предположительно.
 |||| Предполагаемое присутствие *** На Кавказе.

Вероятно, признаки постепенной специализации будут найдены и в других частях скелета овцебыков, так что эта группа обещает стать важной для стратиграфии плейстоцена. Раннюю форму Кальке выделил под именем *Ovibos pallantis süssenbornensis*.

В Восточной Европе находки *Præovibos* не отмечались. Настоящий *Ovibos* в нижнем плейстоцене не найден. В среднем плейстоцене единственная находка — это пястная кость овцебыка, извлеченная из отложений интерстадиала (интергляциала?) R1/II в Одинцове близ Москвы (Меннер, 1930). Как мы уже указывали, там же найдены зубы слона, по строению соответствующие более молодому геологическому возрасту. Во всяком случае более позднее появление овцебыка в Восточной Европе, чем в Западной, — факт, требующий объяснения (то же мы отмечали для северного оленя, см. выше). Это особенно примечательно, если учесть, что ледниковые щиты на востоке были значительно обширнее, чем на западе. Группа овцебыков сложилась, очевидно, в Центральной и Восточной Азии, где *Ovibovinae* найдены еще в нижнем плиоцене, так что при распространении *Præovibos* и *Ovibos* в Европу они, казалось бы, должны были оставить свои кости в Сибири и Восточной Европе. Быть может, все дело в отсутствии датировок подавляющего большинства восточноевропейских находок, или же овцебыки сначала перекочевали в Северную Америку и уже вторично, в нижнем плейстоцене, распространились в Европу из Америки западным путем, через североатлантический мост? В последнем случае они пришли в Европу еще не вполне приспособленными к приледниковой обстановке (*Ovibos moschatus süssenbornensis*) и сложились в современный тип только к последнему оледенению (см. Kahlke, 1963a, массивность метаподий), когда и распространились на восточную равнину.

Находки овцебыков в Восточной Европе довольно многочисленны, особенно в северных районах, где он доходил до океана; самая южная его находка — в Воронежской области, около 50° с. ш. Большая часть находок не имеет геологической датировки (обзор и карту распространения см. у Громовой, 1935). Можно считать датированными верхним плейстоценом остатки *Ovibos* со Среднего Урала (Шергина, 1951), встречающиеся в характерном позднем, «холодном» комплексе с мамонтом позднего типа, волосатым носорогом, измельчавшим зубром, песцом, леммингом и др. Несомненно относятся к вюрму остатки из палеолитических стоянок, которые являются самыми поздними и в то же время самыми южными: из стоянки Костенки I в Воронежской области (ориньяк-солютре, по Ефименко) и из Мезинской стоянки близ Новгорода-Северского (ранний мадлен, по Ефименко), где найдено наибольшее число остатков овцебыка из одного места, насколько это известно — 148 костей от 14 животных (Пидопличко, 1935). О двух черепах овцебыка, найденных в вюрмских отложениях у г. Витебска, упоминает И. Н. Салов (1957).

После вюрма, как и на западе, овцебык на Русской равнине более неизвестен, он отступил на восток и на далекий север, где, возможно, сохранился в измельчавшей форме до исторического времени (Верещагин, 19596).

Быки

Из быков (подсем. *Bovinae*) наибольшего внимания заслуживают роды *Leptobos*, *Bison* и *Bos*, которые мы и рассмотрим (см. табл. 7).

Все четвертичные быки Европы представляют собой самостоятельные ветви, не связанные между собой генетически. В разное время они заселяли Европу из Южной Азии, которая, судя по богатству там вымерших форм, была центром образования и расселения группы.

Древнейший бык Европы — это *Leptobos Rüttimeyer*, характерный для виллафранка запада. *Leptobos* — своеобразное крупное полорогое, отличающееся от других быков отсутствием у самок рогов и рядом признаков, из которых многие имеют архаичный характер: далеко выходящие на верхнюю поверхность черепа теменные кости, длинная зароговая часть черепа, относительная брахиодонтность, тонкая эмаль зубов, длинные и стройные кости конечностей, напоминающие конечности некоторых антилоп, и т. д.¹

Leptobos представлен в Западной Европе четырьмя видами, некоторые из них существуют вместе, например в Сенец во Франции виды *etruscus* и *stenometoron*. *Leptobos* отмечен в виллафранкских горизонтах верхнего Валь д'Арно (Caterini, 1925; Viret, 1954) и в некоторых местонахождениях Франции того же возраста: в Перрье, начиная с нижних горизонтов, в Шаньи и Сенец (Bout, 1960; Viret, 1954); найден он и в Венгрии, в Кишланге (Kretzoi, 1954a). На следующем этапе он указан в Тегелене (Schreuder, 1945). Иногда он упоминается и в кромерском межледниковье (гюнц-миндель) — в Аббевиле во Франции (Breuil et Koslowsky, 1931; Цейнер, 1963), но там, по-видимому, имеются, кроме кромерских, и более древние горизонты с *Equus stenorhinus* и *Machairodus*. Указание Ф. Цейнера на присутствие *Leptobos* в Зюссенборне, очевидно, основано на старом ошибочном определении, так как при последней ревизии Г. Кальке его не упоминает (Kahlke, 1960, 1961b). К мицелю он, очевидно, в Европе вымирает.

В Восточной Европе литературных указаний о *Leptobos* нет. Однако со слов В. И. Громовой я знаю, что на Кавказе, на р. Псекупс, притоке Кубани, был найден череп *Leptobos*, который,

¹ Характеристику рода *Leptobos* см. у Г. Пилгрима (Pilgrim, 1939), а также у И. И. Соколова (1953) и у него же в «Основах палеонтологии» (1962, стр. 402), где имеется изображение черепа.

к большому сожалению, утерян во время Великой Отечественной войны. Возраст отложений, в которых он был найден, то же, что Хапров, или очень близкий к нему.

Позже, чем *Leptobos*, появляются в Западной Европе зубры (род *Bison*). Надо отметить, что определение находок быков основывается почти исключительно на частях черепа и роговых стержнях, хорошо отличающихся у зубров и настоящих быков (род *Bos*). Делались попытки найти признаки в отдельных костях посткраниального скелета, различающие оба рода (Hilzheimer, 1909; Schertz, 1936; Lüttchwager, 1950), однако авторы часто не соглашались друг с другом в оценке признаков; например, М. Хильцгеймер утверждает, что метаподии тура тоньше, чем у зубра, а Э. Шерц возражает, утверждая, что он видел очень массивные пястные кости *Bos* и т. д. В. 1949 г. У. Леманн сделал попытку пересмотреть в этом направлении все надежные материалы (кости, относящиеся к определенному черепу) по зубру и туру. Совсем недавняя работа В. И. Бибиковой (1958) сделана на аналогичном материале, но, однако, последний автор во многом не согласен с Леманном; в частности, считает, что метаподии зубра массивнее («хотя это и завуалировано большим размахом изменчивости» — стр. 29), в то время как Леманн считает, что они массивнее у тура¹. Вероятно, разногласия объясняются тем, что авторы имели дело с разными формами того и другого рода — разными по их геологическому возрасту (от нижнего плейстоцена до современности) и с разными географическими подвидами (иногда даже с домашними формами), надежного же в указанном выше смысле материала вообще очень мало. В этой области еще нужно много работать. По-видимому, наиболее диагностичными окажутся метаподии и астрагалы².

Во всяком случае, в виллафранкских отложениях Западной Европы зубры отмечаются очень редко (Viret, 1954; Bout, 1960; Schaub, 1943; Kretzoi, 1954a; Feifar, 1961, и др.). Единственное указание на находку в «верхнем плиоцене» зубра относится к Англии и сделано Р. Оуеном (Owen, 1846), причем упомянуты два совершенно различных типа: с длинными слабо загнутыми и тонкими стержнями и с короткими толстыми загнутыми сильнее. Можно думать, что один из них похож на *B. prisus*, другой — на *B. schoetensacki* (рисунков нет). Более поздние описания их мне неизвестны; исключительность указания требует проверки датировки. Более частые находки появляются в тегеленское время — в Солилаке (Solilhak) и Сен-Пре во Франции (Boule, 1894; Freudenberg, 1914), отмечается он и в Розенштейне (гюцц II? Adam, 1953в). Несомненные зубры найдены в кромерском межледни-

¹ Мой личный опыт заставляет меня согласиться с В. И. Бибиковой.

² Особенно изменчивы, конечно, пропорции костей, зависящие от размеров животного, от пищи, грунта и т. д.

ковье: они отмечены в Мауэре¹ (Soergel, 1912), во Франкенбахе (Adam, 1953в), в Хундсгейме (Freudenberg, 1914), в Форест-Бед (Hopwood, 1951; Цейнер, 1963). На следующем этапе они встречаются в миндельском комплексе — в Мосбахе и Зюссенборне (Kahlke, 1960, 1961б), в пещере «Златый Конь» в Чехословакии (Feifar, 1956) и др.

Раннеплейстоценовые зубры отличаются от более поздних. В 1910 г. В. Фрейденберг первый описал раннего зубра из Мауэра (см. также Freudenberg, 1914) под именем *Bison schoetensacki* и отметил у него по сравнению с более поздними зубрами мелкие размеры и относительно короткие и сильно загнутые роговые стержни. К этим признакам В. Зёргель (Soergel, 1923) прибавил большую массивность стержней относительно их длины (обхват у основания всегда больше длины по прямой). Под тем же именем раннеплейстоценовые зубры большей частью приводятся в списках фаун. Они не были однородны. Все исследователи согласны в том, что типичная форма из Мауэра обладает очень тонкими костями конечностей, особенно метаподиями, не уступая в этом отношении современному *B. bonasus*. Зубр из Мосбаха (по нашим установкам — более поздний) — уже крупнее и массивнее, рога его, по В. Фрейденбергу, длиннее, тоньше и слабее загнуты, чем у мауэровского. По-видимому, *B. schoetensacki* образовал разные подвидовые формы во времени и в пространстве.

После минделя большей частью уже указывается *Bison prisus* Воjanus — более крупный, с более длинными абсолютно и относительно их длины роговыми стержнями, слабо загнутыми лишь на самой верхушке.

Несколько слов следует сказать о типичной форме *B. prisus*. В свое время я выделяла из пяти черепов, описанных впервые под этим именем Кювье, в качестве типа череп с р. Илги, притока р. Лены, и подробно описала его (Громова, 1930). В то время я не учла, что лектотип *B. prisus* уже был выделен раньше М. Хильцгеймером из кювьеровской серии, а именно — череп из Ломбардиш. Этот череп и должен считаться типом *B. prisus*, на что мне было указано в зарубежной литературе. В настоящее время трудно установить, к какой из описанных позже форм, в том числе и восточноевропейских, близок этот череп.

Представления о значении в филогении рода *Bison* вида *schoetensacki* различны. В. Фрейденберг, описавший этот вид, считал его предком всех более поздних зубров, вплоть до современных включительно. Этой точки зрения придерживалась и я (1935б). История рода представлялась мне на первом этапе как увеличение размеров, особенно — удлинение рогов раннеплейстоценового *schoetensacki* и трансформация его в среднеплейстоценового крупного длиннорогого *prisus*; превращение это происходило, вероятно,

¹ О разнотипной оценке возраста Мауэра см. на стр. 18.

не в одном месте ареала. На протяжении позднего плейстоцена происходило вторичное измельчение *B. priscus*, по-видимому, под влиянием ландшафтно-климатических изменений, и превращение его в разных местах в короткорогие формы, вплоть до максимального измельчения у современного *B. bonasus*. Отсутствие абсолютных различий между формами *schoetensacki* и *priscus* и предполагаемая постепенность описанных изменений побудили меня отнести всех плейстоценовых зубров к одному виду *B. priscus* с разными подвидами и лишь совсем мелких современных и близких к ним по времени мелких ископаемых выделить в вид *B. bonasus*.

Эта точка зрения и сейчас кажется мне рациональной с той разницей, что, пока не выяснено точно место и время происхождения *priscus* из *schoetensacki* и, учитывая полиморфность того и другого, лучше считать их разными видами, образовавшими подвиды.

Более распространена другая точка зрения — дифилетическая теория, предложенная М. Хильцхеймером (Hilzheimer, 1918), по которой в Европе с самого начала плейстоцена существовали две независимые линии развития рода *Bison*: одна, ведущая от *B. schoetensacki* к *B. bonasus*, и другая — линия *B. priscus*, не пережившая плейстоцена. Этой теории держится и В. Зёргель (Soergel, 1923), который даже не считает раннеплейстоценового зубра особым видом, относя его к *B. bonasus*. Нужно сказать, что, помимо других оснований, трудно представить себе обитание по соседству, иногда даже в одно время и в одном месте (см. ниже) двух видов животного, так легко образующего межвидовые (зубробизоны) и межродовые (зубро-бизоно-быки) гибриды, что хорошо известно из опытов гибридизации в Аскания-Нова. Скрещивание должно было бы нивелировать их «видовые» различия.

После минделя в антиквусовых слоях Штейнгейма (миндель-рисс) указываются (Adam, 1954a, б) оба вида — *B. priscus* и *B. schoetensacki*; но скорее можно думать, что здесь имеется одна форма, изменяющаяся в направлении более поздних типичных *B. priscus*, с промежуточным характером средних величин признаков этих двух видов. Следовательно, если принять высказанную здесь точку зрения на эволюцию рода *Bison*, следует предполагать в миндель-риссе процесс возрастания размеров и удлинения рогов у мелких раннеплейстоценовых зубров. Это делается еще вероятнее, если учесть, что следующий этап эволюции мы застаем в риссе: в верхних слоях Штейнгейма, покрывающих антиквусовую толщу, в нижней их части («галечники *trogontherii-primigenius*», по Адаму) найдено около десяти частей черепа и роговых стержней очень крупного длиннорогого зубра, описанного М. Хильцхеймером (Hilzheimer, 1909, 1918) под именем *B. priscus fraasi*. Основания для высказанной выше датировки у меня следующие: Хильцхеймер пишет, что остатки *B. priscus fraasi* най-

дены вместе с типом *Elephas primigenius fraasi* Dietr. (см. выше, стр. 37), а Адам сообщает об огромных скоплениях костей *Bison priscus* в нижних частях «галечников *trogontherii-primigenius*»; в нижних, антиквусовых слоях (миндель-рисс) остатков *B. priscus* очень немного (Adam, 1954a, стр. 135—136 и рис. 3); там же, как отмечено выше, указан «*B. schoetensacki*». Таким образом, к риссу образование настоящего *Bison priscus* можно, по-видимому, считать законченным.

В верхнем плейстоцене указания на находки зубров чрезвычайно многочисленны как в палеолитических стоянках, так и без остатков человеческих культур. Они указываются в большом количестве в Центральной Европе. Редкие находки есть и в Италии до крайнего юга включительно; здесь он встречается гораздо реже, чем *Bos primigenius* (Vaufrey, 1928).

Надо заметить, однако, что определения большей частью основываются на костях посткраниального скелета, что, как мы уже замечали, не вполне надежно. Указывается из этого отдела плейстоцена зубр обычно под именем *Bison priscus*. Некоторые попытки выделить по единичным стержням и частям черепа разные формы не заслуживают особого внимания ввиду крайней изменчивости этих элементов у зубров (см. Громова, 1935б, в).

