

Г. К. МЕЛАДЗЕ

**ОБЗОР ГИППАРИОНОВЫХ ФАУН
КАВКАЗА**

АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ПАЛЕОБИОЛОГИИ им. Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

Г. К. МЕЛАДЗЕ

ОБЗОР ГИППАРИОНОВЫХ ФАУН
КАВКАЗА

«МЕЦНИЕРЕБА»
ТБИЛИСИ
1985

28.I

М 47

Работа посвящена изучению гиппарионовой фауны Кавказа.

Охарактеризовано каждое, известное на территории Кавказа, местонахождение; уточняется их состав и геологический возраст; восстанавливается образ жизни и условия существования представителей этих комплексов. Высказываются соображения о биологии вымерших животных, имеющие значение не только для кавказской зоогеографической провинции,

М 2002000000 62-85
М607(06)-85

© Издательство "Медниереба"
1985

В В Е Д Е Н И Е

Гиппарионовая фауна (названа так по гиппариону – род *Hipparion* de Christol, трёхпалому представителю семейства лошадиных, постоянному, наиболее характерному и, обычно, наиболее обильно представленному члену комплекса) в течение около десяти миллионов лет от верхнего миоцена (среднего сармата) до середины плиоцена населяла почти всю нашу планету – (Африку, Европу, Азию и Северную Америку). Понятно, поэтому, что всестороннее изучение этого комплекса ископаемых позвоночных имеет весьма важное значение как для уточнения геологического возраста и параллелизации континентальных толщ неогена, так и для выяснения многих вопросов теории биологии и закономерностей развития органического мира. Кавказская же гиппарионовая фауна, сформировавшаяся как-бы на перекрёстке путей миграции, является связующим звеном между фаунами Африки и Евразии и может, поэтому помочь еще и в освещении некоторых аспектов направления и темпов проخورеза древних млекопитающих, приобретения ими новых адаптаций и освоения новых территорий и стадий.

Первые сведения о существовании на территории Кавказа местонахождения ископаемых остатков представителей гиппарионовой фауны появились уже в начале нынешнего века (Рябинин, 1913; Домбровский, 1914). В работах этих авторов сообщалось о находке ископаемых костей животных в Эльдарской степи, на южном склоне хребта Эйляр-Оюги. За прошедшие после этого 70 лет на территории Кавказа было еще обнаружено около десятка местонахождений остатков представителей гиппарионовой фауны различного геологического возраста, от верхнего сармата и выше. Однако опубликованных работ, посвященных монографическому описанию ископаемой мио-плиоценовой фауны позвоночных определенного местонахождения в целом, пока очень мало (Г.К.Меладзе, 1967; А.К.Векуа, 1972).

А настоящем разделе приводится перечень и краткий обзор всех известных в настоящее время местонахождений остатков представителей гиппаринового комплекса, обнаруженных на территории Кавказа. Подробнее характеризуются местонахождения, сведения о которых публикуются впервые.

Эльдари

С обнаружения в Эльдарской степи костей вымерших позвоночных, как уже было сказано, началось изучение гиппарионовой фауны Кавказа. Отдельным представителям этого комплекса посвящено значительное число работ. Наиболее полные сведения содержит работа Д.В.Гаджиева (1961).

Остатки представителей эльдарской фауны заключены в плотных сероватых песчаниках Эйляр-Омгского хребта, ограничивающего с севера Эльдарскую степь, по правому берегу нижнего течения р.Иори.

Всю толщу хребта расчленяют на три свиты, две верхних относят к верхнему сармату, нижнюю — к верхней части среднего сармата. Кости попадают во всех трех свитах; основной костеносный горизонт, однако, связан с средней частью второй свиты, в ней же обнаружена и морская фауна моллюсков, датирующая ее как верхний сармат.

В настоящее время в Эльдаре установлено присутствие следующих форм:

Reptilia:

Testudo sp.

Aves.

Struthio sp.

Mammalia:

Lepus sp.

Pinnipedia:

Phoca procaspica Hadj.

Carnivora:

Ictitherium hipparionum Gervais

Crocota eldarica (Bog.).

Proboscidea:

Deinotherium giganteum Kaup.

Choerolophodon pentelici Gaud. et Lart.

Perissodactyla:

Hipparion eldaricum Gabunia

Hipparion sp.

Eldarotherium burtshaki Hadj.

Aceratherium transcaucasicum Bog.

Rhinoceros pachygnathus Wagn.

Artiodactyla:

Achtiaria borissiaei Alex.

Palaeotragus sp.

Mirabilocerus eldaricus (Gabash.)

Tragocerus aff. *lesnewitschi* Boriss.

Tragocerus sp.

Gazella leilae Hadj.

Eotragus (?) *martinianus* Lart.

Microstonyx *major* (Gervais)

Cervavitus sp.

Д.В.Гаджиев (1961) причиной гибели животных, населявших Эльдарскую степь, считает бурные селевые потоки (или другие формы потоков) которые захватывали животных и приносили их трупы к берегам верхне-сарматского моря, где и происходило захоронение. Доказывается это, по мнению Гаджиева, отсутствием в составе эльдарской фауны птиц (за исключением страуса), которые могли избежать гибели при подобной катастрофе, и мелких позвоночных, норы которых при селевых потоках заполнялись водой и животные, погибая, оставались под землей и их трупы не транспортировались к месту основного захоронения.

Рустави

В 1962 году в континентальных отложениях горы Яглуджа (юго-восточная оконечность Триаletского хребта, недалеко от города Рустави), на правом берегу правого притока Куры - Таватдэрэ, в двух км от места впадения, геологами К.Г.Мацхонашвили и Д.В.Чхеидзе было обнаружено довольно богатое скопление ископаемых остатков позвоночных. Впоследствии было выявлено еще несколько выходов костеносных слёев, охватывающих довольно значительную площадь.

В результате раскопок руставского местонахождения, проводимых Институтом палеобиологии АН СССР, в течение ряда лет, была собрана богатая коллекция ископаемых остатков ок. 20 различных видов позвоночных, являющихся представителями типичной гиппарионовой фауны. Изучение любого гиппарионового комплекса почти всегда влечет за собой выяснение ряда важных моментов стратиграфии и общих вопросов

биологии и эволюции животных. В данном случае обращает на себя внимание то, что руставская фауна, хоть и близка по возрасту к эльдарской (Гаджиев, 1961), заметно отличается от последней некоторыми особенностями своего состава. (Одной из таких особенностей является, например, необычайное обилие в руставском местонахождении остатков ойцеросов и почти полное отсутствие таковых газелей).

