



ПРИДНЕСТРОВСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ им. Т.Г. ШЕВЧЕНКО



МИНИСТЕРСТВО
СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
И ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ ПМР



ПРИДНЕСТРОВСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ РАЕН

Научно-исследовательский институт биологических исследований ПГУ



Естественно-географический
факультет



Международная экологическая
ассоциация хранителей реки
«Эко-ТИРАС»



Общественная организация
«Экоспектр-Бендеры»

ГЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СЕВЕРНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

*Материалы IV Международной
научно-практической конференции
9-10 ноября 2012 г.*



ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
(PROBOSCIDEA, CARNIVORA) КОНЦА СРЕДНЕГО – НАЧАЛА ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА
НА ЮГЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ, БАССЕЙН ДНЕСТРА

И.В. Фооронова¹, М.В. Сотникова²

¹Институт геологии и минералогии им. В.С. Соболева, СО РАН, Новосибирск

²Геологический институт РАН, Москва

MORPHOLOGICAL FEATURES OF SOME REPRESENTATIVES OF MAMMAL FAUNA (PROBOSCIDEA,
CARNIVORA) IN THE END OF THE MIDDLE — BEGINNING OF LATE PLEISTOCENE
ON THE SOUTH OF EASTERN EUROPE, DNIESTER BASIN

I. Foronova¹, M. Sotnikova²

¹Sobolev Institute of Geology and Mineralogy, SB of RAS, Russia.

²Geological Institute of RAS, Russia

Carnivora and Proboscidea from Mousterian layer 11 in the Palaeolithic site Molodovo V (Ukraine, Dniester basin) are revised. It was found that morphologically and metrically the large felid is close to the ancient fossil European lion – Panthera (Leo) fossilis, while the mammoth is related to thin-enamel members of Mammuthus primigenius group.

Введение

Археологическая стоянка Молодова V – **важнейший** памятник палеолита Европы, расположена на правом берегу р. Днестр в Черновицкой области Украины. Многочислен-

ные ее культурные слои и горизонты, приуроченные к толще лессовидных суглинков с погребенными почвами, охватывают время от Мустье (слои 12, 11 и 10 в) до Мезолита включительно (Многослойная палеолитическая..., 1987). Ископае-

мый фаунистический материал происходит из наиболее информативного слоя 11, который накапливался в суровых климатических условиях, в период между интерстадиалами Бреруп и Оддерраде. Этот слой перекрывается отложениями, из которых получены C14 датировки: более 40 300 лет назад (GrN 4017) и древнее 45 600 лет назад (ЛГ -17) (Иванова, 1987). В слое 11 найдены остатки млекопитающих мамонтового комплекса: *Mammuthus primigenius*, *Ursus arctos*, *Panthera spelaea*, *Coelodonta antiquitatis*, *Equus caballus*, *Bison priscus*, *Rangifer tarandus*, *Cervus elaphus*. Мелкие млекопитающие представлены: *Dicrostonyx cf. torquatus*, *Lemmus* (?) sp., *Microtus (Microtus) ex. gr. arvalis-agrestis*, *Microtus (Stenocranius) gregalis*. Состав фауны указывает на широкие открытые ландшафты, а многочисленные находки копытного лемминга и северного оленя, свидетельствует об очень холодном и сухом климате времени формирования слоя 11 (Алексеева, 1987).

Авторами было проведено дополнительное детальное изучение остатков представителей отрядов Proboscidea и Carnivora (основных групп в четвертичных фаунистических сообществах), что позволило уточнить морфологическую характеристику, таксономический статус и некоторые филетические особенности пантеры и мамонта из мустьерского слоя 11.

Материал и метод

Изученный материал является частью палеонтологической коллекции Геологического института РАН (GIN 4364). Крупная пантера (GIN 4364/MV60-K8) изучена по нижней челюсти. Мамонты анализировались по серии коренных зубов МЗ (GIN 4364/MV157-174). Для анализа остеологического материала применялись общепринятые сравнительно-морфологический и морфометрический методы. При изучении зубов мамонтов использовался метод построения и анализа многомерных диаграмм (моделей) изменчивости слонов мамонтовой линии (Форонова, Зудин, 1986; Foronova, Zudin, 1999; Форонова, 2001; Foronova, 2007).