По-видимому, на протяжении позднего плейстоцена происходило (если придерживаться нашей точки зрения, см. выше) измельчение *Bison priscus*, которое, однако, протекало с колебаниями. В стоянке Валлертгейм в Швейцарии в мустьерской культуре Е. Шерц (Schertz, 1936) указывает оба вида — *B. priscus* и *B. schoetensacki* (на основании метаподий). Так же, как мы предполагали в аналогичном случае для миндель-рисса Штейнгейма, мы склонны видеть в Валлертгейме одну форму — стадию измельчения *B. priscus*. Более мелкого зубра, чем *B. priscus*, указывает К. Ширмейзен (Schirmeisen, 1927) с Латинской горы близ Брно (бывший Брюни). Мелкие зубры указываются для рисс-вюрмских отложений: в нижних травертинах Таубаха — Эрингсдорфа, Фебена, Бургтонна; из Фебена Хильцхеймер (Hilzheimer, 1918) описал особую форму мелкого зубра *B. bonasus mediator*, близкую по величине к *B. schoetensacki*, но более крупную, чем современный *B. bonasus* — видимо, также стадия измельчения. Как и в Мауэре, в рисс-вюрме мелкий зубр жил в лесной обстановке — там же найдены лось, бобр, древний слон, носорог Мерка. В эпохи похолодания крупный зубр обитал в приледниковых тундро-степях с мамонтом, волосатым носорогом, северным оленем, иногда — овцебыком. По-видимому, лесной ландшафт и теплый климат способствовали развитию мелких форм, открытый ландшафт и холод — крупных. Еще в вюрме III иногда встречаются очень крупные зубры (Риксдорфф). После отступления льда зубр, очевидно, мельчает, постепенно превращаясь в *B. bonasus*; в раннем голоцене он еще крупнее, чем в современную эпоху (*Bison bonasus major*; Hilzheimer, 1918).

Итак, история зубров в Западной Европе в самых общих чертах предположительно такова.

Проникнув сюда в конце древнейшего плейстоцена (из Азии), он до мицельской эпохи (в широком смысле слова) включительно представлен мелкими, потом — более крупными короткорогими формами; в мицель-риссе он увеличивается в размерах и удлиняет рога; особенно больших размеров достигает в риссе (RI?), после чего снова мельчает; более мелкие формы он развивает в эпохи потеплений. Крайняя стадия измельчания — современный *Bison bonasus*.

В Восточной Европе род *Bison*, видимо, появился раньше, чем в Западной, а именно — в виллафранке¹. Н. И. Бурчак-Абрамович (1949) описывает роговой стержень зубра из с. Кушчи близ Баку, найденный в аншеронских отложениях. Судя по размерам, этот стержень абсолютно тоньше и короче, чем у *B. schoetensacki* Западной Европы и у тираспольского *B. aff. schoetensacki* (о нем ниже), но относительно массивен, как и у них. При этом он отличается более слабым загибом. Показатели его: длина по кривизне 290 мм, обхват основания около 225 мм, индекс массивности 77,6, загиба — 85,5 (ср. Громова, 1935б, табл. 4 и здесь, ниже). Правда, рог принадлежит еще не вполне взрослому животному (пористость, почти полное отсутствие борозд), но все же он, очевидно, меньше, чем рога ранних зубров запада и Тирасполя. Возможно, это объясняется тем, что сиваликский *B. sivalensis*, вероятный предок европейских зубров, также очень мелок. Какого-то раннего зубра упоминает Н. К. Верещагин (1959а, стр. 71) из аншеронских отложений, обнажающихся к западу от Баку.

Того же возраста отмеченные В. А. Топачевским (1957) зубры из с. Каиры (Херсонская область) и из Ногайска (Запорожская область) и указанный Л. И. Алексеевой (1961б) стержень бизона, более короткорогого, чем *schoetensacki*, из с. Долинского (УССР). Возможно, что и обломки стержней из Цимбала на Таманском п-ове (Верещагин, 1957) относятся к виллафранку (с *Ancus arvernensis*; Дуброво, 1963в); отмечены очень мелкие размеры (обхват основания 260—285 мм, индекс массивности 75,4). Относятся ли эти древнейшие зубры к той же форме, что типичный *B. schoetensacki* (Мауэр), неясно.

Надежный раннеплейстоценовый зубр найден в тираспольском гравии (Pavlov, 1906, стр. 55 и табл. V, фиг. 1; Павлова, 1925, стр. 23). Этот зубр был отнесен В. Фрейденбергом (Freudenberg, 1914) к виду *schoetensacki*. При просмотре мпой черепов из Тирасполя² оказалось, по размерам они находятся в пределах позднеплейстоценовых зубров Восточной Европы, объединенных мной под именем *B. aff. deminutus*; в тех же пределах лежит абсолютная

¹ О зубрах, описанных Р. Оуеном, см. выше.

² В музее Московского геологоразведочного института и в Зоологическом музее УССР в Киеве (в 1937 г.).

и относительная длина роговых стержней и степень их массивности: анатомическая мозговая ось 275 мм (1 особь), длина стержней по кривизне 305—350 мм (3 экз.), в процентах длины 67,8—84,3 (ср. те же цифры у группы *deminutus*, Громова, 1935б, табл. 4). Принципиальных отличий от позднеплейстоценовых зубров в этих признаках, указываемых как основные для вида *schoetensacki*, у тираспольского зубра нет. Быть может, несколько сильнее загиб стержней (индекс 67,3—75,2; 4 экз.); у более поздних загиб меньше, исключая длиннорогих *B. priscus longicornis* (см. ту же таблицу). Тираспольский зубр, по моим наблюдениям, имеет очень массивные кости конечностей, в частности метаподии. Этим, а также более длинными менее массивными и сильнее загнутыми роговыми стержнями он отличается от типичного *schoetensacki* из Мауэра, с которым его и нельзя отождествить, а обозначать лишь как *B. aff. schoetensacki*. Он ближе к зубру из Мосбаха, у которого отмечаются те же черты. По возрасту тираспольский гравий также ближе к среднему Мосбаху (мицель); возможно, что в обоих этих местонахождениях имеется переходная стадия от *schoetensacki* к *priscus*. Очень возможно, что близок к ним и череп, упоминаемый В. И. Громовым (1948, стр. 56), найденный А. Д. Колбутовым во II надпойменной террасе р. Псекупс, притока р. Кубани. Этот разбитый череп, по В. И. Грому, имел короткие массивные роговые стержни; Колбутов определяет его возраст как мицельский или домицельский, т. е. однозначный с тираспольским. К тому же времени можно отнести остатки зубра, найденные в III надпойменной террасе на Урале (Шергина, 1951) в комплексе, близком к фауне тираспольского гравия; автор обозначает его как *B. aff. schoetensacki*.

Состав зубров мицель-рисского межледниковья неизвестен, хотя обилие их в это время на Русской равнине несомненно. Об этом свидетельствует, например, большое скопление костей *Bison* в раннемустьерской стоянке Кодак близ Днепропетровска (Пидопличко, 1936; Корниець, 1962).

Лучше изучены зубры хазарского времени (конец мицель-рисса, первая часть рисса); с Нижней Волги удалось изучить целую серию частей черепа и стержней этого возраста и установить размах изменчивости этих элементов. Эти крупные длиннорогие зубры, названные мной *B. priscus longicornis* (1935б, в), несомненно, представляют собой особую стадию в развитии рода *Bison*. Они очень близки к *B. priscus fraasi Hilzheimer* (сравнение в указ. работе, см. также выше, стр. 108), найденному также в рисских (RI?) отложениях в Штейнгейме. Первая часть рисса, несомненно, была временем расцвета рода *Bison* как по его гигантизму в это время, так и по обилию костей в волжских местонахождениях. Тот же зубр найден в хазарской фауне в Мысах в устье Камы. В других хазарских местонахождениях зубр обилие, но форма его не указывалась. Крупные длиннорогие зубры встречены во многих местах

Русской равнины (обзор у Громовой, 1935б, табл. 1); находки не датированы.

В более позднее время, как и для других животных, мы не в силах отделить росс-вюрмские находки от вюрмских. По-видимому, как и на западе, после ресса зубр мельчает и рога его укорачиваются. Недатированные более мелкие, чем *longicornis*, находки в разных местах мы объединяем под именем *B. aff. deminutus*. Во всяком случае, в стоянках среднего и верхнего палеолита зубр встречается часто и всегда обильнее, чем тур (см. ниже, стр. 116). Очень много его костей найдено в позднемустьерской стоянке Ильской на Северном Кавказе (Громова, 1932б, 1937) (в меньшем количестве — в воронежских стоянках (Громов, 1932; Грищенко, 1941) и в украинских (Корниец, 1962)). В Приднестровье он присутствует в стоянках от мустье до азиля (Черныш, 1959). Установлен он и в пещерах Южного Урала, предположительно с ориньяк-олутерейской культурой (Бибилов, 1950); много зубров и в вюрмских отложениях Польши (Kowalski, 1959).

В Крыму найдено довольно много костей быков в стоянках от мустье до верхнего палеолита (Громова и Громов, 1937; Векилова, 1957); к сожалению, среди них нет надежно определимых остатков. По причине редкости в это время находок тура можно предполагать в них остатки зубра.

На Кавказе, после указанных редких находок древнейшего плейстоцена, имеется пробел в знаниях о зубрах среднего плейстоцена; неизвестно здесь и крупных *longicornis*. Мы не встречаем зубров и в Бинагадинском кладбище (Бурчак-Абрамович и Джафаров, 1955). В ряде палеолитических стоянок Западного Кавказа они также отсутствуют (Громова, 1948), но имеются в верхнем палеолите пещер Сакажия, или Вирхова, близ Кутаиси, и Мгвимеви, Чиатурского р-на (Верещагин, 1959а, стр. 115—119). Судя по изображению рога из Сакажии (там же рис. 53, 25), там обитал зубр с короткими и массивными рогами, что мы отмечали и для верхнего плейстоцена Русской равнины; о его измельчании говорит и Н. К. Верещагин (там же, стр. 448). Более поздние находки зубра на Кавказе относятся уже к голоцену и принадлежат современному *Bison bonasus*. Изложенное допускает следующие параллели в истории зубров в Восточной и Западной Европе.

1. Древнейшие зубры (виплафранк на востоке, тегелен и кроме на западе) отличаются очень мелкими размерами и небольшими массивными относительно их длины рогами; метаподии тонкие (у восточных — неизвестно). Возможно, что все эти находки принадлежат *Bison schoetensacki*.

2. В мицене зубры на востоке и на западе делаются крупнее, рога относительно несколько тоньше и сильнее загнуты; метаподии очень массивны. Этот зубр — *Bison aff. schoetensacki*.

3. В рессе, а может быть, уже в конце мицен-ресса, наблюдается расцвет рода: в Западной и Восточной Европе в изобилии

живут очень крупные формы с максимально для рода длинными тонкими слабо загнутыми рогами (*B. priscus fraasi*, *B. priscus longicornis*).

4. В позднем плейстоцене зубры широко распространены в различных ландшафтных зонах; постепенно мельчают и у них укорачиваются рога; для Западной Европы мельчанье особенно заметно в межледниковые эпохи.

5. К голоцену зубры везде превращаются в мелкого тонкорогого *Bison bonasus*.

Позже всего появились в Европе настоящие или первобытные быки, туры нашего народного эпоса, род *Bos*.

В Западной Европе тур появляется раньше всего в мицен-ресских отложениях Штейнгейма на р. Мурр и Шёнбека на р. Эльба (Leithner, 1927; Lehmann, 1949; Adam, 1954а, б), где в том и другом пункте (а также в Клектоне) найдено по несколько (3—6) частей черепа со стержнями (Цейнер, 1963). О. Лейтнер предполагал, что примерно к этому же времени относятся итальянские находки: череп из Сиены, описанный как *Bos trochoceros* (Meyer, 1885) и *Bos primigenius italiae* Pohligh (см. Caterini, 1925), которые геологически не датированы. По мнению О. Лейтнера, все эти черепа отличаются от более поздних более крупными размерами, особенно огромными широко раскинутыми в стороны рогами, довольно далеко заходящими назад за линию затылка и лишь далеко от основания загибающимся вперед; все это было поводом для О. Лейтнера объединить этих туров («дилювиальных»), по его терминологии, а фактически — среднеплейстоценовых) в вид *Bos trochoceros* Meyer, как ранее других описанный, а остальных, «аллювиальных», считать видом *Bos primigenius Vojanus*. Такое же разделение было в свое время принято и нами. Однако исследования У. Леманна (Lehmann, 1949) убедили его, что черепа итальянских туров не обладают основным признаком штейнгеймских — характерной формой рогов; к тому же их геологический возраст неизвестен; вернее всего, это туры, сходные с поздними среднеевропейскими *Bos primigenius*.

Кроме указанных выше признаков мицен-ресских туров, названный автор упоминает более, чем у поздних форм, сплюснутый поперечник основания стержней и ряд черт в строении костей конечностей, в частности их большую тонкость и длину, уклоняющихся к зубру. Последнее Лейман считает отголоском общего происхождения обоих родов; лишь в дальнейшей эволюции *Bos primigenius* выработал характерные для него черты, между прочим большую массивность конечностей (о сомнениях по поводу этого признака см. выше, стр. 106). Всех туров Европы Леманн объединяет в один вид *B. primigenius*, допуская, что среднеплейстоценовый может считаться лишь особым подвидом. Поскольку трансформация туров от среднего плейстоцена к верхнему происходила, по-видимому, постепенно и границу между ними, возможно, и

нельзя будет провести, следует на настоящем уровне знаний принять точку зрения Леманна.

Из отложений моложе среднего плейстоцена *B. primigenius* найден во многих пунктах Европы. Надо отметить, что этот вид чрезвычайно изменчив в размерах, форме и направлении рогов и в строении частей черепа, коррелятивно связанных с рогами¹. Благодаря этому и описывались разные его формы, так как серий черепов почти нигде не было найдено. Изменчивость рода *Bos*, очевидно, связана с различными условиями обитания. По этому поводу следует вспомнить слова превосходного знатока домашних животных, покойного проф. Александра Александровича Браунера, который сообщает (1928, 1933), что в Киевской губернии «на наших глазах» за 30 лет из типа *primigenius* (домашнего) образовался под влиянием неблагоприятных условий, преимущественно кормовых, тип *brachyceros* со всеми его краниологическими признаками. Нет ничего удивительного, что на протяжении плейстоцена с его разнообразными природными условиями первобытный бык принимал различный облик. Вообще говоря, *Bos primigenius*, судя по тому, что известно о его поздних представителях и о сопровождающей фауне, обитал в лесных и лесостепных условиях, избегая тайги и тундры (Громова, 1931). Частые находки его в торфяных болотах свидетельствуют о том, что он не чуждался и болотистых местностей. В Западной Европе он нередко встречается с полярной фауной — мамонтом, волосатым носорогом и даже песцом, а иногда — с древним слоном и носорогом Мерка; часто — с оленями разного рода. Таким образом, диапазон различий его биотопов очень большой, что, видимо, и обуславливало его большую изменчивость.