Первые сведения о руставской гиппарионовой фауне содержатся в статье Л.К.Габуния, К.Г.Мацхонашвили и Д.В.Чхеидзе (1966). В этой же работе приводятся краткие сведения о геологическом строении горы Яглуджа и дается описание континентальных отложений, содержащих ископаемые остатки позвоночных.

У юго-восточной оконечности Триалетского хребта, на правом берегу Куры выделяется гора Яглуджа, восточный и южный склоны которой а также и вершинная часть, представлены чередованием континентальных конгломератов, глин и песчаников. Многие исследователи высказывали свои соображения относительно геологического возраста континентальных образований горы Яглуджа. Но все эти соображения опирались лишь на общегеологические данные, так как до последнего времени в этих отложениях остатков ископаемой фауны обнаружено не было. В.Е.Пахомов (1936), например, считает, что континентальные условия здесь установились с нижнего сармата. По мнению же Г.Ф.Челидзе (1955), яглуджские конгломераты послеконкского и дочетвертичного возраста.

Впервые выходы костеносных слоев были обнаружены, как уже отмечалось выше, на правом берегу правого притока Куры — Таватдзере. Здесь конгломераты и глины имеют слабый юго-восточный уклон, принимая участие в строении северного крыла так называемой яглуджской синклинали (П.Д.Гамкрелидзе, 1949). Фауна содержится в слое светлосерой песчанистой глины, заключенном в конгломераты. Костеносный слой мощностью в 30–50 см прослеживается на протяжении примерно 60 м. На 2,5 м выше замечен другой, менее богатый костеносный слой. Кости хорошо сохранились, не окатаны, часты случаи нахождения их в естественном сочленении, что указывает на первичное их залегание.

В северо-восточной части Яглуджского хребта немые континентальные образования согласно продолжают охарактеризованные прибрежно-морской фауной нижнесарматские отложения. Южнее, в пределах Нижнекартлийской долины, резким эрозийным угловым несогласием перекрываются ачкачгельскими слоями. Общая мощность свиты составляет 300–350 метров. Нижняя ее часть представлена в основном пелитными глинами, верхняя — чередованием конгломератов и песчанистых глин. Слои с фа-

уной находятся на уровне 270–280 метров от основания свиты (в восходящем стратиграфическом разрезе).

Образования, подобные яглудским континентальным отложениям, встречаются и восточнее этого хребта, в южном крыле синклинали Удабно. И здесь континентальная свита заключена между морскими отложениями сармата и акчагыла. Мощность ее достигает I км. Восточнее Удабно отмеченные континентальные образования постепенно замещаются сначала средне-, а затем верхнесарматскими морскими отложениями, а дальше нижнемиоценовой континентальной ширакской свитой. Все это позволяет заключить, что яглудская континентальная свита стратиграфически более или менее должна соответствовать полному разрезу от среднего сармата до понта включительно. Но значительная часть отложений этой свиты размыва предакчагыльской денудацией. Трудно, поэтому допустить наличие в ней слоев моложе верхнемиоценовых. Ископаемые остатки позвоночных, обнаруженные в верхней части свиты, подтверждают это соображение. По мнению Л.К.Габуния, Д.В.Чхеидзе и К.Г.Мацхонашвили (1966), близость руставского гиппариона к верхнесарматскому *Hipparion eldaricum* Gabunia, а также другие косвенные данные, позволяют датировать верхнюю часть яглудской континентальной толщи, содержащей остатки представителей гиппарионовой фауны, предположительно верхним сарматом.

Подробный анализ руставской фауны не противоречит этому мнению.

После первого сообщения о руставской гиппарионовой фауне (Габуния Л.К., Мацхонашвили К.Г., Чхеидзе Д.В., 1966) опубликована лишь одна статья, посвященная представителю этого комплекса, в ней описывается новый род и вид куриных (Бурчак-Абрамович Н.И., Меладзе Г.К., 1972).

Руставское местонахождение еще нельзя считать исчерпанным, хотя в течение ряда лет ведутся регулярные его раскопки. Несомненно, что дальнейшая работа в этом направлении позволит значительно пополнить список представителей руставской гиппарионовой фауны, который в настоящее время объединяет 20 различных видов позвоночных и выглядит следующим образом:

Reptilia

Testudo sp.

Aves

Rustaviornis georgicus Bur. et Meladze, gen. et sp. nov.

Mammalia

Carnivora

Melinae : Gen.?

Promephitis ex gr. maeotica Alex., 1915

Tetitherium sp.

Crocota eximia Gaud.

Kachairodontinae: Gen.?

Proboscidea

Choerolophodon pentelici (Gaud.et Lart.)

Perissodactyla

Hipparion cf. eldaricum Gabunia

Chalicotheriinae: Gen.?

Dicerorhinus sp.

Aceratherium sp.

Artiodactyla

Microstonyx sp.

Procapreolus sp.

Oioceros aff. atropatenes (Bod.et Weith.)

Gazella sp.

Paraioceros improvisus gen.et sp.nov.

Tragocerus sp

Palaeotragus sp.

Как видно из списка, в руставском местонахождении захоронены остатки представителей типичной гиппарионовой фауны. В руставской фауне нет элементов, придающих ей архаический облик, или же напротив, указывающих на ее относительную геологическую молодость. Уже этого одного достаточно, чтобы более или менее убедительно говорить о верхнесарматско-мэотическом возрасте этой фауны. Если к тому же учесть, что скунс, мастодонт и гиппарион на Рустави близки к соответствующим представителям таких типично верхнемиоценовых гиппарионовых фаун, как Пикерми, Эппельштейн и Эльдари, то верхнесарматский возраст руставской фауны можно считать почти доказанным (хотя нельзя полностью исключить и мэотис). Одна, бросающаяся в глаза особенность руставского комплекса - обилие остатков оiocеросов, как будто сближает его с более молодой фауной Мараги. Однако оiocерос из Рустави отличается от марагинского некоторыми примитивными чертами, придающими ему несколько более древний облик. Таким образом, обилие оiocеросов, по нашему мнению, не противоречит высказанному мнению о верхнесарматском возрасте руставской гиппарионовой фауны.