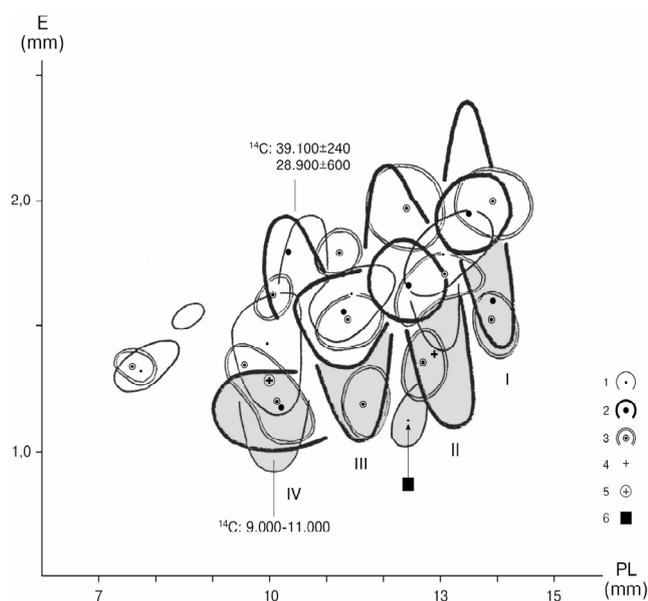


Рис. 1. Совмещение контуров адаптивных пиков, представляющих основные фенотипические стадии *Mammuthus primigenius* s. l. Европы, Западной и Восточной Сибири.

Координаты: PL – длина пластины; E – толщина эмали. Контуров региональных адаптивных пиков:

1 (тонкая линия) – Европа, 2 (толстая линия) – Западная Сибирь, 3 (тонкая двойная линия) – Восточная Сибирь. Крестиками отмечены: 4 – *Mammuthus primigenius fraasi*, голотип, 5 – *Mammuthus primigenius primigenius*, неотип; квадратом: 6 – *Mammuthus primigenius* из 11 слоя стоянки Молодова V. Тонкоэмалевые группы адаптивных пиков затемнены; точками отмечены центры адаптивных пиков. Римские цифры соответствуют: I – *Mammuthus* sp. (E: 1.3 – 1.75 mm); II – *M. primigenius cf. fraasi* (E: 1 – 1.5 mm); III – *M. primigenius ssp.* (E: 1.1 – 1.5 mm); IV – *M. primigenius primigenius* (E: 1.0 – 1.3 mm)

Результаты и обсуждение

Наибольшее количество костей из 11 слоя стоянки Молодова V принадлежит мамонтам. Традиционно изучались только зубы последней смены, морфометрические признаки которых несут максимум информации о таксономическом ранге и экологической приуроченности этих животных. Выборка из 20-ти МЗ весьма однородна и принадлежит форме мамонта, близкой к *Mammuthus primigenius* раннего типа (по классификации Э.А. Вангенгейм, 1961). Для описываемых зубов характерны: 23-24 пластины; небольшая ширина коронки – от 77 до 90 мм; частота пластин на 100 мм коронки – 7.5 – 8.0; средняя длина одной пластины – 12.6 мм (от 11.5 до 13.2); средняя толщина эмали – 1.4 мм (от 1.0 до 1.5). Вместе с тем, зубы из Молодова V отличаются своеобразным сочетанием признаков, которое отмечалось прежде, но не могло найти объяснения у исследователей (Алексеева, 1987). Оно выражается в том, что значения частоты и длины пластин у этих мамонтов полностью соответствуют таким же параметрам для ранней формы *M. primigenius*. Тогда как другой важный признак – толщина эмали, находится за пределами ее изменчивости у ранних мамонтов, и отвечает значениям поздней формы этого вида. Такое «несогласованное» изменение этих двух основных диагностических признаков (в отличие от традиционного представления об их зависимом и постепенном изменении в процессе эволюции) имеет место и периодически фиксируется в мамонтовой филетической линии на протяжении всего времени ее существования, начиная с самых древних форм.