После миндель-рисса он известен из рисс-вюрмских отложений; найден в верхних и нижних травертинах Таубаха и Эрингсдорфа, в Бургтонне близ Готы (Lehmann, 1949), в Брентфорде в Англии (Цейнер, 1963). В это время он мельчает, хотя не так сильно, как позднее, но уже приобретает характерные для позднего тура строение рогов и признаки костей конечностей. Очень обилел он в вюрмских местонахождениях Центральной Европы (Nehring, 1880; Lehmann, 1949, и др.). Встречен он также во многих мустьерских стоянках Италии (Vaufrey, 1928). Перечислить все европейские позднплейстоценовые местонахождения нет возможности. В это время несомненно его значительное измельчение. А. Неринг (Nehring, 1889), перечисляя его многочисленные находки, пишет, что разнообразие их размеров заполняет промежуток от самых крупных экземпляров до не крупных домашних пород. Мелкого быка («*Bos taurus brachyceros*») упоминает также О. Зикенберг (Sickenberg, 1933) в Тейфельслоке близ Эггенбурга, где этот вид найден вместе с полярной фауной, включая лемминга.

¹ Об этой изменчивости см. у В. И. Громовой (1931) и у О. Лейтнера (Leithner, 1927).

Неоднократно в Западной Европе описывались так называемые карликовые туры — *Bos longifrons* Owen., *Bos minutus* Malsburg, *Bos brachyceros europaeus* Adametz. Длина стержня *Bos minutus* (по кривизне) всего 25—38 см. Эти туры плейстоценовые; по крайней мере, это несомненно для *B. minutus*, который найден вместе с мамонтом и волосатым носорогом. Для этого вида его размеры — не индивидуальное отклонение, так как близ Антверпена найдены вместе три однородных остатка.

По всей вероятности, большая часть случаев измельчения — результат обитания в полосе, недалекой от ледника.

В Восточной Европе документация по туру скудна¹. Возможно, что самая ранняя находка — это череп «*Bos conf. primigenius*» с берега р. Алазани в Азербайджане, найденный «в суглинке бакинского яруса или непосредственно выше» (Бурчак-Абрамович, 1964, стр. 32)². На равнине почти нет геологически датированных находок. Немногие очень крупные остатки, которые мне пришлось видеть в музеях Ленинграда (Громова, 1931, стр. 326—328) и в которых по аналогии с западными находками можно было бы предположить среднплейстоценовых туров, или вообще не имеют указаний на происхождение, или (в Геологическом музее АН) — лишь указание на место — Средний Урал. Возможно, что *Bos primigenius* присутствует в раннемустьерской стоянке Кодак (близ Днепропетровска), где, кроме большого числа остатков *Bison*, отмечены кости *Bos* sp.?, но частей черепа среди них нет, а остальные кости, как уже указывалось, трудно различимы, особенно если принять во внимание замечание У. Леманна, что кости ранних представителей этих родов более сходны, чем более поздних.

И. Г. Пидопличко (1955) указывает четыре кости *Bos primigenius* из грота Чертков Тернопольской области, но неясно, на основании каких остатков сделано определение. Возраст, по автору, «ранний гомицен» (вероятно, миндель).

Самая ранняя, надежно датированная находка тура на Русской равнине происходит из касожских, или сингильских, слоев на Нижней Волге, у с. Никольское (устное сообщение В. И. Громовой), где найден роговой стержень тура; эти слои относят к миндель-риссу. Несколько моложе роговой стержень с п-ова Туингуз на Средней Волге, в одном из классических местонахождений хазарской фауны (конец миндель-рисса — начало рисса); упоминается Е. И. Беляевой (1939а). Находка стержня *Bos* известна также из касожских слоев с Нижней Волги (Громова, 1932а, стр. 101), но форма его своеобразна, не сходна с формой стержня *Bos primigenius* (тонкость, слабая изогнутость), что заставило меня выде-

¹ Мы не касаемся здесь очень интересного, но значительно более раннего быка — *Urmibos azerbaijanicus* из мио-плиоцена северного Ирана (Бурчак-Абрамович, 1950).

² Еще не описан.

лить его в особый вид *Bos volgensis*. Большое число костей посткраниального скелета из тех же сборов осталось неопределенным.

Таким образом, если не считать упомянутого черепа с р. Алзани, первые надежные остатки *Bos primigenius*, как и в Западной Европе, относятся к миндель-рисскому времени.

Остальные известные мне части черепа тура, судя по их крупным размерам, — более поздние; они или неизвестного происхождения, или вытасканы из рек в разных местах Русской равнины. Характерно, что *Bos primigenius*, в противоположность роду *Bison*, очень редко отмечается в палеолитических стоянках: он не найден ни в стоянках Украины (Корниець, 1962), ни в многочисленных воронежских стоянках (Громов, 1932), ни в солютрейских пещерах Южного Урала (р. Юрюзань), откуда мною и В. Е. Карачаровским была определена богатая фауна (Бибииков, 1950). Возможно, что остатки тура присутствуют в группе костей, обозначенных как *Bos sp.*? Не найден он и в Крыму. Мне известно только указание на него в очень небольшом числе костей из стоянки Молодова V из солютрейских и позднемладненских слоев (Черныш, 1959). Отметим, что рядом по соседству, в Румынии, *Bos primigenius* найден в вюрме, где он появляется в более теплые стадии и отступает (на юг?) в холодные (Радулеску, 1962). Находки эти не связаны с культурными остатками.

Чем объяснить почти полное отсутствие остатков черепа тура в палеолитических стоянках при частой их встречаемости в музеех? Возможно, что причина лежит в каких-то затруднительных для того времени условиях охоты на это животное.

Напротив, в неолите и позже *Bos primigenius* был широко распространен на Русской равнине. В сводке В. И. Бибиикова (1963) об остатках костей из разных памятников на Украине он отмечен в многочисленных стоянках неолита, энеолита и бронзы¹.

На Кавказе находки тура в плейстоцене редки. Если правы ученые, датирующие знаменитое местонахождение Бинагады на Апшеронском п-ове миндель-риссом (см. стр. 20), то можно считать, что и здесь тур появляется в указанное время, как в Западной Европе и на Русской равнине. Здесь он известен, как и многие животные Бинагадов, в виде своеобразной формы, а именно — *Bos mastan-zadei* (Бурчак-Абрамович, 1952). Эта форма отличается от *Bos primigenius* очень узкими пропорциями всего черепа, его относительно удлиненной лицевой частью, особенно диастемой, и топкими стройными костями конечностей с некоторыми отличными деталями строения. Автор сближает ее с индийским *Bos namadicus*. Несколько более молодые остатки, уже настоящего *Bos primigenius*, найдены в окрестностях с. Дыга (Кирмаки), в 4 км от Бинагадов (Бурчак-Абрамович, 1964).

Вероятно, к среднему отделу плейстоцена относится часть че-

¹ Сводку исторических свидетельств о туре см. у С. В. Кирикова (1952, 1953).

репа *Bos primigenius* очень крупных размеров и с сильно сплюснутыми роговыми стержнями (индекс поперечников у основания — 70), найденная вблизи Еревана, с. Эджи-Эйлас (Авакян, 1946). Автор, ссылаясь на К. Н. Паффенгольца, считает возраст черепа рисс-вюрмским, но размеры его позволяют усомниться в этом¹. Очень крупная часть черепа найдена также в окрестностях г. Ленинакана (Бурчак-Абрамович, 1951) и более мелкая и, вероятно, более поздняя — также вблизи Ленинакана (Громова, 1931). Обе последние находки не датированы.

В Восточной Европе, как и в Западной, известны случаи значительного измельчания туров. Мне пришлось видеть мелкие роговые стержни тура из Ладужской раннеолитической стоянки — с крайней северной границы распространения *Bos primigenius* (см. Громова, 1931, карта распространения, и Громова, 1935б, прим. к стр. 191). «Карликового» тура описал С. К. Даль (1950) с крайней южной точки распространения *B. primigenius* в Восточной Европе — со дна оз. Севан в Армении; к сожалению, возраст его неизвестен. Череп этого тура, конечно, очень мелок, однако все же крупнее, чем самые малые «карлики» Западной Европы (см. сопоставление измерений у Даля, а также табл. измерений у Громовой, 1931). Наш обзор показывает, что данных для сопоставления истории *Bos primigenius* в Восточной и Западной Европе пока немного. Все же можно отметить следующее.

1. Возможно, что на востоке он появляется раньше, чем на западе (миндель?).

2. Широкое расселение его и там, и здесь имеет место в миндель-рисское время.

3. Очень вероятно его мельчание в позднем плейстоцене.

4. Имеются случаи сильного измельчания (по крайней мере, некоторые из них в Восточной Европе относятся к голоцену).

Более раннее появление его на востоке можно объяснить большей близостью к центру образования и развития группы быков (Индия). Недаром древнейший бык (*Urmiaabos*) появляется на востоке в миоплицене (Бурчак-Абрамович, 1950) — в то время, когда в Западной Европе еще не было никаких быков.

CARNIVORA (ХИЩНЫЕ)²

Медведи

Группа медведей представляет интерес для наших целей, так как среди них на территории Европы прослеживается постепенное изменение во времени (табл. 8). При этом, как всегда в таких слу-

¹ Н. К. Верещагин (1959а, стр. 380) считает эйласскую находку среднеплейстоценовой.

² Из хищных мы остановимся только на медведях.

Деления плейстоцена		U. etruscus	Группа U. deningeri	U. spelaeus	U. arctos
Верхний	W				aff. priscus? priscus
	R — W	 ?	***) rossicus	
Средний	R				?
	M — R				
Нижний	M				
	G — M;	**)			
	G (II?)				
Древнейший	Переходный				
	Виллафранк	*)			

————— Восточная Европа. *) Только в Одесских пещерах.
 ===== Западная Европа. **) Вид неизвестен.
 - - - - - Предполагаемое присутствие ***) Возраст неясен.

чаях, возникают затруднения с проведением границ между предшествующими и последующими формами. В данном случае затруднения усугубляются: 1) сильной индивидуальной и географической изменчивостью медведей, что проявляется и у современного *Ursus arctos*; 2) огромными скоплениями в плейстоцене костей, что увеличивает размах изменчивости признаков и создает трансгрессию их у близких форм; 3) значительными половыми различиями. Все это вело к выделению значительного числа трудно разграничиваемых видов и подвидов. Для нас нет надобности останавливаться на них; мы попытаемся набросать лишь общую картину истории рода *Ursus* в Европе.

Общий ход изменений рисуется следующим образом: *U. etruscus* (= *U. arvernensis*?) древнейшего плейстоцена обладал еще чертами, сравнительно архаичными для всей группы: более, чем у поздних форм, развитыми плотоядными признаками в зубах, полным числом премоляров, более крупными хищническими зубами (P^4 и M_1) и менее крупными и усложненными бугорчатыми растительноядными молярами; узким и низким черепом с прямым профилем лобно-носового отдела. Этот вид в нижнем плейстоцене претерпевает изменение, образуя две ветви: к остающемуся всеядным бурому медведю (*Ursus arctos*) и к растительноядному пещерному (*Ursus spelaeus*). Первая ветвь проходит сравнительно небольшую трансформацию, вторая — достигает значительной специализации. Существуют два взгляда на пути этих изменений. По одному взгляду, *U. etruscus* уже в нижнем плейстоцене образовал ветвь *arctos* непосредственно, а ветвь *spelaeus* — через промежуточную стадию (*U. deningeri* Reichenau); последняя только в среднем плейстоцене развилась во вполне выраженного *U. spelaeus*. По другой теории, только нижнеплейстоценовый *U. deningeri* — потомок *U. etruscus* — дал обе упомянутые ветви. Первый взгляд кажется более правильным, так как нижнеплейстоценовый *U. deningeri* уже обладал многими спелеоидными чертами¹.

Во всяком случае, уже в среднем плейстоцене в Европе имеются два ясно разграниченных вида: всеядный *U. arctos*, унаследовавший от *U. etruscus* общую форму черепа и слабо измененную зубную систему, и растительноядный *U. spelaeus* с гипертрофированной бугорчатой растительноядной частью зубного ряда и редуцированной плотоядной, с высоким черепом со вздутой лобной частью и вогнутым профилем, с массивными скуловыми дугами и мощным сагиттальным гребнем, с сильно удлинненными передними конечностями по сравнению с задними². Признаки настолько резко отличают пещерного медведя от бурого, что его нередко выде-

¹ Э. Тениус (Thenius, 1960) в своей сводной работе на одном из рисунков (35) иллюстрирует первую из этих теорий, на другом (34) — вторую.

² Несомненные отличия существуют и в других элементах скелета (см. Бируля, 1930; Dubois et Stehlin, 1933).

ляют в особый подрод *Spelaearctos*. По нашему мнению, он заслуживает даже выделения в особый род, если применять критерий степени различия, принятый в систематике современных млекопитающих.

История медведей в Западной Европе представляется следующим образом.

Древнейший четвертичный медведь (*U. etruscus* Cuvier) слабо отличался от верхнеплиоценового (среднеплиоценового, по прежним членениям) — *U. arvernensis* Gr. et Job.; многие считают их одним видом. *U. etruscus* распространен во всех виллафранкских местонахождениях Франции и Италии (Viret, 1954; Bout, 1960), при этом, по П. Бу, не только в верхних, виллафранкских, отложениях верхнего Валь д'Арно, но и в нижних, вместе с тапиром (см. стр. 59). Напротив, в Перрье во Франции П. Бу упоминает в нижних горизонтах (нижний виллафранк его деления) *U. arvernensis*, в верхних — *U. etruscus*. Последний указывается и в виллафранке Венгрии (Kretzoi, 1954a) и в Польше (Kowalski, 1959, стр. 243) без указания возраста.

Сохраняется этрусский медведь и на следующем, переходном, этапе древнейшего плейстоцена — в Тегелене и Сенез (Schaub, 1943; Schreuder, 1935, 1945; Viret, 1954).

В гюнц-минделе у *U. etruscus* начинают проявляться спелеонидные черты. В Мауэре В. Зёргель (Soergel, 1923) указывает и *U. arvernensis* (= *U. etruscus*? В. Г.) и *U. deningeri* v. Reich. — форму, переходную к *U. spelaeus*. В Форест-Бед приводятся *U. savini* («родственный виду *deningeri*» — Цейнер, 1963), *U. cf. spelaeus* и *U. sp?* (*arvernensis*?).

Очевидно, все это — варианты одной формы, переходной к *U. spelaeus*. Из Франкенбаха того же возраста К. Адам (Adam, 1953b) также упоминает *U. cf. deningeri*. К тому же или несколько более раннему времени относится почти полный скелет со смешанными признаками из Хундсгейма в Австрии, описанный К. Эренбергом (Ehrenberg, 1933). Такие формы промежуточного характера, притом с различными комбинациями спелеонидных и арктоидных признаков, авторы обозначают различно: как подвиды *arctos* или *spelaeus*, как самостоятельные виды и пр. Правильнее было бы называть их формами, относящимися к кругу форм или к группе *U. deningeri*.

По-видимому, еще яснее оформляется эта переходная стадия в миндельское время (главные горизонты Мосбаха), откуда В. Рейхенау (Reichenaу, 1904) впервые описал вид *U. deningeri* со смешанными признаками *U. arctos* и *U. spelaeus*¹. Тот же медведь найден в Зюссенборне; В. Зёргель (Soergel, 1926) описал его отсюда как особый вид *U. süssenbornensis*, но более поздние авторы согласно относят его к мосбахскому виду (Kahlke, 1960, 1961b). Из миндельских отложений пещеры «Златый Конь» в Чехословакии

¹ Ранее упоминался, как тот или другой из этих видов.

описывает *U. deningeri* и О. Фейфар (Fejfar, 1956), который находит этот же вид и в более ранних горизонтах той же пещеры, в кромерском межледниковье.