Однако к такому выводу мы пришли не только на основе приведенных выше фактов, но и в результате учета данных анализа строения и других членов руставского комплекса, хотя одни из них описываются впервые, а другие до вида не определены.

Функциональный анализ морфологических особенностей строения

зубов, конечностей, черепов и других остатков представителей руставской фауны убеждают нас в том, что в ее составе значительно преобладают формы, приспособленные к жизни в лесостепной полосе. Не менее разнообразно представлены и обитатели более влажных биотопов (барсук, мастодонт, халикотерий, свинья, курица). В руставской фауне фактически отсутствуют жители открытых, сухих стадий. К таким нельзя отнести даже антилоп и гиппариона. Если стройные, хорошо приспособленные к быстрому бегу конечности первых и позволяют считать их обитателями сухих, открытых пространств, то наличие у них низкоронковых зубов, почти совершенно не приспособленных к питанию степной растительностью, исключает такую возможность. Что же касается руставского гиппариона, то хоть он и питался, несомненно, грубой и жесткой пищей, все же его зубной системе (а также конечностям) далеко до того совершенства, какого достигли более поздние представители рода, такие как, например *H.garedzicum Gabunia* (Габуня, 1959; Меладзе, 1967), *H.urmiense Gabunia* (Габуня, там же) и др. Таким образом, и этих представителей руставской фауны (гиппариона и антилоп) следует считать, скорее всего, обитателями лесостепной зоны.

Эти факты позволяют сделать вывод, что в позднесарматское время на территории Восточной Грузии довольно широким распространением пользовались лесные и лесостепные ландшафты с богатой фауной позвоночных. Но это, конечно, не свидетельствует об отсутствии открытых сухих пространств с богатой степной растительностью. Ибо такое соотношение представителей различных экологических группировок, какое мы находим в Рустави, вызвано, мы думаем, не только особенностями климата, но и отражает определенный этап эволюции гиппарионовой фауны.

Руставское местонахождение гиппарионовой фауны приурочено к верхней части континентальной, так называемой ягледжской свиты, развитой в Восточной Грузии.

Сопоставление руставской фауны (в составе которой установлено 20 различных представителей позвоночных, в их числе несколько новых) с прочими гиппарионовыми комплексами Кавказа и смежных с ним областей, наряду с данными геологи, позволяет датировать эту фауну (а также и верхнюю часть ягледжской свиты) верхним сарматом. В руставской фауне преобладают обитатели лесостепных и лесных биотопов, формы, приспособленные к жизни в относительно сухих стадиях отсутствуют. Этот факт является, по нашему мнению, отражением определенного этапа эволюции гиппарионовой фауны.

В 1956 году Н.А.Лебедевой в отложениях армавирской свиты было открыто местонахождение остатков представителей гиппарионовой фауны, расположенное на правом берегу р.Кубани, в окрестностях с.Форштадт, недалеко от г.Армавира, Костеносный горизонт приурочен к средней части армавирской толщи, датируемой В.П.Колесниковым (Колесников, Данов, 1926) верхним сарматом. Можно считать, что после обнаружения армавирской гиппарионовой фауны, это предположение Колесникова подтвердилось.

В результате раскопок, проведенных в армавирском местонахождении (Л.И.Алексеев, 1959), был собран небольшой материал, в котором преобладали остатки гиппарионов и носорогов. Было установлено присутствие следующих форм:

Chilotherium cf. schlosseri

Hipparion sp.

Tragocerus sp.

В последующие годы экспедициями Института палеобиологии АН ГССР был добыт дополнительный материал по армавирской фауне; в нем оказались фрагментарные, трудно определимые остатки новых для Армавира форм. Это – кость какой-то крупной птицы, вероятно, близкой к пеликану (Бендукидзе О.Г., 1972) фрагмент челюсти свиньи, типа *Microstonyx*, верхний премоляр жирафы, скорее всего – самотерия, фрагмент нижней челюсти с поврежденным моляром и обломок рога мелкой антилопы, и, наконец, нижний конец плечевой кости какого-то ластоногого.

После предварительного определения имеющегося в нашем распоряжении материала список армавирской фауны выглядит следующим образом:

Aves:

Urmiornis maraghanus Lecq.

Mammalia:

Pinnipedia: Gen.?

Perissodactyla

Hipparion ex gr. *eldaricum* Gabunia

Chilotherium cf. shlosseri

Artiodactyla

Tragocerus sp.

Oioceros sp.

Samotherium sp.

Microstonyx sp.

В настоящее время возраст армавирской свиты можно определить

как верхний сармат – мэотис. Основанием для этого является некоторое сходство представителей армавирской фауны с таковыми других верхнесарматско-мэотических комплексов. В частности близость армавирского гиппариона с *H. eldaricum*. В составе этой фауны преобладают формы, связанные с влажными биотопами. Широкое развитие имели, видимо, ландшафты с водоемами, имеющими заболоченные берега. Не последнее место занимали и открытые пространства саванного типа. Климат был, скорее, умеренно теплый и влажный.

Удабно

Первые сведения о нахождении костных остатков в Удабно встречаются в работе Гедройца (1932). В 1935 году разведочные работы производил здесь Ю.А. Орлов, а в 1938 – Н.И. Бурчак-Абрамович. Это местонахождение расположено западнее эльдарского, на расстоянии около 40 км, в местности Удабно Сагареджойского района Восточной Грузии. Костеносные слои местонахождения Удабно, регулярные раскопки которого ведет Музей Грузии с 1939 года, Гедройц (1932) и Церетели (1942) относят к верхнему сармату, Бурчак-Абрамович – к мэотису. Это последнее предположения хорошо обосновывает Л.К. Габуния (1959).

Список фауны Удабно в настоящее время выглядит следующим образом :

Reptilia

Testudo sp.

Mammalia

Primates:

Udabnopithecus garedziensis Bur. et Gabash.

Rodentia:

Hystrix sp.

Carnivora:

Hyena sp.