Изучение данного материала с использованием метода построения и анализа многомерных диаграмм изменчивости слонов мамонтовой линии (Форонова, Зудин, 1986; Foronova, Zudin, 1999; Форонова, 2001, Fig. 17-21, 26; Foronova, 2007, Fig. 2-9) объясняет это несоответствие. Многомерные диаграммы (приведенные в указанных публикациях) построены в координатах толщины эмали и длины/частоты пластин по нескольким тысячам МЗ из многочисленных местонахождений и археологических стоянок Европы и Азии. В целом, они иллюстрируют значительную изменчивость, направленный отбор и дискретность эволюционных процессов в мамонтовой линии. Сложная структура линии состоит преимущественно из так называемых толсто- и тонкоэмалевых адаптивных пиков (форм), рассматриваемых в качестве экологических адаптаций. Диаграммы отчетливо показывают, что на протяжении существования линии преимущественно тонкоэмалевый фенотип неоднократно подхватывался отбором. Иными словами, именно тонкоэмалевые формы на рубежах основных природно-климатических перестроек плейстоцена в направлении похолодания и аридизации климата, могли быть пионерами освоения новых адаптивных зон и обеспечивали прогрессивное развитие мамонтовой линии.

Отмеченное выше своеобразное сочетание значений длины/частоты пластин и толщины эмали проявляется у всех тонкоэмалевых форм в относительной разреженности (раздвинутости) узких пластин в коронке зубов (за счет увеличения межпластинного цементного промежутка). С морфофункциональной точки зрения, этим обеспечивалась еще более эффективная режуще-перетирающая функция (эффект напильника) жевательной поверхности зубов этих мамонтов, адаптированных к суровым условиям среды и питанию жесткой растительностью.

Подводя итог сказанному, можно констатировать, что по комплексу морфометрических данных МЗ и результатам детального анализа основных признаков в рамках разработанной нами методики, мамонты из 11-го слоя Молодова V относятся к типичным тонкоэмалевым представителям рода *Mammuthus*. Ранее (Форонова, 2001; Foronova, 2007, fig. 2, 4) на многочисленном евразийском материале, в пределах этого рода, уже были обозначены и кратко описаны четыре тонкоэмалевые формы с различным таксономическим статусом (преимущественно в ранге подвида) и предварительными названиями: I – *Mammuthus* sp.; II – *M. primigenius cf. fraasi*; III – *M. primigenius ssp.*; IV – *M. primigenius primigenius*. Каждая из этих форм, максимально адаптированная к пе-

ригляциальным природным обстановкам среднего и позднего плейстоцена, имела свой ареал в пределах Евразии (от Крайнего Северо-Востока до Западной Европы включительно). Мамонты из Молодова V, по данным частоты пластин и толщины эмали, приведенным Л. И. Алексеевой (1987), были отнесены в вышеуказанных работах к форме II (Форонова, 2001; Foronova, 2007).

Настоящая ревизия материала и включение в анализ не только значений частоты, но и длины пластин, позволили уточнить положение анализируемых мамонтов в эволюционной последовательности форм слонов. На диаграмме, отражающей изменчивость слонов мамонтовой линии Евразии, они занимают промежуточное положение между формами II и III, или между ранней и промежуточной формами *M. primigenius* (по Э.А. Вангенгейм, 1961). Примечательно, что мамонты из Молодова V соответствуют даже небольшому самостоятельному адаптивному пику между этими двумя формами (рис. 1). Существование ранней и промежуточной форм мамонтов соответствует отрезку времени от конца Заалия до первой половины Вейшелия/Вюрма включительно. Соответственно, мамонтов из Молодова V можно соотносить с самым началом Вюрма.

Две ветви нижней челюсти крупной пантеры из мустьерского слоя 11 первоначально были определены и описаны, как принадлежащие пещерной кошке *Panthera spelaea* (Алексеева, 1987). Проведенный морфометрический анализ показал, что эта пантера имеет много признаков, сближающих ее с крупным степным ископаемым львом *P. (L.) fossilis*, существовавшим в Европе с начала среднего плейстоцена. Среди основных характеристик, объединяющих эти формы, можно отметить: крупные размеры, высокое и массивное тело мандибулы, глубокую, четко обозначенную и высоко расположенную переднюю часть массетерной ямки. Как и у *P. (L.) fossilis*, пропорционально длинный четвертый нижний премоляр пантеры из Молодова V имеет относительно короткий протокинд и крупный передний бугорок. Его развитый задний цингулум несет гребнеобразный цингулярный бугорок, а передний и задний корни имеют практически равные размеры. Длина и ширина нижнего клыка находятся в пределах, данных А. Аржаном (Argant, 2010, fig. 29) для нижнего клыка у *P. (L.) fossilis*. В то же время, щечные зубы у формы из Молодова V, в отличие от *P. (L.) fossilis*, пропорционально узкие. Их пропорции ближе к зубам пещерной кошки, нежели степного льва.