Настоящий пещерный медведь, видимо, сформировался к миндель-рисскому времени. Из отложений этой эпохи он известен из лесных слоев Штейнгейма (Adam, 1954; Kurten, 1959), из Сванскомба в Англии и Геппенлоха и Свилловой пещеры в ФРГ (Kurten, 1959; Adam, 1963). В последней пещере найдена мелкая форма *U. spelaeus*. В тех же слоях Геппенлоха найден и типичный *U. arctos*, который установлен в миндель-риссе Грейс-Таррока (Англия).

Таким образом, к миндель-риссу произошло, по крайней мере в некоторых районах Европы, окончательное разделение ствола *Ursus* на два вида (или рода? см. выше).

Настоящий *U. spelaeus* встречается и в рисское время — найден в отложениях, покрывающих антиквусовые слои в Штейнгейме (Adam, 1953b, 1954a, б). Характерно, что в этих горизонтах пещерный медведь крупнее, чем в предшествующих антиквусовых. Некоторое измельчение снова наблюдается в Центральной Европе и в следующее, рисс-вюрмское межледниковье, когда остатки его широко распространены в Западной Европе; мелкий медведь найден в горах Гарца и в Альпах (Kurten, 1957). В травертинах Таубаха — Эрингсдорфа, как в нижних, так и в верхних горизонтах, имеются, странным образом, снова медведи с неясно выраженными признаками, которые в литературе указываются как *U. arctos taubachensis* Rode, *U. cf. spelaeus* и др. Напротив, в Брандоне (Англия) указывается настоящий *U. spelaeus* (Цейнер, 1963). Возможно, что не во всех районах Западной Европы развитие пещерных медведей шло одинаковыми темпами, и отстающие линии жили в иных районах, чем прогрессивные. В истории этого развития есть еще много неясного.

В более позднее время, с конца рисс-вюрма и в вюрме, уже господствует один *U. spelaeus*, встречающийся иногда в многочисленных скоплениях костей, например в знаменитой Драконовой пещере в Микснице, в Штирии (Abel, 1922; Kyrle, 1931; Борсияк, 1931a), в пещерах Драхенлох и Вильдкирхли в Швейцарии и др. Пещеры в горах были излюбленным местом его пребывания, но, возможно, частично его остатки здесь — отбросы пищи палеолитического человека. Очень много его остатков в мустьерских стоянках (обзор их у Dubois et Stehlin, 1933); например в пещере Котанше они составляют 95% всех костей. Много пещерных медведей и в ориньякских и мадленских стоянках Западной Европы, причем в мадлене начинает преобладать бурый медведь (*U. arctos*), часто в виде очень крупной формы *priscus*, характерной для позднего плейстоцена и раннего голоцена. Оба вида найдены в ориньякской стоянке Ишталошкё в Венгрии (Janossy, 1952), в вюрмских лёссах Добруджи (Samson et Radulescu, 1959),

в Гриффенской пещере в Каринтии (Thenius, 1960) и во многих других местах. Обилие пещерный медведь и в вюрмских отложениях Польши (Kowalski, 1959, стр. 244). Карта распространения пещерного медведя (Boule, 1919) показывает, что ареал его занимал в Англии только южную полосу острова, а на юге доходил примерно до 40° с. ш. на Пиренейском и Апеннинском п-вах и приблизительно до 47° — к северу от Балканского п-ова. В Италии, по М. Булю, *U. spelaeus* встречается во всех стоянках, от шельских до верхнепалеолитических.

К концу вюрмского ледниковья пещерный медведь исчезает.

Таким образом, общая картина истории медведей в Западной Европе такова:

1. В древнейшем плейстоцене распространен *U. etruscus* (= *U. arvernensis*?).

2. На протяжении нижнего плейстоцена ствол делится на две ветви; в это время многочисленны переходные популяции со смешанными признаками двух видов — группа форм *U. deningeri*; по-видимому, процесс трансформации идет на широкой территории.

3. В среднем плейстоцене распространяется *U. spelaeus*, особенно многочисленный в верхнем, преобладая над *U. arctos*; к концу вюрма он вымирает, уступая место бурому медведю, последний сначала очень крупный (subsp. *prisus*), затем мельчает.

В Восточной Европе древнейших медведей почти неизвестно. Самое раннее упоминание относится к древнейшему плейстоцену; это — описание большого числа остатков из карстовых пещер (катакомб) Одессы (Роцин, 1956). Автор относит их к *U. arvernensis* Gr. et Job. размеры его значительно мельче, чем *U. etruscus* (примерно составляют 2/3 размеров последнего). Возраст отложений спорен; многие относят их к «среднему плиоцену» (верхнему, по новым установкам).

Моложе, судя по сопровождающей фауне, находка в Ахалкалаки в Грузии (Векуа, 1961, 1962); автор относит эту фауну к интервалу времени от нижнего ачкагыла до верхов бакинского яруса, т. е. от древнейшего до нижнего плейстоцена¹. Вид медведя неизвестен. Более надежен в смысле возраста медведь из тираспольского гравия (Павлова, 1925), отнесенный автором к *U. deningeri*; эта находка перекликается с находками того же вида в Зюссенборне и Мосбахе (миндель).

Пещерный медведь появляется в Восточной Европе в хазарской фауне (конец миндель-рисса — первая половина рисса), причем, как и северный олень, он в это время известен только из северных районов: с о-ва Хорошевского близ Хвальнска, с п-ова Тунгуз близ Хрящевки (Беляева, 1939а) — везде вместе с характерной хазарской фауной — с верблюдом, гигантским оленем и др. На Южном Урале он указан в рисских отложениях (Шергина, 1951). Вероятно,

¹ Соображения о возрасте фауны Ахалкалаки см. выше.

к хазарской фауне относится и *U. spelaeus*, упомянутый В. И. Громовым с Самарской Луки, найденный вместе с верблюдом Кноблоха (1948, стр. 406). Рисского возраста, видимо, и *U. spelaeus* из Синякова Тернопольской области (Пидопличко, 1955, «ранний плейстоцен»).

На юге восточной равнины найдена своеобразная форма — *Ursus spelaeus rossicus* Bor. (Борисяк, 1930, 1931б, в). Этот медведь примерно на 1/3 мельче обычного пещерного медведя и имеет ярко выраженные спелеоидные черты в заднекоренных зубах и в черепе, при архаичных — в переднекоренных (слабая редукция Р) и в конечностях (передние не увеличены по сравнению с задними). К сожалению, возраст *U. spelaeus rossicus* неясен: типовые экземпляры и котипы, найденные близ Краснодара, предполагались рисс-вюрмского возраста; другая находка, целый скелет с берега Днепра возле Херсона, происходит из рисского лёсса. Как мы видели, аналогичные мелкие формы медведей со смешанными признаками встречены в рисс-вюрме и в Западной Европе. *U. spelaeus rossicus* — форма равнинная в отличие от типичного *U. spelaeus*.

Ясно выраженный крупный *U. spelaeus* известен в позднем плейстоцене. В это время он явно избегает равнинных местностей: его нет в палеолитических стоянках от мустье до азия на Украине¹ (Корниец, 1962), в воронежских стоянках (Громов, 1932; Гриценко, 1941; Лазуков, 1957), в бассейне Десны (Величко, 1961); лишь изредка и в малом числе в них встречается *Ursus arctos*. В Ильской стоянке (позднее мустье, рисс? — начало рисс-вюрма?) и в Бинагадах (о возрасте см. стр. 20) найдено только по две его кости. Зато в горных районах, в пещерах, открыты огромные скопления костей, иногда не уступающие по количеству известным западноевропейским. На Кавказе в палеолитических пещерах Ахштырской и Навалишенской тысячные сборы костей сделаны в культурных слоях от мустье до верхнего палеолита (Громов, 1948); в Крыму (Громова и Громов, 1937) *U. spelaeus* имеется во всех стоянках от ашеля до верхнего палеолита включительно, но в небольшом числе; видимо, он не играл здесь существенной роли в пище человека. И в горах Южного Урала он найден в пещерах по р. Юрюзани, а также — в Усть-Катавской, Ключевой и Смирновской (Бибииков, 1950); возраст, предположительно, ориньяк — солюре. Во многих случаях вместе найден и *U. arctos*, но в меньшем числе. Интересно, что два огромных скопления костей пещерного медведя найдены под Одессой, вне горной области: описанное в начале прошлого века Нордманном и в пещере Ильинка (Корниец, 1962); то и другое местонахождения — без культурных остатков. Очевидно, для обитания этого животного нужны были не горы, а подходящие пещеры, где бы они ни находились.

¹ В Мезинской стоянке И. Г. Пидопличко (1935) отмечал две кости *U. spelaeus*; по-видимому, позже определение было изменено.

К концу палеолита пещерный медведь и в Восточной Европе исчезает. Напротив, бурый медведь везде остается. В некоторых случаях, а может быть, и во всех (не выяснено), в верхнем палеолите встречается очень крупная его форма, аналогичная *U. arctos griscus* Западной Европы (см. выше).

В настоящее время еще мало данных для сопоставления истории медведей в Западной и Восточной Европе, однако некоторые параллели обещают хорошие возможности в будущем. Пока как на западе, так и на востоке намечается следующее.

1. В нижнем плейстоцене (в минделе) существует промежуточная форма (*Ursus deningeri* Reich.); мелкие формы со смешанными признаками, видимо, встречаются еще в рисс-вюрме.

2. Настоящий *U. spelaeus* появляется в миндель-риссе (на востоке — в конце).

3. Типичный *U. spelaeus* особенно обилен в верхнем плейстоцене, преимущественно в горных районах.

4. К концу плейстоцена *U. spelaeus* сокращается в числе, *U. arctos* возрастает.

5. В конце плейстоцена существует очень крупная форма *U. arctos*, в голоцене мельчающая.

ВЫВОДЫ

Изложенное позволяет сделать некоторые выводы. Несмотря на ряд недочетов — спорность датировок, недостаточная изученность материалов, малодробная расчлененность фаунистических этапов, особенно для Восточной Европы, и т. д., наши выводы представляются нам достаточно существенными. Следует также помнить, что нами рассмотрены далеко не все группы форм и линии развития. Изучение в том же аспекте остальных четвертичных млекопитающих и прежде всего грызунов, несомненно, внесет дополнения и поправки в наши выводы.

1. На протяжении плейстоцена имеются отрезки времени, в которые в истории млекопитающих в Западной и Восточной Европе происходили сходственные события. Чаще всего это прослеживается на животных, эволюционировавших здесь же, в Европе; сходства эти представляют собой одинаковые или очень близкие стадии в эволюции ветвей. Особенно убедительны случаи, когда какая-нибудь форма ограничена исключительно одним этапом.

Сходственные этапы намечаются следующие (указанные ниже совпадения см. на табл. 3—8).

А. Виллафранк (в нашем понимании, стр. 13). Классические местонахождения Италии и Франции и фауны типа Хапров и Ливенцовки¹.

¹ Здесь указываются важнейшие местонахождения; подробно см. в специальной части.

Примитивная форма *Archidiskodon meridionalis*;
первое появление *Dicerorhinus etruscus*;
два вида *Allohippus* — *stenonis* и *robustus*;
последние редкие гиппарпоны.

Б. Миндельское время (весь комплекс). Классические местонахождения — Мосбах (средний), Зюссенборн, нижний Штейнгейм и другие, также Тираспольский гравий, по крайней мере в основной массе остатков.

Типичный *Mammuthus trogontherii*;
переходная стадия от *Dicerorhinus etruscus* к *D. kirchbergensis*;
последняя *Allohippus* типа *süssenbornensis*;
первая настоящая *Equus* типа *mosbachensis* (крупная);
последнее присутствие *Orthogonoceros*;
последние находки *Alces* (*Libralces*?) *latifrons*;
последний мелкий зубр типа *Bison* aff. *schoetensacki*;
медведи типа *deningeri* переходные от *etruscus* к *spelaeus*.

В. Миндель-рисское межледниковье. Штейнгейм (средний), Сванскомб (нижний), Грейс-Таррок и Клэктон; сингильские и, возможно, черноярские слои в Поволжье.

Окончательное оформление *Dicerorhinus kirchbergensis* (на западе, возможно, несколько раньше);
первый *Megaloceros*;
первый *Alces alces* (возможно, типа, переходного от *A. latifrons*);
первое надежное появление *Bos primigenius*;
первый настоящий крупный *Ursus spelaeus* (на востоке, вероятно, в низах хазарской толщи).

Г. Рисское ледниковье. Штейнгейм (верхний), Каннштадт, Сванскомб (верхний), хазарские слои Поволжья (частично — конец миндель-рисса).

Слон, переходный между *Mammuthus trogontherii* и *Mammuthus primigenius*; очень крупных размеров, типа *fraasi*;
очень крупный длиннорогий зубр вида *Bison priscus* (*fraasi* — на западе, *longicornis* — на востоке).

То, что сходные события в истории млекопитающих происходили на востоке и на западе Европы в четыре перечисленные эпохи, дает, на наш взгляд, право синхронизировать местонахождения в пределах каждой из этих эпох, как это и делается советскими геологами и как размещено на нашей табл. 2. Особенно существенным я считаю, что совпадений в каждом случае насчитывается более одного (иногда — до восьми). Тем самым исключается случайность сходств, что можно было бы предполагать в случае одного совпадения: одна и та же форма могла возникнуть в далеко отстоящих местах в разное время в зависимости от местных причин. Ясно, что многократность совпадений такую случайность исключает. Таким образом, снимается и вопрос о возможности метахропности сходных четвертичных фаун, который неоднократно поднимает К. К. Марков (1962; Марков и др. 1961). Он задает вполне

законный вопрос: свидетельствуют ли одинаковые формы в удаленных местностях об одном возрасте? Как мы видим, это сомнение снимается; правда, пока только относительно востока и запада Европы; с Сибирью дело обстоит сложнее (большая удаленность, близость центра развития млекопитающих в Центральной Азии, которая могла быть источником иммиграции своеобразных форм и т. д.). Тем не менее, синхронизация фаун, вероятно, возможна и для Сибири.

Синхронность сходных форм в древнейшем, нижнем и среднем плейстоцене дает право ожидать того же и в более поздние эпохи. Однако выявить это пока еще не вполне удастся.

Д. Труднее всего для синхронизации верхний плейстоцен. Если в Западной Европе этот отдел хорошо расчленяется фаунистически на рисс-вюрмское межледниковье и вюрмское ледниковье (иногда и последнее может быть по фауне разделено на ряд похолоданий и потеплений), то в Восточной Европе верхний плейстоцен фаунистически пока является единым. Мы не знаем здесь лесных рисс-вюрмских фаун, хорошо известных на западе, как, например, классическая фауна нижних травертинов Веймара — Таубаха — Эрингсдорфа с древним слоном, носорогом Мерка, туром, лосем, бобром, медведем со смешанными признаками *etruscus* и *srelaeus* и другими и без тундрово-степных элементов. На востоке в верхнем плейстоцене известны только фауны верхнего палеолита, однородные с фаунами тех же культур на западе, которые датируют вюрмом (его комплексом в целом). Они содержат мамонта (иногда — более, иногда — менее прогрессивного), волосатого носорога, северного оленя, иногда — овцебыка, типичного пещерного медведя; лоси если и встречаются, то только на Урале, на крайнем юге или крайнем юго-западе, где и в вюрме могли быть леса. Это — типичная фауна приледниковых тундр и степей. Как объяснить отсутствие в Восточной Европе «теплых» рисс-вюрмских фаун, когда в это время здесь были широко распространены леса, значительно дальше заходившие на юг, чем в настоящее время? (см. гл. III).