Proboscidea:

Mastodon sp.

Deinotherium sp.

Perissodactyla:

Hipparion garedzicum Gabunia

Aceratherium sp.

Artiodactyla

Sus sp.

Cervus sp.

Achtiaria sp.
Tragocerus sp.
Gazella sp.

По мнению Л.К.Габуния (1959), присутствие в фауне Удабно высшей человекообразной обезьяны, а также некоторых других форм (олень мастодонт, динотерий и др.) является показателем влажного и теплого климата. В рассматриваемую эпоху в Удабно были развиты, по-видимому, пресноводные водоемы с заболоченными берегами. На близость леса, помимо присутствия удабнопитека, указывает и наличие в костеносных отложениях фрагментов стволов деревьев. Кости животных не окатаны, нередки случаи нахождения их в естественном сочленении. Это заставляет думать, что остатки погибших позвоночных поступали не издалека и область их обитания находилась вблизи берега предполагаемого водоема. Наконец, Л.К.Габуния допускает, что многие животные, попадая в заболоченные участки, увязали в тине, откуда выбраться им не удавалось.

Аркнети и Базалети

Среди гиппарионовых фаун Кавказа несомненно наиболее близки одна к другой фауны Аркнети и Базалети. Аркнетское и базалетское местонахождения связаны с различными отделами широко распространенной в Восточной Грузии континентальной душетской свиты. Первое - с нижним или средним отделом, второе - с верхним. Первое сообщение Л.К.Габуния о нахождении в окрестностях Аркнети Знаурского района остатков представителей гиппарионовой фауны появилось в 1952 году. Подробное исследование гиппарионовой фауны Аркнети и геологических условий ее местонахождения подтвердило ранее высказанное Л.К.Габуния (1952, 1954, 1955а,б, 1959) предположение о позднемэотическом возрасте этой фауны и, следовательно, отложений, содержащих остатки ее представителей. Базалетское же местонахождение относится к верхней части так называемой "базалетской серии", развитой в районе Базалетского плато. Эту "серию" многие исследователи отделяют от нижележащих отложений душетской свиты в качестве самостоятельной стратиграфической единицы, обычно относимой к концу плиоцена или началу плейстоцена. В первом сообщении о базалетской фауне (Меладзе, 1960) была дана попытка уточнить геологический возраст отложений, содержащих остатки представителей этой фауны. Было показано, что эти отложения не могут быть моложе нижнего плиоцена. Монографическое изучение базалетской гиппарионовой фауны и геологические наблюдения на территории развития "базалетской серии" и душетской свиты в окрестностях сс.Карсимаант-Кари, Бодорна, Булачау-

ри, г. Душети и в ущельях рр. Арагви, Цирдалис-Хеви и Абанос-Хеви (Ш. Адамия, Н. Дзюценидзе, К. Мацхонашвили, Г. Меладзе, 1965) привели к выводу, что так называемая "базалетская серия" представляет собой лишь верхнюю часть душетской свиты и датировать ее следует нижним плиоценом (понт). Таким образом, мезоцено-понтический возраст душетской свиты теперь уже можно считать достаточно обоснованным.

В настоящее время в Аркнети и Базалети установлено присутствие следующих животных:

Аркнетское местонахождение:

Carnivora: Simocyon sp.

Perissodactyla: Hipparion cf. garedzicum Gabunia

Rhinocerotidae: Gen.?

Artiodactyla: Suidae: Gen.?

Dicrocerus salomeae Gabunia

Sivatheriinae: Gen.?

Gazella incerta Meladze

Mirabilocerus brevicornis Meladze

Phronetragus arknetensis Gabunia

Базалетское местонахождение:

Reptilia

Testudo sp.

Mammalia

Carnivora: Melinae: Gen.?

Promephitis brevirostris Meladze

Ictitherium ibericum Meladze

Crocota miriani Meladze

Machairodontinae: Gen.?

Proboscidea: Gomphotheriidae: Gen.?

Deinotherium sp.

Perissodactyla: Aceratherium cf. incisivum Kaup

Aceratherium sp.

Hipparion garedzicum Gabunia

Artiodactyla: Microstonyx sp.

Palaeotragus sp.

Karsimatherium bazalethicum Meladze

Gazella ex gr. incerta Meladze

Gazella ex gr. sinensis Teilhard et Piveteau

Oioceros sp.

Mirabilocerus maius Meladze

Phronetragus secundus Meladze

В Аркнети, как видно из приведенного списка, далеко не все формы определены до вида. Однако можно, мы думаем, говорить о мезо-

тическом возрасте аркнетской фауны. На это указывает, быть может, некоторое ее сходство с фауной Удабно, мезотический возраст которой доказан Л.К.Габуния (1959). В Удабно несомненно присутствуют близкие к аркнетским гиппариону и мирабилоцерусу виды. На мезотический возраст фауны Аркнети, возможно, указывает и сходство между аркнетской и гребениковской газелями. Кроме того, аркнетская фауна геологически явно значительно моложе точно датированной верхнесарматской эльдарской фауны (наличие в составе последней более архаичных мирабилоцеруса, гиппариона, хищников и др.). И, наконец, мезотический возраст Аркнети подтверждается стратиграфическим положением его костеносного горизонта, относящегося приблизительно к средней части душетской свиты, согласно подстилаемой отложениями верхнесарматской нацхорской свиты.

Базалетская же фауна, не может быть моложе понтической. На это указывает присутствие в ее составе родов *Ictitherium*, *Palaeotragus*, *Microstonyx*, *Oioceros*, *Mirabilocerus* и др. В то же время ряд форм придает ей облик геологически относительно молодой гиппарионовой фауны. Такими формами являются, например, базалетский скунс, обнаруживающий наибольшую близость к *Promephitis majori*, по-видимому, из понтической самосской фауны, крокута, отличающаяся от других видов группы *Crocota eximia* признаками более высокой специализации. Базалетский гиппарион также несколько более специализирован, чем типичный *H. garedzicum* из Удабно. Карсиматерий занимает промежуточное положение между позднесарматскими и мезотическими сиваторимины Европы (*Helladotherium*), с одной стороны, и геологически несомненно более молодыми индийскими представителями этого подсемейства, с другой. Одна из базалетских газелей явно близка к позднплиоценовой *G. sinensis*. Все это позволяет думать, что базалетскую фауну следовало бы отнести, скорее всего, к нижнему плиоцену (понт). С таким выводом хорошо согласуется и стратиграфическое положение базалетского местонахождения (Адамия Ш.А., Дзоцендидзе Н.М., Мацхонашвили К.Г., Меладзе Г.К., 1965).