Традиционно считается, что *P. (L.) fossilis* была в основном распространена в Европе в первой половине среднего плейстоцена (Argant et al., 2007). В конце среднего плейстоцена – в Эемии или на границе Заалия/Эемия, появляются формы, имеющие «смешанные» признаки *fossilis* и *spelaea*, с конца Эемия в Европе существует только *P. (L.) spelaea* (Вагуска, 2008; Marciszak, Stefaniak, 2010; Argant, 2010). Однако, с учетом результатов нашего анализа, можно констатировать тот факт, что формы с преобладающими признаками *P. (L.) fossilis* еще продолжали существовать в Европе в самом начале позднего плейстоцена. Сказанное подтверждается данными из наиболее древних уровней вюрма в пещере Аррикрутц в Испании, из которой была описана крупная форма пантеры, отличающаяся от типичной *P. (L.) spelaea* (Altuna, 1981). Имеются также указания на присутствие ископаемых львов с признаками *P. (L.) fossilis* и *P. (L.) spelaea* в австрийском местонахождении Реполюстхоле (Schütt, Hemmer, 1978; Marciszak, Stefaniak, 2010; Sabol, 2011).

Родственные связи ископаемых европейских львов: пещерного – *P. (L.) spelaea* и степного – *P. (L.) fossilis* до конца не выяснены. Большинство ученых рассматривает их, как хроноподвиды видов *P. spelaea* (Вагуска 2008; Marciszak, Stefaniak, 2010; Argant, 2010) или *P. leo* (Schütt, Hemmer, 1978). В то же время, М. В. Сотникова и П.А. Никольский на основе изучения краниологических характеристик пришли к выводу, что *P. (L.) spelaea* и *P. (L.) fossilis* имеют самостоятельный видовой статус (Sotnikova, Nikolsky, 2006). Кладоистический анализ, проведенный для этих двух форм ископаемых львов, позволил также заключить, что *P. (L.) spelaea* не является прямым потомком *P. (L.) fossilis*, а отно-

сится к отдельной линии развития ископаемых львов (Hankó, Korsós, 2007). С последними данными хорошо согласуется сценарий (Sabol, 2011), согласно которому, в среднем плейстоцене (около OIS 6) пещерные львы – *P. (L.) spelaea* отделились от древних локальных популяций ископаемых львов, проникших в альпийские регионы, а затем распространились сначала в горные области Европы, а в позднем плейстоцене – по всей Евразии.

Выводы

На примере детального морфометрического анализа представителей двух основных групп четвертичных фаун – крупной пантеры и мамонта из 11 слоя палеолитической стоянки Молодова V показано, что история развития и экологические адаптации млекопитающих в конце плейстоцена были намного сложнее, чем предполагалось ранее.

Морфологические особенности молододовской пантеры и ее стратиграфическая приуроченность свидетельствуют о существовании крупной формы *P. (L.) cf. fossilis* на территории Восточной Европы в самом начале позднего плейстоцена. Полученные данные подтверждают сценарий развития львиной группы ископаемых пантер в Европе, предложенный М. Саболом (Sabol, 2011), согласно которому реликтовые популяции степных ископаемых львов *P. (L.) fossilis* могли сохраняться на равнинах Европы до времени последнего оледенения. Это означает возможность их совместного существования с популяцией пещерных львов *P. (L.) spelaea* при переходе от среднего к позднему плейстоцену, что до сих пор оспаривалось большинством исследователей.

Что касается мамонтов из стоянки Молодова V, то морфометрические характеристики основных дентальных признаков указывают на их принадлежность к *M. primigenius cf. fraasi* – тонкозmaleвой форме, характерной для перигляциальных условий конца среднего – начала позднего плейстоцена, и распространенной в это время по всей Евразии. Выявленные морфофункциональные особенности зубов, типичные для тонкозmaleвых форм слонов мамонтовой линии, адаптированных к суровым ледниковым обстановкам плейстоцена, в данном случае полностью отвечают перигляциальным условиям времени накопления слоя 11. Выводы об экологической приуроченности описанных мамонтов и их относительный геологический возраст (установленный по их положению в структуре филичетской мамонтовой линии в соответствии с параметрами M3), хорошо согласуются с результатами комплексных исследований 11-го слоя стоянки Молодова V – другими фаунистическими, палеоботаническими и геологическими данными (Иванова, 1987).