Невольно возникает мысль, что весь верхний палеолит относится к эпохе вюрма. Этот вопрос принадлежит к самым острым и биостратиграфии плейстоцена.

Таким образом, лишь самый последний этап верхнего антропогена, по-видимому, хорошо синхронизируется в Западной и Восточной Европе, отмечаясь широким распространением приледниковых «холодных» форм (отдельные случаи их находок известны раньше, см. специальную часть и таблицы). Более дробные колебания в пределах вюрма подлежат изучению.

II. В ряде случаев на общем фоне совпадений, допускающих синхронизацию, наблюдаются и ясные расхождения отдельных форм на западе и на востоке. Можно различить две группы таких фактов.

А. Различия, объяснимые препятствием ландшафтно-климатического порядка. Сюда относятся: отсутствие западнее Венгрии и Румынии верблюдов, широко распространенных в Восточной Европе; только в Венгрии и Румынию заходили сухие степи (см. гл. III), необходимые для существования верблюдов. По той же причине, видимо, не заходил в Западную Европу эламотерий. Напротив, бегемоты, обильные в межледниковые эпохи в Западной Европе, в Восточной найдены только в Закавказье. Ясно, что все эти различия объясняются атлантическим климатом Западной Европы (особенно в южных и западных областях) и континентальным климатом — Восточной. Этим же объясняется паличие в Западной Европе (хотя и редкое) буйволов (Штейнгейм), не найденных совсем в Восточной¹.

Б. Некоторые пришельцы извне появляются в одной половине Европы раньше, чем в другой; прежде всего это касается некоторых арктических форм — овцебыка, северного оленя. На западе они появляются в минделе, на востоке — в риссе или, может быть, в самом конце миндель-рисса. Напротив, зубры, а возможно, и туры (правда, пока это по скудным данным) появляются раньше в Восточной Европе. Если для северного оленя и быков причину этого можно предполагать в большей близости района более раннего появления к центру происхождения — для северного оленя это Северная Америка (Флёров, 1952, стр. 14), для быков — Южная Азия, то для овцебыка, родина которого Центральная Азия, вопрос еще требует выяснения. Не было ли похолодание в миндельскую эпоху на западе сильнее, чем на востоке (обратно тому, что имело место в риссе)? Не исключено, что дальнейшее изучение европейских фаун, особенно восточных, в частности миндельских, снимет эти вопросы и покажет синхронность появления названных животных.

III. Первоочередными задачами в познании истории четвертичных фаун Восточной Европы являются следующие.

А. Детальное изучение основных опорных фаун — хапровской, таманской (Синяя Балка), тираспольской и хазарской, на строго одновозрастном материале с точным выяснением систематического положения составляющих элементов до возможно более низкого ранга.

Б. Выявление фаун, промежуточных между указанными опорными, что даст возможность более дробного расчленения плейстоцена, чем это делается сейчас, хотя бы до степени, достигнутой за рубежом.

В. Выделение в позднем плейстоцене рисс-вюрмской фауны, которая сейчас является «белым пятном», и межстадиальных фаун вюрма.

¹ В настоящей работе не рассматриваются.

ЛИТЕРАТУРА

- Авакян Л. А. Первобытный бык (*Bos primigenius* Bojanus) в Армении.— Изв. АН АрмССР, отд. естеств., 1946, т. 9.
- Авакян Л. А. Остатки *Equus stenonis* из четвертичных отложений Армении.— Научные труды Ереванск. гос. ун-та, 1952, № 37.
- Авакян Л. А. Четвертичные млекопитающие Армении.— Материалы Всес. совещ. по изуч. четверт. периода, т. I. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Авакян Л. А. и Бурчак-Абрамович Н. И. Ископаемый верблюд из четвертичных отложений Армении.— Докл. АН АрмССР, 1945, т. III, № 4.
- Алексеева Л. И. Верблюд из плейстоценовых отложений Крыма.— Палеонтол., 1959, № 3.
- Алексеева Л. И. *Mastodon borsoni* Hays в эоплейстоценовых отложениях Северного Кавказа.— Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1960, № 25.
- Алексеева Л. И. Древнейшая фауна млекопитающих антропогена юга Европейской части СССР.— В кн. «Вопросы геологии антропогена». М., Изд-во АН СССР, 1961а.
- Алексеева Л. И. О ранней фазе развития четвертичной фауны млекопитающих на территории юга Европейской части СССР.— Изв. АН СССР, серия геол., 1961б, № 12.
- Алексеева Л. И. Стратиграфический обзор хоботных эоплейстоцена.— В кн.: «Четвертичный период и его история». М., Изд-во «Наука», 1965.
- Алексеева Л. И., Гарутт В. Е. Новые данные об эволюции слонов рода *Archidiskodon*.— Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1965, № 30.
- Алехин В. В. География растений. М., Изд-во «Советская наука», 1944.
- Байгушева В. С. Хапровская фауна Ливенцовского песчаного карьера.— Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1964, № 29.
- Беляева Е. И. *Elephas trogontherii* Pohl. с Таманского полуострова.— Труды Геол. и минерал. музея Российской АН, 1925, т. V, вып. 1.
- Беляева Е. И. Некоторые данные об ископаемых слонах Таманского полуострова.— Изв. АН СССР, отд. мат.-естеств. наук, 1933, № 8.
- Беляева Е. И. Некоторые данные о четвертичных млекопитающих по материалам музея г. Пугачева.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1935, т. IV.
- Беляева Е. И. Заметка об остатках млекопитающих полуострова Тулгуз.— Бюлл. МОИП, серия геол., 1939а, т. XVII (6).
- Беляева Е. И. Об остатках ископаемого носорога из окрестностей г. Рыбинска.— Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1939б, № 5.
- Беляева Е. И. Новые находки остатков носорога Мерна на территории СССР.— Природа, 1940, № 8.
- Беляева Е. И. Каталог местонахождений третичных наземных млекопитающих на территории СССР.— Труды ПИН АН СССР, 1948, т. XV, вып. 3.
- Бибиков С. Н. Производственная роль костяного инвентаря в хозяйстве позднелеистолических обществ Крыма.— Ученые зап. КГПУ, серия истор., 1949, № 85, вып. 13.
- Бибиков С. Н. Пещерные палеолитические местонахождения в нагорной полосе Южного Урала.— Сов. археологии, 1950, XII.
- Бибикова В. И. О некоторых отличительных чертах в костях конечностей зубра и тура.— Бюлл. МОИП, 1958, серия биол., т. LXIII (6).
- Бибикова В. И. К истории голоценовой фауны позвоночных в Восточной Европе.— В кн. «Природная обстановка и фауны прошлого». Киев, Изд-во АН УССР, 1963.
- Бируля А. А. Заметка о метаподиях пещерного медведя.— Докл. АН СССР, 1930.
- Борисяк А. А. О зубном аппарате *Elasmotherium caucasicum* n. sp.— Изв. АН., 1914.
- Борисяк А. А. *Ursus spelaeus rossicus* nov. p.— Докл. АН СССР, 1930.
- Борисяк А. А. Драконова пещера близ Миксница в Штирии.— Природа, 1931а, № 11.
- Борисяк А. А. Новая раса пещерного медведя из четвертичных отложений Северного Кавказа.— Труды ПИН АН СССР, 1931б, т. I.
- Борисяк А. А. Кошальний ведмідь з лесу України.— Зб. пам'яті акад. П. А. Тютковського. Київ, 1931в.
- Боярская Т. Д. Растительность СССР во время наибольшего оледенения и в мгинскую межледниковую эпоху.— В кн. «Материалы по палеогеографии». М., Изд-во МГУ, 1965.
- Браунер А. А. Очерк акклиматизации сельскохозяйственных животных в Причерноморско-азовских степях.— Бюлл. державн. племен. книги червон. нем. скоту. Одеса, 1928.
- Браунер А. А. К вопросу об естественно-историческом и особенно остеологическом обследовании домашних животных СССР и сопредельных местностей.— Труды Лабор. генетики АН СССР, 1933.
- Бурчак-Абрамович Н. И. Находка древнего бизона *Bison* sp. в апшеронских отложениях (верхний плиоцен) Азербайджана.— Докл. АН Аз.ССР, 1949, т. V, № 11.
- Бурчак-Абрамович Н. И. Нижнеплиоценовый бык *Urmiaob azerbaijanicus* Bur. из Южного Азербайджана.— Изв. АН Аз. ССР, 1950, № 6.
- Бурчак-Абрамович Н. И. Череп первобытного быка — тура *Bos primigenius* Voj. (из Армении).— Изв. АН Арм.ССР, физ.-мат., естеств. и техн. науки, 1951, IV, № 2.
- Бурчак-Абрамович Н. И. Первобытный бык (*Bos Mastan-Zadei* sp. n.) в четвертичной фауне сел. Бинагады на Апшеронском полуострове.— Труды Естеств.-истор. музея АН Аз.ССР, 1952, т. V.
- Бурчак-Абрамович Н. И. Находка ископаемого носорога (*Rhinoceros cf. etruscus* Falc.) из Кахетии (с. Цинадали).— Труды Зоол. ин-та АН Груз.ССР, 1953, т. XI.
- Бурчак-Абрамович Н. И. История развития быков подсемейства *Volvinae* на Кавказе и их связь с быками смежных стран.— В кн. «Третичные млекопитающие». М., изд-во «Наука», 1964.
- Бурчак-Абрамович Н. И. и Джафаров Р. Д. Находка гигантского оленя *Magaseros* sp.? в кировых отложениях Апшеронского полуострова.— Изв. АН Аз.ССР, 1945, № 10.
- Бурчак-Абрамович Н. И. и Джафаров Р. Д. Бинагадинское местонахождение верхнечетвертичной фауны и флоры на Апшеронском полуострове.— Труды Естеств.-истор. музея им. Зардаби АН АзССР, 1955, т. X.
- Бюдель Ю. Климатические зоны ледникового периода.— В кн. «Вопросы геологии четвертичного периода». ИЛ, 1955.
- Вангенгейм Э. А. Выступление на сессии по стратиграфии и периодизации палеолита в октябре 1959 г.— В кн. «Вопросы стратиграфии и периодизации палеолита». М., Изд-во АН СССР, 1961а.
- Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогенных отложений севера Восточной Сибири.— Труды ГИН АН СССР, 1961б, вып. 48.

- Векилова Е. А. Стоянка Сюрень I и ее место среди палеолитических местонахождений Крыма.— Материалы и исслед. по археол. СССР, 1957, № 59.
- Векуа А. К. О гиппопотаме из нижнелейстоценовых отложений Грузии.— Сообщ. АН Груз. ССР, 1959а, т. XIII, № 5.
- Векуа А. К. О фауне нижнечетвертичных млекопитающих из Ахалкалаки (Южная Грузия).— Докл. АН СССР, 1959б, т. 127, № 2.
- Векуа А. К. Своеобразная ископаемая лошадь из плейстоцена Ахалкалаки (юг Грузии).— Докл. АН СССР, 1960, т. 132, № 6.
- Векуа А. К. Ахалкалакская нижнелейстоценовая фауна млекопитающих. (Автореферат дисс.). Тбилиси, 1961.
- Векуа А. К. Ахалкалакская нижнелейстоценовая фауна млекопитающих. Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР, 1962.
- Величко А. А. Геологический возраст верхнего палеолита центральных районов Русской равнины. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Венцо С. Граница между плейстоценом и плиоценом в Италии.— Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1964, № 29.
- Верещагин Н. К. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова.— Труды Зоол. ин-та, 1957, т. XXII.
- Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. М., Изд-во АН СССР, 1959а.
- Верещагин Н. К. Овцебык на севере Сибири.— Природа, 1959б, № 8.
- Верещагин Н. К. О типологии захоронений остатков наземных позвоночных в четвертичных отложениях.— Материалы Всес. совещ. по изуч. четверт. периода, т. I. М., Изд-во АН СССР, 1961а.
- Верещагин Н. К. Выступление на совещании по стратиграфии и периодизации палеолита.— В кн. «Вопросы стратиграфии и периодизации палеолита». М., Изд-во АН СССР, 1961б.
- Витт В. О. Морфологические показатели конституционных типов и система классификации конских пород. М., Изд-во Всес. н.-и. ин-та коневодства, 1934.
- Габуния Л. К. О зубе карликового мамонта из Гори.— Сообщ. АН ГрузССР, 1952, т. XIII, № 3.
- Габуния Л. К. К палеонтологической истории Equidae (лошадиные) Евразии.— В кн. «Congr. Geol. intern. XX Sesion-Ciudad de Mexico, 1956, sec. VII.» Mexico, 1958.
- Габуния Л. К. К истории гиппарионов. М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Габуния Л. К. Об остатках млекопитающих из среднего плиоцена Северного Кавказа (Косякино).— Палеонт. ж., 1961, № 1.
- Габуния Л. К. К вопросу о границе между четвертичным периодом и неогеном.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1962, т. XX.
- Габуния Л. К., Векуа А. К. Ископаемый слон из Тарибаны (на груз. яз.). Тбилиси, 1963.
- Гаджиев В. Г. Бинагадинский ископаемый осел *Equus cf. hydruntinus* Reg.— Труды Естест.-истор. музея им. Зардаби, АН Аз. ССР, 1951, вып. VI.
- Гарутт В. Е. Южный слон *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) из плиоцена северного побережья Азовского моря.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1954, т. X, вып. 2.
- Гарутт В. Е. Новые данные о древнейших слонах. Род *Protelephas* gen. nov.— Докл. АН СССР, 1957, т. 114, № 1.
- Гарутт В. Е. Фанагорийский слон, *Phanagoroloxodon mammothoides* gen. et sp. nov.— Зоол. ж., 1958, т. XXXVII, вып. 6.
- Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза, т. I. Изд-во Высшей школы, 1961.
- Головко В. П. Пивденний мамонт *Elephas primigenius jatzkovi* subsp. nov. из алювію р. Чичкимі коло села Олексіївки.— Праці Одеського держ. унів., 1958, т. 148.
- Григория Г. и Векуа А. Цопская палеолитическая стоянка и ее фауна.— В кн. «Пещеры Грузии», т. I. Тбилиси, 1963.
- Гричук В. П. Исторические этапы эволюции растительного покрова юго-востока Европейской части СССР в четвертичное время.— Труды Ин-та геогр. АН СССР, 1951, вып. 50.
- Гричук В. П. Географические ландшафты Русской равнины ледникового периода.— Природа, 1952, № 2.
- Гричук В. П. Ископаемая флора четвертичных отложений и стратиграфическое расчленение плейстоцена на основании флористических материалов.— Материалы Всес. совещ. по изуч. четверт. периода, т. I, 1961.
- Грищенко М. Н. Путеводитель геологических экскурсий Воронежского пленума Советской секции INQUA. М.— JL, Госгеолгиздат, 1941.
- Громов В. И. Новая палеолитическая стоянка.— Природа, 1926, № 9—10.
- Громов В. И. Остатки фауны из палеолитической стоянки Гагарино.— Природа, 1928, № 1.
- Громов В. И. Мелкий мамонт.— Природа, 1929, № 3.
- Громов В. И. О геологии и фауне палеолита СССР.— Бюлл. Информ. бюро Асоц. по изуч. четверт. отложений Европы, 1932, № 3—4.
- Громов В. И. Стратиграфическое значение четвертичных млекопитающих Поволжья.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1935, т. IV.
- Громов В. И. О находке *Elephas primigenius* в межморенных отложениях.— Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств. наук, 1937.
- Громов В. И. Остатки *Elephas antiquus* Falc. в четвертичных отложениях Москвы.— Труды ин-та геол. наук, серия геол., 1940, вып. 33, № 10.
- Громов В. И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР.— Труды ин-та геол. наук, серия геол., 1948, вып. 64, № 17.
- Громов В. И. Стратиграфическая схема четвертичных отложений СССР и ее сопоставление с зарубежными схемами.— Всес. межведомств. совещ. по изуч. четверт. периода. Май 1957 г. Тезисы докладов. М., 1957.
- Громов В. И. Геологический возраст Сталинградской стоянки.— Краткие сообщ. ин-та археологии АН СССР, 1961а, вып. 82.
- Громов В. И. Принципы построения схемы периодизации палеолита.— В кн. «Вопросы стратиграфии и периодизации палеолита». М., Изд-во АН СССР, 1961б.
- Громов В. И. К принципам построения периодизации палеолита.— В кн. «Вопросы стратиграфии и периодизации палеолита». М., Изд-во АН СССР, 1961в.
- Громов В. И., Алексеев М. Н. и др. Схема корреляции антропогенных отложений Северной Евразии.— В кн. «Корреляция антропогенных отложений Северной Евразии». М., изд-во «Наука», 1965.
- Громов В. И., Вангенгейм Э. А., Никифорова К. В. Граница между нижним и средним отделами антропогена.— В кн. «Четвертичный период и его история». М., изд-во «Наука», 1965.
- Громов В. И., Краснов И. И., Никифорова К. В. Основные принципы стратиграфического подразделения четвертичной системы и ее нижняя граница.— Изв. АН СССР, серия геол., 1958, № 5.
- Громов В. И., Краснов И. И., Никифорова К. В., Шандер Е. В. Принципы стратиграфического подразделения четвертичной (антропогенной) системы.— В кн. «Хронология и климаты четвертичного периода». М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Громов В. И., Краснов И. И., Никифорова К. В., Шандер Е. В. Состояние вопроса о нижней границе и стратиграфическом подразделении четвертичной (антропогенной) системы.— Изв. АН СССР, серия геогр., 1961, № 4.
- Громов В. И. и Шандер Е. В. О геологическом возрасте палеолита в СССР.— Изв. АН СССР, серия геол., 1958, № 5.
- Громова Вера. Об остатках млекопитающих каменного века из Западного Закавказья.— Ежегодник Зоол. музея АН СССР, 1929, т. XXX.
- Громова Вера. О типе *Bison priscus* Bojanus.— Докл. АН СССР, 1930.