Фауны Аркнети и Базалети связывают между собой представители таких форм, как гиппарион, газель, мирабилоцерус и др. Сходство между обеими фаунами столь значительно, что трудно допустить большую разницу в их геологическом возрасте. Понятно, поэтому, что если датировать аркнетскую фауну поздним мезотисом, то базалетскую следует относить к самому началу понта. Анализ захоронения позволяет заключить, что: 1. остатки степных форм в Базалети приносились

к месту захоронения в виде целых трупов или их частей. Остатки же обитателей лесостепи были доставлены, по-видимому, в виде разрозненных частей скелетов. Это дает основание предположить, что в непосредственной близости от места аккумуляции остатков базальтских млекопитающих находились открытые пространства, — возможно относительно сухие степи. Лесостепи и, в особенности, леса были, вероятно, значительно отдалены от места захоронения; 2. что принесены эти остатки хоть из различных мест, но одновременно.

Тафономический анализ материала по Аркнети показывает, что местообитания многих, — возможно, большинства — представителей аркнетской фауны не могли быть значительно отдалены от места аккумуляции их остатков, а так как это большинство составляют жители лесостепей (их остатки встречаются здесь в естественном сочленении), то, надо думать, именно лесостепи и находились в непосредственной близости от аркнетского бассейна. Обитатели влажных и сухих стадий представлены в Аркнети редкими обломками, указывая, быть может, на большую отдаленность от места их захоронения лесов и степных пространств.

Джапаридзе

Немногочисленные остатки представителей гиппарионовой фауны, найденные в овраге в сел. Джапаридзе (Восточная Грузия), описаны в статье Ю.А. Орлова (1941). Здесь найдены кости следующих животных:

Proboscidea: Gen.?

Perissodactyla

Hipparion sp.

Rhinocerotidae: Gen.?

Artiodactyla

Sus sp.

Cervus sp.

Giraffidae: Gen.?

Gazella sp.

Имея такой материал, конечно, практически невозможно определить возраст костеносных слоев. Однако Л.К. Габуния (1959), основываясь на некотором сходстве гиппариона из Джапаридзе с *n. garedzicum* из Удабно, предположительно датирует фауну мэготисом.

Кости позвоночных под Ставрополем обнаружены В.Ф.Каспиевым (1941). Е.И.Беляева (1944, 1948) определила следующие формы:

Reptilia
Testudinata
Mammalia
Rodentia: Gen.?
Amblicastor caucasicus Arg.
Carnivora
Amphicyon sp.
Felis (Lynx?) sp.
Proboscidea
Mastodon arvernensis Cr.et Job.
Deinotherium sp.
Perissodactyls
Hipparion sp.
Tapirus sp.
Dicerorhinus orientalis (Schl.)
Rhinoceros sp.
Artiodactyla
Sus sp.
Pliocervinae: Gen.?
Alces sp.
Giraffidae: Gen.?
Gazella sp.

По словам Л.К.Габуния (1959), приведенный список указывает на наличие в Ставрополе как ниже-, так и средне- и верхнеплиоценовых видов, что можно объяснить происхождением остатков этих форм из различных горизонтов комплекса речных отложений, в которых и находят ископаемые кости. Большая часть, однако, по мнению того же автора, относится, скорее, к верхнему отделу нижнего плиоцена и среднему плиоцену. Некоторые черты этой фауны (присутствие тапира и др.) позволяют Л.К.Габуния сделать заключение о влажном и теплом климате и об облесенности берегов плиоцена ставропольской реки).

Нурнус

В 1938 году Богачев опубликовал приводимый ниже список форм, остатки которых были обнаружены в окрестностях с.Нурнус (Армянская ССР), в каньоне р.Занги.

| | |
|-----------------|---|
| Lagomorpha: | Lepus sp. |
| Rodentia: | Gerbillus sp. |
| Carnivora: | Mustela filholi Gaud. Putorius sp. |
| Perissodactyla: | Hipparion sp. Equus sp (cf.stenonis) Rhinoceros etruscus Falc. |
| Artiodactyla: | Tragocerus sp. |

Эту фауну Л.К.Габуния (1959) предположительно относит к верхнему плиоцену, наличие лава, а в глинах, содержащих кости, — прослоек пепла и пемзы, позволяет ему предположить, что одной из причин гибели животных могла быть интенсивная вулканическая деятельность, остатки же погибших животных могли быть доставлены в зону захоронения временными потоками.

Квабеби

Фауну Квабеби (А.К.Векуа, 1972), собственно говоря, нельзя назвать гиппарионовой фауной. Однако мы сочли нужным привести данные и по этому интереснейшему комплексу позвоночных, так как в его состав, наряду с руссильонскими формами, входят и реликты гиппарионовой фауны.

Местонахождение расположено в местности Квабеби, в 30 км от с.Магаро Сигнахского района Восточной Грузии. Приурочено оно к средней части акчагыльских отложений, содержащих, кроме ископаемых костей вымерших позвоночных, и раковины моллюсков, остракод, фораминифер, а также остатки флоры. Все это позволяет с достаточной уверенностью говорить об акчагыльском возрасте фауны.

Ископаемые остатки позвоночных заключены в желтовато-серых глинах и образуют довольно крупную линзу, мощность которой превышает 6 м. Первичное залегание костного материала не вызывает никаких сомнений — здесь довольно часты случаи нахождения не только отдельных сочлененных костей, но и почти полных скелетов или их отдельных частей.

Квабобская фауна объединяет представителей совершенно различных групп позвоночных. Это - бескилевые птицы (страус), пресмыкающиеся (наземная черепаха), из млекопитающих грызуны, хищные, дама ны, хоботные, непарнопалые и парнопалые. Последним принадлежит главная роль как по обилию материала, так и по разнообразию форм. А.К.Векуа (1972) приводит следующий список фауны Квабоби:

Reptilia:

Testudo sp.