Результаты проведенного исследования важны для уточнения систематики и филогении данных групп млекопитающих, необходимы для решения проблем четвертичной биостратиграфии и палеоэкологии, а также для реконструкции природной среды и климатов плейстоцена.

Работа поддержана грантом РФФИ – №12-05-00-904а

References

1. Алексеева Л.И. Териофауна многослойной стоянки Молодова V. // Многослойная палеолитическая стоянка Молодова V. Люди каменного века и окружающая среда. К XII Конгрессу INQUA. М.: Наука, 1987. С. 153–162.
2. Вангенгейм Э. А. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогенных отложений севера Восточной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961, 182 с.
3. Иванова И.К. Палеогеография и палеоэкология среды обитания людей каменного века на Среднем Днестре. Стоянка Молодова V. // Многослойная палеолитическая стоянка Молодова V. Люди каменного века и окружающая среда. К XII Конгрессу INQUA. М.: Наука, 1987. С. 94–123.
4. Многослойная палеолитическая стоянка Молодова V. Люди каменного века и окружающая среда. К XII Конгрессу INQUA. М.: Наука, 1987. 183 с.
5. Форонова И.В. Четвертичные млекопитающие юго-востока Западной Сибири (Кузнецкая котловина): филогения, биостратиграфия, палеоэкология. Издательство СО РАН, Филиал ГЕО, Новосибирск, 2001, 243 с.
6. Форонова И.В., Зудин А.Н. Новый подход к исследованию филогении ископаемых слонов линии *Archidiskodon* - *Mammuthus* Северной Евразии // Биостратиграфия и палеоклиматы плейстоцена Сибири. Новосибирск, 1986. С. 6-31.

7. Altuna, J., 1981. Fund eines Skeletts des Höhlenlöwen (*Panthera spelaea* Goldfuss) in Arrikrutz, Baskenland. Bonnerzoologische Beiträge 32 (1–2), pp. 31–46.

8. Argant, A., 2010. Carnivores (Canidae, Felidae et Ursidae) de Romain-la-Roche (Doubs, France) Revue de Paléobiologie, Genève, 29 (2), pp. 495-601.

9. Argant, A., Jeannet, M., Argant, J., Erbajeva, M., 2007. The big cats of the fossil site Château Breccia Northern Section (Saône-et-Loire, Burgundy, France): stratigraphy, palaeoenvironment, ethology and bio-chronological dating. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M., 259, pp.121-140.

10. Barycka, E., 2008. Middle and Late Pleistocene Felidae and Hyaenidae of Poland. Fauna Poloniae – Fauna Polski 2ns, Museum and Institute of Zoology Polish Academy of Science, Warszawa, 228 pp.

11. Foronova, I.V., 2007. Thin-enamel dental specialization in mammoth evolution: An example of direction selection. Quaternary International, 169-170, pp. 95-104.

12. Foronova, I.V., Zudin, A.N., 1999. The structure of the lineage *Archidiskodon–Mammuthus* in Eurasia and peculiarities of its evolution. In: Haynes, G., Klimovicz, J., Reumer, J.W.F. (Eds.), Mammoths and the Mammoth Fauna: Studies of Extinct Ecosystems. Proceedings of the First International Mammoth Conference, Deinsea 9, Rotterdam, pp. 103–118.

13. Hankó, E., Korsós, Z., 2007. A cladistic analysis of the teeth and mandible morphological characters of Pleistocene lions from Hungary. Állattani Közlemének. 92(1), pp. 39–51.

14. Marciszak, A., Stefaniak, K., 2010. Two forms of cave lion: Middle Pleistocene *Panthera spelaea fossilis* Reichenau, 1906 and Upper Pleistocene *Panthera spelaea nly* Hemmer, H., 1978. Zur Evolution des Löwen (*Panthera leo* L.) im europäischen Pleistozän. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 4, pp. 228-255.

15. Sotnikova, M., Nikolsky, P., 2006. Systematic position of the cave lion *Panthera spelaea* (Goldfuss) based on cranial and dental characters. Quaternary International, 142-143, pp. 218-228.