- Громова Вера. Первобытный бык или тур (*Bos primigenius* Voj.) в СССР.—Ежегодник Зоол. музея АН СССР, 1931, т. XXX.
- Громова Вера. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья.—Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1932а, т. II.
- Громова Вера. Фауна млекопитающих среднепалеолитической стоянки у ст. Ильинская на Северном Кавказе.—Труды Зоол. ин-та, 1932б, т. I.
- Громова Вера. Об остатках носорога Мерка с нижней Волги.—Труды Палеозоол. ин-та АН СССР, 1935а, т. IV.
- Громова Вера. Первобытный зубр (*Bison prisus* Voj.) в СССР.—Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1935б, т. II.
- Громова Вера. О новых находках *Bison prisus longicornis*.—Труды Палеозоол. ин-та АН СССР, 1935в, т. IV.
- Громова Вера. О распространении остатков овцебыка *Ovibos moschatus* Zimm. в Восточной Европе и Северной Азии.—Изв. АН СССР, отд. матем. естеств. наук, 1935г, № 1.
- Громова Вера. Находка плейстоценовой фауны млекопитающих в бывшей Костромской губернии.—Изв. АН СССР, 1935д.
- Громова Вера. Новые находки позднечетвертичной фауны млекопитающих на Северном Кавказе.—Докл. АН СССР, 1937, т. XVI, № 6.
- Громова Вера. О новой ископаемой лошади из Средней Азии.—Докл. АН СССР, 1946, т. IV, № 4.
- Громова Вера. Лось на Кольском полуострове в доледниковое время.—Докл. АН СССР, 1947, т. LVI, № 4.
- Громова Вера. К истории фауны млекопитающих Кавказа.—Изв. АН СССР, серия биол., 1948, № 5.
- Громова Вера. История лошадей (род *Equus*) в Старом Свете, т. I, II.—Труды ПИН АН СССР, 1949а, т. 17, вып. 4.
- Громова Вера. К вопросу о непосредственном предке лошадей (рода *Equus*).—Труды ПИН АН СССР, т. XX, 1949б.
- Громова Вера. Определитель млекопитающих СССР по костям скелета, вып. 1.—Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1950, т. IX.
- Громова Вера. О скелете гарпана и других современных диких лошадей, ч. 1.—Бюлл. МОИП, серия биол., 1959, т. XIV (4).
- Громова Вера. Определитель млекопитающих СССР по костям скелета, вып. 2.—Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1960, т. XVI.
- Громова Вера. Поправка к работе «История рода *Equus* в Старом Свете».—Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1962, № 27.
- Громова Вера. О скелете гарпана и других диких лошадей, ч. 2.—Труды МОИП, серия биол., 1963, т. X.
- Громова Вера. К методике изучения зубов ископаемых слонов.—Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1964, № 29.
- Громова Вера и Громов В. И. Материалы к изучению палеолитической фауны Крыма.—Труды Сов. секции Асс. по изуч. четверт. периода Европы, 1937, вып. 1.
- Даль С. К. Карликовый тур допных отложений озера Севан.—Докл. АН Арм. ССР, 1950, т. XI, № 4.
- Дампель Н. Х. Новые находки эласмотерия.—Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1939, № 5.
- Джафаров Р. Д. Новый представитель четвертичных носорогов (*Rhinoceros binagadensis* sp. nova) Бинагадинской фауны.—Труды Естество-истор. музея им. Зардаби АН Аз. ССР, 1955, вып. X.
- Джафаров Р. Д. Бинагадинский носорог.—Труды Естество-истор. музея им. Зардаби АН Аз. ССР, 1960, вып. XII.
- Дуброво И. А. К родовой систематике подсем. Elephantinae Gray (слоны).—*Vertebrata Palasiatica*, 1957, v. I, N 3.
- Дуброво И. А. Древние слоны СССР, вып. I.—Труды ПИН АН СССР, 1960, т. LXXXV.
- Дуброво И. А. Новые данные о таманском фаунистическом комплексе позднеочных.—Бюлл. МОИП, серия геол., 1963а, т. XXXIII, № 6.

- Дуброво И. А. О систематическом положении *Elephas wüst.*—Палеонт. ж., 1963б, № 4.
- Дуброво И. А. *Anancus arvernensis* (Croizet et Jobert) с Таманского полуострова.—Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1963в, № 28.
- Дуброво И. А. К вопросу о существовании *Protelephas planifrons*.—Сообщ. АН Груз. ССР, 1964а, XXXIV, № 3.
- Дуброво И. А. Слоны рода *Archidiskodon* на территории СССР.—Палеонт. ж., 1964б, № 3.
- Дуброво И. А. О систематическом положении слона хазарского фаунистического комплекса.—Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода (в печати).
- Дуброво И. А. и Алексеев М. Н. К стратиграфии четвертичных отложений Приазовья.—Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1964, № 29.
- Дуброво И. А., Байгушева В. С. Слоны хазарского комплекса (по материалам Ливенцовского карьера).—Бюлл. МОИП, серия геол., 1964, т. XXXIX, № 3.
- Дуброво И. А. и Чепалыга А. Л. Остатки ископаемых слонов в террасах Днестра и их стратиграфическое значение.—Изв. АН Молд. ССР, 1965, № 7.
- Зубарева В. И. Фауна палеолитической стоянки Выхватинцы.—Природа, 1949, № 3.
- Иванова И. К. Остатки *Elephas antiquus* из травертинов горы Машук в окрестностях Пятигорска.—Труды МГРИ, 1948, т. XXIII.
- Иванова И. К. Геология и фауна палеолита и неолита Днестра.—В кн. «Вопросы геологии антропогена». М., Изд-во АН СССР, 1961а.
- Иванова И. К. Стратиграфия Молодовских многослойных стоянок.—Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1961б, т. XVII.
- Иванова И. К. Значение находок ископаемых гоминид и их культуры для стратиграфии четвертичного периода.—В кн. «Четвертичный период и его история». М., Изд-во «Наука», 1965.
- Кириков С. В. Исторические изменения животного мира нашей страны в XIII—XIX веках.—Изв. АН СССР, серия геогр., 1952, № 6; 1953, № 4.
- Константинова Н. А. Находки остатков *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexeeva из нижнелевантских (нижнепоратских) отложений юго-западной части территории СССР.—Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1965, № 30.
- Корниец Н. Л. При причині вимирання мамонта на території України.—В кн. «Вікопні фауни України і суміжних територій», вип. 1. Київ. Вид-во АН УРСР, 1962.
- Костин С. И. и Покровская Т. В. Климатология. Л., Гидрометеоролог. Изд-во, 1953.
- Криштофович А. Н. Палеоботаника. Л., Гос. научн.-техн. изд-во нефти горно-топл. литер., 1957.
- Лазуков Г. И. Природные условия эпохи верхнего палеолита в Костенковско-Боршевском районе.—Сов. археология, 1957, III.
- Лейбман К. И. Находка остатков *Rhinoceros etruscus* Falc. в аллювиальных отложениях Днестра близ Каменец-Подольска.—Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1960, № 25.
- Лунгерсгаузен Л. Фауна днестровских террас.—Геол. ж., 1938, т. 5, вып. 4.
- Малинина М. Д. К находке черепа гигантского оленя у г. Рязани.—Рязанской обл. музей. Исслед. и матер., вып. IV. Рязань, 1929.
- Марков К. К. Происхождение современных географических ландшафтов.—В кн. «Вопросы географии». Сб. статей для XVIII Междунар. геогр. конгр. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956а.
- Марков К. К. Физико-географические условия перигляциальных ландшафтов по палеоботаническим данным.—Bioll. periglacialny. Lodz, 1956б, N 3.

- Марков К. К. Проблема развития природы СССР в четвертичном периоде.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1962, т. XIX.
- Марков К. К., Гричук М. П., Лазуков Г. И. Основные закономерности развития природы территории СССР в четвертичном периоде, ч. I. М., Изд-во МГУ, 1961.
- Меннер В. В. Описание остатков млекопитающих из межморенных суглинков Одинцова.— Труды Об-ва изуч. Моск. обл., 1930, вып. IV.
- Никифорова К. В. О стратиграфическом объеме плиоцена по данным фауны млекопитающих.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1962а, т. XIX.
- Никифорова К. В. О стратиграфическом положении кузальнических отложений.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1962б, т. XX.
- Никифорова К. В. и Алексеева Л. И. О границе третичной и четвертичной систем по данным фауны млекопитающих.— Труды ГИН АН СССР, 1959, вып. 32.
- Одинцов И. А. Фауна карстовых пещер г. Одессы и условия ее залегания.— Труды Одесского гос. ун-та, сб. студ. работ, 1954, т. III.
- Основы палеонтологии. Млекопитающие. Под ред. В. И. Громовой. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Павлова М. В. Ископаемые млекопитающие из тираспольского гравия Херсонской губернии.— Мемуары геол. отд. об-ва любит. естеств., антроп., этногр., 1925, вып. 3.
- Павлова М. В. Кладовище кісток потретинних ссавців на лівому березі Волги між Сєнгилєєм та с Новодівочим. Camelidae.— Труды физ.-мат. відд. Укр. АН, 1926, т. III, вып. 1 (франц., укр. резюме).
- Павлова М. В. *Cervus euryceros* Aldr. из Рязанской губернии.— Рязанский обл. музей. Исслед. и матер., вып. IV. Рязань, 1929.
- Павлова М. В. Фауна ископаемых млекопитающих, собранных в бывшей Саратовской губернии близ г. Хвалынска на берегу р. Волги.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1933, т. III.
- Пидопличко И. Г. Итоги изучения фауны Мезинской палеолитической стоянки.— Природа, 1935, № 3.
- Пидопличко И. Г. Фауна Кодацкой палеолитической стоянки.— Природа, 1936, № 6.
- Пидопличко И. Г. Новые данные о фауне позвоночных антропогенных отложений Тернопольской обл.— Докл. АН СССР, 1955, т. 100, № 5.
- Пидопличко И. Г. и Топачевский В. А. Значение остатков млекопитающих для палеонтологического обоснования стратиграфии неогена и антропогена.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1962, т. XX.
- Радулеску Н. К. К сравнительно-анатомическому изучению современных и ископаемых парнокопытных и значение их для стратиграфии верхнего плейстоцена (Автореферат дисс.). Бухарест, 1962.
- Ренгартен Н. В., Константинова Н. А. Роль фациально-минералогического анализа в реконструкции климата антропогена. М., изд-во «Наука», 1965.
- Роцин А. Д. Верхнеплиоценовая фауна півдня України.— Одеськ. педагог. ін-т, т. XIV. Одеса, 1956.
- Салов И. И. Материалы по изучению Смоленской области, вып. 2. Смоленское изд-во, 1957.
- Смирнов В. И. Находки костей крупных четвертичных млекопитающих в северной области.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1937, т. V.
- Соколов И. И. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae).— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1953, т. XIV.
- Соколов И. И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla).— В кн. «Фауна СССР. Млекопитающие», т. I, вып. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.
- Соколов И. И. Отряды Perissodactyla и Artiodactyla.— В кн. «Млекопитающие фауны СССР», ч. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.