Aves

Struthio transcaucasicus Bur. et Vek.

Mammalia

Carnivora

Nictereutes megamastoides (Pomel)

Canis sp.

Ursus arvernensis Cr. et Job.

Therailurus sp.

Felis (Lynx) *isidorensis* Cr. et Job.

Machairodus davitasvilii Vek.

Rodentia

Hystrix cf. *primigenia* (Wagner)

Hyracoidea

Kvabebihyrax kachethicus Gab. et Vek.

Proboscidea

Anancus arvernensis (Cr. et Job.)

Perissodactyla

Hipparion crusafonti Vill.

***Dicerorhinus megarhinus* (Christol)**

Artiodactyla

Propotamochoerus provincialis (Gerv.)

Eucladoceros sp.

Pseudalces sp.

Procacpreolus sp.

Protoryx heinrichi Vek.

Oryx sp.

Gazella postmitilini Vek.

Parastrepsiceros sokolovi Vek.

Ioribos aceros Vek.

Eosincerus ivericus Vek.

В результате изучения этой фауны автор работы о Квабеби (А.К.Векуа, 1972) приходит к следующим выводам.

Квабебское местонахождение приурочено к среднеакчагыльским морским отложениям, точно датированных фауной моллюсков, а также микрофауной.

В Квабеби преобладают представители так называемой руссильонской фауны, но есть и элементы гиппарионового комплекса. Своеобразие фауне придает обилие гигантских даманоу, лесных и лошадиных антилоп, безрогих быков и др. Квабебскую фауну можно рассматривать в качестве закавказского аналога руссильонского комплекса.

Судя по экологическому составу квабебской фауны, в акчагыльское время в Восточной Грузии климат должен был быть тёплым и умеренно влажным, способствовавшим развитию в основном лесостепного, полупустынного ландшафта саванного типа, по-видимому, с довольно обширными заболоченными участками. С этим согласуются и данные по палеоботанике.

Квабебская фауна явно обнаруживает близость к современной фауне млекопитающих Южной Африки, на что указывает присутствие в ее составе безусловно предковых для современных африканских бовин форм гиппотрагин, трагелафин и, возможно, некоторых других групп парнокопытных. Эта близость позволяет предположить, что формирование основного ядра фауны млекопитающих современных южноафриканских саванн могло происходить преимущественно в период распространения квабебско-руссильонской фауны, а не пикерийской, как это считалось раньше.

Гомарети

К квабебской фауне наиболее близка фауна, остатки представителей которой добыты из плиоценовых отложений Гомарети (Восточная Грузия). Здесь установлено присутствие следующих форм:

- Ursus cf arvernensis* Cr.et
- Anancus arvernensis* Cr.et
- Hipparion cf. crusafonti* Villalta
- Procacpreolus* sp.
- Giraffa* sp.

Как видно из приведенного списка, этот комплекс отличается от квабебского относительной бедностью состава. В Гомарети, однако, присутствует жирафа из подсемейства *Giraffinae* что,

несомненно, придает ей некоторое своеобразие. Присутствие жирафы, наряду с другими данными как по гомаретской, так и по квабобской фаунам, указывает на их связь с фауной Африки и на то, что в ландшафтах плистоценового времени на территории Восточной Грузии значительное место занимали саванные условия (Л.К.Габуния, А.К.Векуа, 1968; Л.К.Габуния, Ц.И.Буачидзе, 1970; А.К.Векуа, 1972).

Считаем уместным упомянуть и об остатках (кости запястья) гигантской жирафы (подсемейство *Sivatheriinae*) с окрестностей с.Марткопи в 10 км к северо-востоку от Тбилиси и о новой костеносной линзе, вскрытой в базалетском местонахождении уже предварительные раскопки которой дополняют список базалетской фауны и позволяют полнее охарактеризовать отдельных ее представителей (хищных, гиппариона, жираф, микростоникса, антилоп и др.)

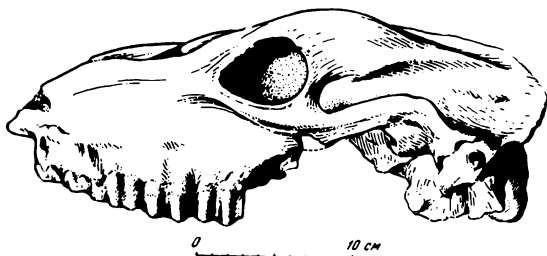


Рис. I. Иорибос из Квабеби (по А.К.Векуа, 1972)

ПЕРИГАМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И СИСТЕМАТИКА НЕКОТОРЫХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГИППАРИОНОВОЙ ФАУНЫ

Ископаемый материал часто позволяет коснуться и некоторых аспектов биологии древних животных, что, со своей стороны помогает проследить процесс эволюции взаимоотношений организма и среды, раскрыть закономерности развития органического мира; а, нередко, и выяснить филогению и, следовательно, уточнить систематику отдельных групп животных. В этом круге вопросов особо важным представляется нам выявление вторичных половых признаков, ибо именно они, чаще всего, являются причиной ошибочных определений.

В настоящей главе разбирается вопрос о систематическом положении представителей ведущих групп (*Bovidae*, *Equidae*) гиппарионового комплекса.

Ойocerины (Рис.2; Таб. I, II)

Систематическое положение этой группы ископаемых антилоп связана с половым диморфизмом у них лишь постольку, поскольку отличить комолых самок ойocerоса от таковых газелей было бы весьма затруднительно.

Первый для территории Советского Союза представитель своеобразной группы ойocerин (триба *Oiocerini* Sokolov, *Bovidae*) был установлен в составе базалетской (Восточная Грузия) гиппарионовой фауны (Таб. I; Меладзе, 1967, стр.91). Впоследствии, на Кавказе остатки ойocerин были обнаружены и в других местонахождениях, что, с одной стороны дало возможность полнее охарактеризовать всю группу, выяснить ее филогенетические связи и систематическое положение и, с другой, позволило уточнить и расширить состав трибы *Oiocerini*, представленной ранее единственным родом *Oioceros* Gaillard.