- Стаханов П. П. К находке близ г. Сапожка Рязанской губернии скелета *Cervus megarceros*.— Рязанский обл. музей. Исслед. и матер., вып. IV. Рязань, 1929.
- Степанов В. В. Породы кузальницкого яруса в долинах Одесских лиманов.— Труды Одесск. гос. ун-та, 1962, т. 152, серия геол.-геогр., вып. 8.
- Тихомиров Б. А. Основные этапы развития растительности севера СССР.— Бюлл. МОИП, серия биол., 1962, т. XVII (1).
- Топачевський В. О. Рештки дрібного верблюда (*Paracamelus alutensis*) з верхньо-плиоценових відкладів Півдня УРСР.— Труды Ін-ту зоології-АН Укр. РСР, 1956, т. XIII.
- Топачевский В. А. Позвоночные плиоценовых и антропогенных отложений долин нижнего Днепра и реки Молочной. (Автореферат дисс.). Киев, 1957.
- Топачевський В. О. Рештки коня, близького до сивалікського, тушкачка роду *Paralactaga* з верхньопліоценових відкладів півдня УРСР.— Допов. АН Укр. РСР, 1959, № 8.
- Флеров К. К. Кабарги и олени.— В кн. «Фауна СССР. Млекопитающие», т. I, вып. 1. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Флеров К. К. Единорог-эламотерий.— Природа, 1953, № 11.
- Френцель В. и Тролль К. Растительные зоны северной Евразии во время последнего оледенения.— В кн. «Вопросы геологии четвертичного периода». М., ИЛ, 1955.
- Хавесон Я. И. Верблюды рода *Paracamelus*.— Докл. АН СССР, 1950, т. LXX, № 5.
- Хавесон Я. И. Дикий одnogорбый верблюд из отложений оз. Севан (Армения).— Докл. АН СССР, 1954а, т. XCVIII, № 3.
- Хавесон Я. И. Третичные верблюды Восточного полушария.— Труды ПИН, 1954б, т. XVII.
- Хавесон Я. И. Третичные и четвертичные верблюды Восточного полушария (Автореферат дисс.). Москва, 1963.
- Хоменко И. *Camelus bessarabiensis* и другие ископаемые формы Южной Бессарабии.— Труды Бессарабск. об-ва естеств. 1912, т. III.
- Хоменко И. Открытие руссильонской фауны и другие результаты наблюдений в Южной Бессарабии.— Труды Бессарабского об-ва естеств., 1914а, т. VI.
- Хоменко И. Материалы по палеонтологии третичных и послетретичных млекопитающих Северного Кавказа.— Труды Ставроп. об-ва по изуч. Сев.-Кав. края, 1914б, т. III (1913).
- Хоменко И. Руссильонский ярус в среднем плиоцене Бессарабии.— Труды Бессарабск. об-ва естеств., 1915, т. VI.
- Цейнер Ф. Плейстоцен. М., ИЛ, 1963.
- Черныш А. П. Поздний палеолит Среднего Приднестровья.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1959, т. XV.
- Шапдер Е. В. Проблема границы неогеновой и четвертичной (антропогенной) систем.— Труды Комиссии по изуч. четверт. периода, 1962, т. XX.
- Шевченко А. И. Мелкие млекопитающие из плиоценовых и раннеантропогенных отложений юга западной части Русской равнины и их стратиграфическое значение. (Автореферат дисс.). Киев, 1963.
- Шергина П. А. Четвертичная фауна млекопитающих Среднего и Южного Урала и ее стратиграфическое значение. (Автореферат дисс.). М., 1951.
- Щеглова В. В. Большерогие олени, их систематическое положение и стратиграфическое распределение. (Автореферат дисс.). М., 1949.
- Щеглова В. В. О систематическом положении и истории развития большерогих оленей.— Докл. АН СССР, 1950, т. LXXIII, № 4.
- Щеглова В. В. О большерогих оленях (рода *Megaloceros*) на территории СССР.— Ученые зап. БГУ, серия геол. 1958а, вып. 43.

- Щеглова В. В. Об остатках мелкого мамонта (*Elephas primigenius minor* W. Gromov) из верхнепалеолитической стоянки Елисеевичи.— Докл. АН БССР, 1958б, т. II, № 7.
- Щеглова В. В. О возрасте фауны Бердыжской и Юровичской палеолитических стоянок.— Бюлл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1961а, № 26.
- Щеглова В. В. К вопросу о различиях в коренных зубах разного порядкового номера у мамонта.— Докл. АН БССР, 1961б, т. V, № 10.
- Щеглова В. В. О фауне антропогенных млекопитающих Белоруссии.— В кн. «Палеонтология и стратиграфия БССР». Минск, изд-во «Наука и техника», 1963.
- Яковлев С. А. Основы геологии четвертичных отложений Русской равнины. М., Госгеолтехиздат, 1956.
- Яцко И. Я. Скелет *Elephas wüsti* M. Palv. из террасовых отложений Хаджибейского лимана вблизи Одессы.— Праці Одеського держ. унів., 1948, т. 2, вып. 2 (54).
- Яцко И. Я. Континентальные фации в верхнем неогене юга УССР и их униониды.— Труды Одесского гос. ун-та, серия геол. и геогр., 1959, т. 149, вып. 6.
- Abel O. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, 1922.
- Abel O. und Kyrle G. Die Drachenhöhle bei Mixnitz.— Speläologische Monographien, Bd. VII, Wien, 1931.
- Adam K. D. Das Backzahngewiss des *Elephas antiquus* Falconer von der unteren Murr (Württemberg).— Diss. Tech. Hochschule, Stuttgart, 1948.
- Adam K. D. Die altpleistozänen Säugetierfaunen Südwestdeutschlands.— Neues Jahrb. Geol. Paleontol., 1952, N 5.
- Adam K. D. *Elephas meridionalis* Nesti aus den altpleistozänen Goldshöfer Sanden bei Aalen (Württemberg).— Eiszeitalter und Gegenwart, 1953а, Bd 3.
- Adam K. D. Die Bedeutung der altpleistozänen Säugetierfaunen für die Gliederung des Eiszeitalters.— Geol. bavarica, 1953б, N 12.
- Adam K. D. Säugetier-Funden im württembergischen Pleistozän.— Vortrag der 5. Hauptversammlung der deutschen Quartärvereinigung, Stuttgart, 1953в.
- Adam K. D. Die mittelpleistozänen Faunen von Steinheim an der Murr (Württemberg).— Quaternaria, 1954а, I.
- Adam K. D. Die zeitliche Stellung der Urmenschen-Fundschicht von Steinheim an der Murr innerhalb des Pleistozäns.— Eiszeitalter und Gegenwart, 1954б, Bd. 415.
- Adam K. D. Zur Phylogenie der pleistozänen Elephanten Europas.— Actes IV Congr. internat. quatern. Roma, 1957.
- Adam K. D. Die Bedeutung der pleistozänen Säugetierfaunen für die Geschichte des Eiszeitalters.— Stuttg. Beitr. z. Naturkunde, 1961, N 78.
- Adam K. D. Von Heppenloch zur Sibyllenhöhle.— Jahresh. Karst und Höhlenkunde, 1963, Bd. XXXII, H. 4.
- Adam K. D. Die Großgliederung des Pleistozäns in Mitteleuropa.— Stuttg. Beitr. z. Naturkunde, 1964, N 132.
- Antonius O. Die Rassengliederung der quartären Wildpferde Europas.— Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien, 1912, Bd. LXII, H. 2—4.
- Antonius O. *Equus Abeli* nov. sp.— Beitr. zur Paleontol. und Geol. Österreichs-Ungarns, 1913, Bd. XXVI.
- Azzaroli A. L'alce di Seneze.— Palaeontogr. Ital., 1952, v. XLVII (n. s. v. XVII).
- Azzaroli A. The deer of the Weybourn Crag and Forest Bed of Norfolk.— Bull. Brit. Mus. Natur. Hist., Geol., 1953, v. II, N 1.
- Behm-Blancke G. Altsteinzeitliche Rastplätze im Travertingebiet von Taubach, Weimar, Eringsdorf. Weimar, 1960.

- Berckhemer F. Über die Riesenhirschfunde von Steinheim an der Murr. Jahresh. Vereines vaterl. Naturkunde Württemberg, 1940, Bd. IV.
- Bököni S. Zur Urgeschichte der Haustiere und der Fauna der archäologischen Vorzeit in Ungarn.— Z. Tierzücht u. Züchtungsbiol., 1958, Bd. 72, H. 3.
- Bout P. Le Villafranchien du Velay et du bassin hydrographique moyen et supérieur de l'Allier Le Puy, 1960.
- Boule M. Description géologique du Velay.— Bull. Serv. carte géol. France, 1894, t. IV.
- Boule M. Etude géologique et paléontologique des Grottes de Grimaldi. T. I—1906, fasc. I; 1910, fasc. III; 1919, fasc. IV.
- Brandt J. F. Monographie der tichorhinen Nashörner.— Mém. Acad. imp. Sci. SPB., 1877, v. XXIV, N 4.
- Breuil L., Koslowsky L. Etudes de stratigraphie paléolithique dans le nord de la France, la Belgique et l'Angleterre.— L'Anthropologie, 1931, t. XLI, N 5—6.
- Caterini F. Bovini fossili del Museo di Geologia della Università di Pisa.— Atti Soc. toscana sci. naturali, Pisa, 1925, v. XXXVI.
- Dietrich W. O. *Elephas primigenius fraasi*, eine schwäbische Mammutterrasse.— Mitt. Königl. Naturalienkab. Stuttgart, 1912, N 78.
- Dietrich W. O. Über den Rixdorfer Horizont im Berliner Dilluvium.— Z. Deutsch. geol. Ges., 1932, Bd. 84, H. 1.
- Dietrich W. O. Neue Funde des etruskischen Nashorns in Deutschland und die Frage der Villafranchium-Faunen.— Geologie, 1953, Jg. 2, N 6.
- Dietrich W. O. Übergangsformen des Südelefanten (*Elephas meridionalis* Nesti) im Altpleistozän Thüringens.— Geologie, 1958, Jg. 7, N 3—6.
- Dietrich W. O. *Hemionus Pallas* im Pleistozän von Berlin.— Vertebrata palasiatica, 1959, v. III, N 1.
- Dubois A. et Stehlin H. La grotte de Cotencher station moustérienne.— Mém. paléontol. Suisse, 1933, v. LII—LIII.
- Edinger T. Über jungdiluviale Säugetiere aus dem Emschergebiet.— Palaeontol. Z., 1934, Bd. 13, N 1/2.
- Ehrenberg K. Über Art-Wandlung und Artbenennung.— Biologia generalis, 1928, Bd. IV, Lief. 6—8.
- Ehrenberg K. Ein fast vollständiges Bärenskelett aus dem Alt-Diluvium von Hundheim in Nieder-Österreich.— Verhandl. zoll.-bot. Ges. Wien, 1933, Bd. LXXXIII.
- Erdbrink D. P. On one of the oldest known remains of common elk, *Alces alces* L. found recently in the Netherlands.— Geol. en mijnbouw, N. S., 1954, Jg. 16.
- Fejfar O. Seznam druhů fosilních ssavců z jeskyně C 718 na Zlatém koni u Koněprus.— Věst. Ústřed. ústavu geol., 1956, roč. XXXI, N 6.
- Fejfar O. Review of quaternary vertebrata in Czechoslovakia. INQUA, VI Internat. Congr., Warszawa, 1961.
- Freudenberg W. Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa.— Geol. und Paläontol. Abhandl., 1914, N. F., 12, H. 4—5.
- Heintz A. The mammoth teeth from Norway.— Norsk geol. tidsskr., 1955, Bd. 34, H. 2—4.
- Hermann R. Über *Rhinoceros mercki* Jäg. im Diluvium Westpreußens.— Z. Deutsch. geol. Ges., 1912, Bd 63.
- Hilzheimer M. Wisent und Ur im königlichen Naturalienkabinett zu Stuttgart.— Jahresh. Vereines vaterl. Naturkunde Württemberg, 1909.
- Hilzheimer M. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Bisonten.— Arch. Naturgesch., Abt. A, 1918, Jg. 84, H. 6.
- Hooijer D. A. Notes on some fossil mammals of the Netherlands.— Arch. Mus. Teylor, Ser. 3, 1947, v. 10.
- Hooijer D. A. *Archidiskodon planifrons* (Falconer et Cautley) from the Tatrot zone of the Upper Siwaliks.— Leidse geol. meded. 1955, bd 20.
- Hooijer D. A. The correlation of fossil mammalian faunas and the plio-

- pleistocene boundary in Java.—Proc. Köninkl. nederl. akad. wet., ser. B, 1957, Bd 60, N 1.
- Hooijer D. A. On the dredged specimens of *Anancus*, *Archidiskodon* and *Equus* from the Schelde Estuary, Netherlands.—Leidse geol. meded., 1953, Bd 17.
- Hopwood A. S. Fossil Proboscidea from China.—Palaeontol. Sinica, Ser. C, 1935, v. 9, pt. 3.
- Hopwood A. S. The former distribution of caballine and zebra horses of Europe and Asia.—Proc. Geol. Soc. London, 1936, v. 4.
- Hopwood A. S. The upper and lower limits of the Pliocene.—Rep. of the 18-th Sess. Internat. Geol. Congr., 1948, pt. XI, London, 1951.
- Jacobi A. Die Verbreitung der Rentiere und die Kontinentalverschiebung.—X Congr. internat. zool., Budapest, 1927. Budapest, 1929.
- Janossy D. Die Aurignacien Fauna der Höhle von Istállöskö.—Földt. közlöny, 1952, v. 32, N 1—6.
- Janossy D. Neueres Vorkommen seltener Säugetiere (*Sicista*, *Apodemus*, *Asinus*) aus dem ungarländischen Spätpleistozän.—Földt. közlöny, 1953, v. 33, N 10—12.
- Janossy D. Der erste Nachweis von *Hippopotamus antiquus* Desm. 1822 im ungarischen Altpleistozän (Budapest).—Allat. Közlem., 1962, v. XLIX, N 1—4.
- Janossy D. Leztinterglaziale Vertebraten-Fauna aus der Kalman Lambrecht Höhle (Bükk-Gebirge, NO-Ungarn).—Acta, zool. Acad. scient. Hung., 1964, v. 10, N 1—2.
- Johnson R. Notice of a new species of deer from the Forest Bed.—Ann. and Mag. Natur. Hist., 1874, Ser. 4, v. 13.
- Kahlke H. D. Der altpleistozäne *Verticornis*-Kreis und die Frage der Entstehung der Riesenchirsche (*Megaceros*).—Hallesches Jahrb. Mitteldeutsche Erdgeschichte, 1951, Bd I, Lief. 3.
- Kahlke H. D. Die Cervidenreste aus den altpleistozänen Ilmkiesen von Süßenborn bei Weimar, Berlin. 1956.
- Kahlke H. D. Die Cervidenreste aus den altpleistozänen Tonen von Voigstedt bei Sangerhausen. T. I.—Abhandl. Deutsch. Akad. Wiss., Kl. Chem., Biol., Geol., 1958a, Jg. 1956, N 9.
- Kahlke H. D. Die jungpleistozänen Säugetierfaunen aus dem Travertingebiet von Taubach, Weimar, Eringsdorf.—Alt-Thüringen, 1958b, Bd. III.
- Kahlke H. D. Ein Steppenhirschgeweih aus den altpleistozänen Tonen von Voigstedt bei Sangerhausen.—Geologie, 1958b, Jg. 5, N 4—5.
- Kahlke H. D. The early middle pleistocene fauna of Süßenborn.—Anthropos, 1960, Suppl. Mammalia pleistocaenica, I, 1960.
- Kahlke H. D. A summary of stratigraphical and paleontological observation in the lower layers of Choukoutien, Loc. I, and the chronological position of the site.—Vertebrata palasiatica, 1961a.
- Kahlke H. D. Revision des Säugetierfaunen der klassischen deutschen Pleistozän-Fundstellen von Süßenborn, Mosbach und Taubach.—Geologie, 1961b, Jg. 10, N 4—5.
- Kahlke H. D. Das Pleistozän von Voigstedt. In: Exkursionführer Geol. Ges. DDR, s. 1., 1962a.
- Kahlke H. D. Die Kiesen von Süßenborn. In: Exkursionführer Geol. Ges. DDR, s. 1., 1962b.
- Kahlke H. D. *Ovibos* aus den Kiesen von Süßenborn. Ein Beitrag zur Systematik und Phylogenie der Ovibovinen und zur Stratigraphie des Pleistozäns.—Geologie, 1963a, Jg. 12, N 8.
- Kahlke H. D. *Rangifer* aus den Sanden von Mosbach.—Paläontol. Z., Bd 37, N 3—4.
- Kahlke H. D. Early middle pleistocene (*Mindel/Elster*) *Praeovibos* and *Ovibos*.—Commentationes biol., Soc. Scient. Fennica, 1964, v. XXVI, N 5.
- Kleinschmidt O. Bemerkungen zur vorstehender Mitteilung und Nachtrag — *Falco*, 1936, Jg. XXXII, N 1.

- Kowalsky K. Katalog ssakow pleistocenu Polski. Kraków, 1959.
- Kowarzik R. Der *Moschusochs* in Diluvium Europas und Asiens.—Denkschr. Math.-naturwiss. Kl. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, 1912, Bd 87.
- Kretzoi M. *Mammonteuus hungaricus*, ein neues Waldmammut aus Ungarn.—Földt. közlöny, 1941, v. 71, N 7—12.
- Kretzoi M. Der *Moschusochs* in Ungarn.—Föll. közlöny. 1942, v. 72.
- Kretzoi M. Bericht über die kalabrische (villafrankische) Fauna von Kislang.—Magyar állami földt. int. évi jelentése, 1954a, k. 1.
- Kretzoi M. Ostrich and camel remains from the central Danube basin.—Acta, geol., 1954b, t. II, fasc. 3—4.
- Kretzoi M. Stratigraphie und Chronologie.—Prace Inst. geol. Warszawa, 1961, t. XXXIV.
- Krumbiegel I. Biologie der Säugetiere. Bd. I, II, 1954.
- Kurten B. The bears and Hyenas of the Interglacials.—Quaternaria, 1957, IV.
- Kurten B. On the bears of Holsteinian Interglacial.—Stockholm. Contrib. geol., 1959, v. II, N 5.
- Kurten B. Chronology and faunal evolution of the earlier European glaciations.—Commentationes biol., Soc. Scient. Fennica, 1960a, v. XXI, N 5.
- Kurten B. An attempted parallelization of the Quaternary mammalian fauna of China and Europe.—Commentationes biol. Soc. Scient. Fennica, 1960b, v. XXIII, N 8.
- Kurten B. Villafranchian faunal evolution.—Commentationes biol., Soc. Scient. Fennica, 1963, v. XXVI, N 3.
- Kuss S. E. Altpleistozäne Reste des *Hippopotamus amphibius* Desmarest vom Oberrhein.—Jahresh. Geol. Landesamt Baden-Württemberg, 1957, Bd 2.
- Lehmann U. Der Ur im Diluvium Deutschlands.—Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Abt. B, 1949, Bd 90, N 2.
- Lehmann U. Die Fauna des Vogelherds bei Stetten in Lontal (Württemberg).—Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Abt. B, 1954, Bd. 99, N 1.
- Lehmann U. Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb).—Mitt. geol. Staats-inst., Hamburg, 1957, N 26.
- Leithner O. F. Der Ur.—Ber. Internat. Ges. Erhalt. Wiss., 1927, Bd 2, H. 1.
- Loose H. *Dicerorhinus hemiteochus* Falc. in the Netherlands.—Proc. Köninkl. nederl. akad. wet., B, 1961a, v. LXIV, N 1.
- Loose H. *Dicerorhinus kirchbergensis* in the tiglian? —Proc. Köninkl. nederl. akad. wet., B, 1961b, v. LXIII, N 3.
- Lüttschwager H. Kritische Bemerkungen zur Unterscheidung der Gattungen *Bison* und *Bos* an dem *Astragalus*-Knochen.—Anat. Anz., 1950, Bd. 97, H. 18.
- Mayet L., Roman F., Deperet Ch. Des elephants phocènes.—Ann. Univ. Lyon, n. s., 1923, N 43.
- Meyer H. Über fossile Reste von Ochsen.—Nova acta phys.-med. Acad. Caes. Leop.-Car., 1885, Bd. 17, N 1.
- Migliorini C. The plio-pleistocene boundary in Italy.—Rep. of the 18-th Sess. Geol. Congr. London, 1948. London, 1950.
- Necrasov O. Nouvelle contribution à l'étude de l'*Equus* (*Asinus*) *hydruntinus* Reg.—Ann. Ştiinţ. Univ. Jasi, s. n., sect. II, 1960, t. VI, fasc. 2.
- Necrasov O. Descoperie in cursul săpăturilor de la Techirghiol.—In: Mat. şi cercetări Arheologice, t. VIII. Editura Acad. Rep. Pop. Romine, 1962.
- Necrasov O., Haimovici S. Sur la présence d'une espèce pleistocène d'*Equus hydruntinus* Reg. dans le néolithique roumain. 1.—Ann. Ştiinţ. Univ. Jasi, s. n., sect. III, 1959, t. V.
- Nehring A. Fossile Reste eines Wildesel aus der Lindentaler Hyaenenhöhle bei Gera.—Z. Ethnol., 1879, Bd 11.
- Nehring A. Übersicht über vierundzwanzig mitteleuropäische Quartärfaunen.—Z. Deutsch. geol. Ges., 1880.
- Nehring A. Fossile Pferde aus deutschen Diluvialablagerungen und ihre Beziehungen zu den lebenden Pferden.—Landwirtsch. Jahrb., 1884.

- Nehring A. Über Riesen und Zwergen des *Bos primigenius*.—Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 1889, Bd. VI.
- Nehring A. Über eine besondere Riesenhirsch-Rasse aus der Gegend von Kottbus, sowie über die Fundverhältnisse der betr. Reste.—Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 1891, Bd. VIII.
- Nobis G. Zur Frühgeschichte der Pferdezucht.—Z. Tierzücht. und Züchtungsbiol., 1962, Bd 76, H. 2—3.
- Osborn H. F. Proboscidea, a monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodonts and elephants of the world, v. 2. N. Y., 1942.
- Owen R. A history of British fossil mammals and birds. London, 1846.
- Owen R. Description of some mammalian fossils from the Red Crag of Suffolk.—Quart. J. Geol. Soc. London, 1856, v. 7, pt. 1.
- Papp A. und Thénius E. Über die Grundlagen und Gliederung des Jungtertiärs und Quartärs in Nieder-Osterreich.—Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, 1949, Bd. 158, H. 9—10.
- Pavlov M. Séléonodotes posttertiaires de la Russie.—Зан. АН, СПб, серия VIII, отд. физ.-мат. наук, 1906, т. XX, N 1.
- Pavlov M. Les éléphants fossiles de la Russie.—Nouv. Mém. Soc. imp. naturelle de Moscou, 1910, t. XVII, N 2.
- Pavlov M. Rangifer tarandus.—Бюлл. МОИП, серия геол., 1927, т. 5, № 2.
- Pavlov M. Mammifères posttertiaires sur les bords du Volga près de Senguley et quelques formes provenant d'autres localités.—Ежегодник русск. палеонтол. об-ва. 1929, т. 9.
- Pei Wen-chung. The zoogeographical division of quaternary mammalian fauna in China.—Vertebrata palasiatica, 1957, v. 1, N 1.
- Pilgrim G. The fossil Bovidae of India.—Palaeontol. ind., N. S., 1939, v. XXVI, N 1.
- Rădulescu C. Quelques observations sur *Equus scythicus*.—Zoll, Anz., 1962, Bd. 169, H. 9—10.
- Rădulescu C. et Samson P. Remaques sur quelques équidés quaternaires de Roumanie.—Zool. Anz., 1962, Bd 168, H. 5—6.
- Regalia E. Sull *Equus (Asinus) hydruntinus Regalia* della grotte di Romanelli.—Arch. per l'anthrop. e l'etnol., 1907, v. 37.
- Reichenau v. M. Über eine neue fossile Bärenart, *Ursus deningeri* mihi, aus den fluviatilen Sanden von Mosbach.—Jahrb. Nassau. Ver. Naturkunde, 1904, Jg. 57.
- Report of the 18-th session of the Geological Congress, London, 1948 pt. IX, the plio-pleistocene boundary. London, 1950.
- Reynolds S. H. Hippopotamus.—In: British pleistocene mammalia. V. III, pt 1. London, 1922.
- Rydziewicz Z. *Ovibos recticornis* n. sp. Ein Beitrag zur Systematik der Unterfamilie *Ovibovinae*.—Bull. Acad. polon. sci. et lettres, Ser. B, 1933, N 1—5.
- Rydziewicz Z. Systematic place of the fossil musk-ox from the Eurasian diluvium.—Prace Wroclawsk. towar. naukow., ser. B, 1955, N 49.
- Samson und Radulescu C. Beiträge zur Kenntnis der Chronologie des jüngeren Lösses in der Dobrudscha (Rumänische Volksrepublik).—Eiszeitalter und Gegenwart, 1959, Bd 10.
- Samson P., Radulescu C. Les faunes mammalogiques du pleistocène inférieur et moyen de Roumanie.—C. R. Acad. Sci., Paris, 1963, t. 257.
- Schaub S. Oberpliozäne Säugetierfauna von Senze und ihre verbreitungsgeschichtliche Stellung.—Eclogae. geol. helv., 1943, v. 36, N 2.
- Schertz E. Zur Unterscheidung von *Bison priscus* Boj. und *Bos primigenius* Boj. an Metapodien und Astragalus.—Senkenbergiana, 1936, Bd 18, N 1—2.
- Schirmeisen R. Altdiluviale Mahlzeitreste auf dem Lateinerberg bei Brünn.—Verhandl. naturforsch. Ver. Brünn., 1927.
- Schreuder A. A note on the carnivora of the tegelen clay.—Arch. neerl. zool., 1935, t. II, N 1.

- Schreuder A. Upper Pliocene Proboscidea out of the Scheldt and the lower Rhine.—Leidse geol. meded., 1944, bd 14, N 1.
- Schreuder A. The Tegelen fauna, with a description of the new remains of its rare components (*Leptobos*, *Archidiskodon meridionalis*, *Macaca*, *Sus strozzy*).—Arch. neerl. zool., 1945, t. VII, N 1—2.
- Scott W. B. A history of land mammals in the western hemisphere. N. Y., 1937.
- Sickenberg O. Die Säugetierfauna der Fuchs- oder Teufelslucken bei Eggenburg.—Verhandl. Zool.-bot. Ges. Wien, 1933, Bd. LXXXIII.
- Sickenberg O. Über die Größe der pleistozänen Pferde der Caballus-Gruppe in Europa und Nordasien.—Eiszeitalter und Gegenwart, 1962a, Bd 12.
- Sickenberg O. Die Säugetiere aus den elsterzeitlichen Kiesen (Pleistozän) von Bornhausen am Harz.—Geol. Jahrb., 1962b, Bd 79.
- Simpson G. G. The principles of classification and a classification of mammals.—Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1945, v. 85.
- Soergel W. Das Aussterben diluvialer Säugetiere und die Jagd des diluvialen Menschen. Jena, 1912.
- Soergel W. Die diluvialen Säugetiere Badens. Teil I. Alteres und mittleres Diluvium.—Mitt. Badisch. geol. Landesanst., 1923, Bd IX.
- Soergel W. Der Bär von Süßenborn.—Neues Jahrb. Mineral., Geol., Paläontol., 1926, N 2.
- Soergel W. *Cervus megaceros mosbachensis* n. sp. und die Stammesgeschichte der Riesenhirsche.—Abhandl. Senkenberg. naturforsch. Ges., 1927a, Bd 39, H. 4.
- Soergel W. Exkursion in das Travertingebiet von Eringsdorf.—Paläontol. Z., 1927b, Bd VIII.
- Soergel W. Renntiere des deutschen Alt- und Mitteldiluviums.—Paläontol. Z., 1941, Bd. XXII, N 3—4.
- Stehlik A. Die fossilen Säugetiere von Stránská Skála bei Brno.—Práce Moravské přírodověd. společnosti, 1934, sv. IX, N 6.
- Stehlin H. Über die fossilen Asiniden Europas.—Eclogae. geol. helv., 1933, v. 26, N 2.
- Stehlin H., Grazziosi P. Ricerche sugli Asinidi fossili d'Europa.—Mém. Soc. paléontol. suisse, 1935, t. 56.
- Stefanescu G. Le chameau de Roumanie.—An Mus. geol. si paleontol., 1895.
- Thénius E. Über die Alterseinstufung der Arsenalterrasse bei Wien.—Mitt. Geol. Ges. Wien, 1945, Bd 45.
- Thénius E. Neue Wirbeltierfunde aus dem Altpleistozän von Niederösterreich.—Jahrb. geol. Bundesanst., 1956, Bd 99.
- Thénius E. Über einen Kleinbären aus dem Pleistozän von Slowenien.—Slov. Akad. znan. umetnosti. rozpr., 1958, sv. 4.
- Thénius E. Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin, 1960.
- Thénius E. Über die Bedeutung der Paläökologie für die Anthropologie und Urgeschichte. In: Theorie und Praxis der Zusammenarbeit zwischen den antropologischen Disziplinen, Symposium 1959, Berlin, 1961.
- Thénius E. Die Großsäugetiere der Pleistozäns von Mitteleuropa.—Z. Säugetierkunde, 1962, Bd 27, H. 2.
- Toepfer V. Ein Saiga-Hornzapfen aus den saaleeiszeitlichen Zeuchfelder Sander bei Freiburg (Unstrut).—Geologie, 1964, Jg. 13, N 1.
- Trumler E. Entwurf einer Systematik der rezenten Equiden und ihrer fossilen Verwandten.—Säugetierkundl. Mitt. München, 1961, Jg. 9, H. 3.
- Van der Feen P. Fossil elephants in the Netherlands.—Geol. en mijnbouw, n. s., 1957, bd 19, N 7.
- Van der Vlerk M., Florschütz F. The palaeontological base of the pleistocene in the Netherlands.—Verhandl. Köninkl. nederl. akad. wet. afd. natuurkunde, 1953, bd XX, N 2.
- Villalta J. Una nueva especie de *Hipparion* del Villafranchense.—Museo de la Ciudad de Sabadell, 1948, v. IV.

- Vaufrey R. Le paléolithique italien.— Arch. Inst. paléontol. Hum., 1928, Mém. 3.
- Vaufrey R. Proboscidiens. Étude systématique. In: Traité de paléontologie, t. VI, N 2, Paris, 1958.
- Viret M. J. Les loess à bancs durcis de Saint Vallier (Drome) et sa faune de mammifères villafranchiens.— Nouv. arch. hist. natur. Lyon, 1954, fasc. IV.
- Viret M. J. Considerations sobre las faunas villafranchienses de Europa.— Cursos y conferencias del Instituto «Lucas Mallada», 1956, fasc. III.
- Woldstedt P. Eine neue Kurve der Würm-Eiszeit.— Eiszeitalter und Gegenwart, 1958, Bd 9.
- Wurm A. Über Rhinoceros etruscus Falc. von Mauer. a. d. Elsenz.— Verhandl. Naturhist.-med. Ver. zu Heidelberg, N. F. 1914, Bd XII.
- Wüst E. Untersuchungen über das Pliozän und das älteste Pleistozän Thüringens.— Abhandl. Naturf. Ges. zu Halle, 1901, Bd 23.
- Zeuner F. Dating the past. London, 1952.
- Zeuner F. The Pleistocene period. London, 1959.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Сопоставление расчленений	5
Глава II. Распределение во времени важнейших местонахождений	12
Глава III. О ландшафтах Европы в антропогене	22
Глава IV. Обзор наиболее характерных родов и видов	28
Proboscidea (хоботные)	28
Perissodactyla (непарнопалые)	50
Artiodactyla (парнопалые)	77
Carnivora (хищные)	117
Выводы	124
Литература	128