В составе армавирской (Северный Кавказ) гиппарионовой фауны верхнесарматского возраста было установлено присутствие рода *Oioceros* (Меладзе, 1970), в верхнесарматских же континентальных отложениях горы Яглуджа (окрестности г. Рустави, Восточная Грузия) был добыт значительно более полный материал по этому животному, а также остатки нового представителя трибы (Таб. II, Меладзе, 1968, 1970); а Л.К. Габуния (1973, стр.109) доказана принадлежность к группе ойocerин среднегомиоценового рода *Hypsodontus*, установленного И.И. Соколовым (1949) в платибелодонтовой фауне станицы Беломечетской (Северный Кавказ).

Ойocerины (триба *Oiocerini* Sokolov 1953) - своеобразные жвачные

животные мелких^х) (с основной длиной черепа меньше 190 мм у представителей рода *Oioceros*. Gaillard) или средних (с основной длиной черепа - в пределах 190-320 мм, у *Paraioceros* Meladze) размеров. Известны они из Монголии, Южной Европы, Северного Ирана и юга СССР. Их остатки обычно встречаются вместе с остатками представителей гиппарионовой фауны в верхнемиоценовых или нижнеплиоценовых отложениях, но известны и более ранние - среднемиоценовые представители группы (Пилгрим, 1934; Габуния, 1973).

Своеобразие ойцеровсов заключается в первую очередь в строении их рогов. Они лировидно изогнуты и гомонимно скручены. Гомонимным скручиванием, как известно, называется случай, когда роговые стержни, а вместе с ними, естественно, и роговые чехлы, заворачиваются во внутрь (если смотреть на них спереди) по отношению друг к другу. Уместно вспомнить, что среди немалого количества видов полорогих, имеющих закрученные роговые стержни, у большинства форм рога свернуты гетеронимно (т.е. обратно гомонимному). Гомонимное свертывание - явление относительно редкое. К этой редкой группе полорогих относятся ойцеровсы. Это и явилось, по-видимому, причиной того, что было распространено мнение о близости ойцеровсов к баранам, их даже считали прямыми предками рода *Ovis* (Шлоссер, 1904; Пилгрим, 1934, 1939), или же, по крайней мере, очень близкими и таковым. В настоящее время мало кто придерживается подобного представления, которое основывалось на наличии у ойцеровсов следующих признаков: 1. гомонимно свернутые рога, 2. укороченная мозговая часть черепа, 3. присутствие на лицевой части черепа предглазничных ямок. Эти признаки, однако, по мнению И.И.Соколова (1953) лишены существенного значения. И действительно: гомонимные рога, хоть и встречаются реже, по сравнению с гетеронимными, но они вовсе не являются надежным систематическим признаком, характеризующим лишь одну какую-либо группу живогных, или же постоянно и неизменно присущим той или иной систематической единице (исключая, пока что, группу ойцерин). Это в особенности справедливо как раз для баранов и козлов - различные их виды имеют рога закрученные (до "улиткообразности") то гомонимно, то - гетеронимно, или же прямые, саблеобразные, без малейшего намека на заворачивание. Кроме того, гомонимную спираль образуют рога и представителей совершенно других групп семейства Bovidae, это *Roëphagus* из числа настоящих быков (под-

^х) Терминология и методика описания полорогих по И.И.Соколову (1953)

семейство Bovinae, триба Bovini, подтриба Bovina), африканские буйволы (подтриба Syncerina той же трибы и того же подсемейства) — из современных полорогих. Из ископаемых же форм гомонимно закрученные рога имеют северокитайские миоценовые представители лошадиных антилоп *Prosinotragus Bohlin 1935* и *Sino-tragus Bohlin (1935)*.

Что же касается предглазничных ямок, то они имеются у многих представителей полорогих (в качестве примера можно привести хотя бы газелей, у которых предглазничные ямки обычно имеются, хотя могут и отсутствовать).

Судя по нашему материалу, трудно говорить о сколько-либо значительном укорочении зароговой части у ойцерин вообще, а кроме того, среди ойцеросов и раньше были известны формы с хорошо развитым мозговым отделом черепа. Во всяком случае, мозговой череп у них не короче, чем, например, у газелей; к тому же, этот признак (укороченная зароговая часть) наблюдается у многих бовид.

Все сказанное выше касалось отличий ойцеросов от баранов. Однако следует пойти еще дальше. Нам кажется сомнительной связь трибы *Oiocerini* вообще с подсемейством *Caprinae*.

И.И.Соколов в своей работе (1953), посвященной классификации полорогих, признаками, указывающими "на направление (у *Oioceros*) эволюции, свойственное всему подсемейству *Caprinae*" (стр.162) считает трубкообразное выступание глазниц, заостренную форму носовых костей, дифференциацию коренных зубов по "козлийскому" типу, особенности рогов у "некоторых видов" (*Caprinae*) и форму резцов. Ниже разбирается сущность каждого из этих признаков.

1. Сильно выступающие глазницы бывают не только у каприн (подсемейство *Caprinae*), но и у представителей других подсемейств. Например у *Gazella gutturosa* (подсемейство *Gazellinae*). Кроме того, глазницы у ойцеросов, по крайней мере на нашем материале, выступают не очень резко, во всяком случае, вряд ли их можно отнести к "трубкообразно выступающим".

2. "Форма передних концов носовых костей, например медиально заостренная у всех *Caprinae*, может характеризовать целые группы, но все же лишена большого филогенетического значения, так как в пределах других групп обнаруживает большое непостоянство" (И.И. Соколов, 1953, стр.19).

"Козлийный" тип строения коренных зубов (редуцированные ребра и узкие, с заостренными вершинами и краями стили) характерен, во-первых, не только для каприн, но и для большей части родов

Gazellinae (Соколов, 1953, стр.33), а во-вторых, коренные зубы руставских, во всяком случае, ойocerин не типично "козлинного" строения - ребра развиты слабо, а из хорошо развитых стилей лишь средний является более или менее узким и имеет заостренный край.

На четвертом нижнем премоляре руставского ойocerоса уже на стадии средней стертости замыкается задняя (а не передняя) долинка, в отличие от большинства Caprinae; кроме того, характерное почти для всех каприн строения P_4 (с замкнутой передней долинкой) встречается и в других группах полорогих, в том числе и среди газелин.

Таким образом, из признаков, в той или иной степени сближающих ойocerин с капринами, остается лишь строение резцов. А этого, мы думаем, явно недостаточно для помещения трибы Oiocerini в пределы подсемейства Caprinae. Если учесть, в особенности, весьма существенные отличия между ними с одной стороны и наличие ряда черт, сближающих ойocerин с представителями подсемейства Gazellinae - с другой.

Ниже перечисляются эти признаки.

Ойocerины - небольших или средних размеров животные. Череп - с хорошо развитой зароговой частью, угол излома оси черепа слабый или средний, верхний профиль лицевой части вогнутый, зароговой части - выпуклый, мозговая коробка округлая, ее ширина составляет около трети основной длины черепа. Теменные гребешки развиты слабо. Глазницы обычно мало сдвинуты назад. Лобные кости вдавлены между глазницами. Слуховые пузыри вздуты, выступают ниже уровня basioccipitale. Чешуя височной кости соприкасается с верхнезатылочной костью. Этмоидальные щели и предглазничные ямки имеются. Межчелюстные кости соприкасаются с носовыми. Роговые отростки расположены над глазницами, они средней длины, типично лировидные, продольно-овального или округлого сечения. Соотношение поперечника рогового отростка к его длине, относительное расстояние между основаниями рогов, их наклон, а также структура поверхности рогового стержня и внутреннее его строение - как у миоплиоценовых газелей. Basioccipitale сужено в передней части, коренные зубы мезогипсодонтные. Ребра на верхних коренных развиты слабо. Нижний четвертый ложнокоренной (P_4) имеет тенденцию к замыканию задней долилки. Обращает на себя внимание и сходство эндокраниальных отливов Oiocerog и миоплиоценовых Gazella (по M.Pavlow, 1913) - у них сходные общие очертания мозгового отлива, соотношения различных долей мозга, а бороздчатость примерно одинакового характера. К

сожалению, поверхность имеющегося в нашей коллекции естественного эндокраниального отлива руставского ойцероса несколько повреждена, что лишает нас возможности детальнее осветить данный вопрос. Кроме того, сходные общие пропорции всего скелета, лёгкое и изящное его строение несомненно сближают ойцерин больше с газелями, чем с козлами и баранами.

Все приведенные выше соображения убеждают нас в том, что оправдано включение ойцерин в состав подсемейства *Gazellinae*, но в качестве самостоятельной трибы, так как им все-таки присущи и черты, отличающие их от остальных газелин.

Самое четкое отличие – это гомонимно свернутые рога; признак, характеризующий всех известных ойцерин и только их – среди представителей подсемейства *Gazellinae*.

Второе отличие – комплекс обусловленных единой, по нашему мнению, причиной признаков: так называемое "козлиное" строение резцов ойцеровосов, наличие у них более удлиненной морды, слуховых пузырей, чуть уступающих по размерам слуховым пузырям газелей и сильнее, чем у большинства газелин выступающих и несколько выше расположенных глазниц.

Отцепившись от общего ствола газелин относительно очень рано (возможно уже в нижнеплиоценовое время) ойцерини раньше других газелей стали осваивать более сухие и открытые станции, быть может полностью лишённые всякой другой растительности, кроме травянистой. У обитателя же открытых биотопов, вынужденного постоянно питаться грубой степной травой, низко, до самой земли наклоняя при этом голову, должны выработаться и адаптации к жизни в подобных условиях, т.е. жевательный аппарат должен быть приспособлен к захвату и перетиранию жесткого корма; зрение, наряду с острым слухом, должно стать ведущим чувством. Подобными адаптациями и обладали ойцерини. У них высокие, почти одинаковой ширины резцы (в отличие от более низких, резко уменьшающихся к наружи резцов газелей), коренные зубы мезогипсодонтные, всегда выше таковых современных им других газелин; а относительно удлиненная морда, несколько выступающие и выше расположенные глазницы способствуют увеличению радиуса обзора.

Таким образом, все признаки ойцерин хорошо укладываются в диагноз подсемейства *Gazellinae* (И.И.Соколов, 1953, 1962); к последнему следует лишь прибавить, что роговые отростки у представителей этого подсемейства (*Guzellinae*) могут иметь кили и в некоторых случаях они (рога) образуют гомонимную спираль.

Семейство: Bovidae Gray, 1921

Подсемейство: Gazellinae Copes, 1889

Триба: Oiocerini Sokolov, 1953

Диагноз^{X)}: Череп мелких или средних размеров, с выступающими в стороны глазницами. Рога ясно гомонимно скрученные. Вазисципители треугольной формы, не уплощенные. Предглазничные ямки всегда имеются. Ряд переднекоренных их редуцирован. P_4 - обычно примитивного строения.

Род: *Hypsodontus* Sokolov, 1949

Тип рода: *Hypsodontus miocenicus* Sokolov, 1949

Новый род и вид *Hypsodontus miocenicus* (И.И.Соколов, 1949) описан из чокракских отложений Беломечетской (Северный Кавказ), как Bovidae неясного систематического положения. Л.К.Габуния (1973) доказал близость этого животного к группе ойocerин. Ниже мы приводим соображения, позволившие Л.К.Габуния (1973, стр.109-112) решить вопрос о филогенетических связях и систематическом положении гипсодонтуса.

Hypsodontus miocenicus Sokolov.

Голотип. Фрагмент нижней челюсти с M_2 и M_3 (колл.ПИН, №428/39). Чокракские отложения Беломечетской.

Диагноз. Размеры средние. Роговые отростки относительно короткие, вертикально поставленные, слабо свернутые гомонимно. В поперечном сечении круглые, без килей. Зубы мезогипсодонтные. Добавочные столбики и бугорки отсутствуют или весьма слабо развиты. На наружной поверхности моляров имеются явственные ребра, а на переднем крае небольшие наружные складки. Талонид M_3 простой, нераздвоенный.

Описание и общие замечания

Для характеристики гипсодонтуса и решения вопроса о систематическом положении этого животного кроме голотипа - фрагмента нижней челюсти с M_2 и M_3 (колл.ПИН №428/39) Л.К.Габуния воспользовался дополнительным материалом. В его распоряжении были два экземпляра M_3 (колл.ПИН, №№5/6 и 5/225), M^1-M^3 в обломке челюсти (колл. ИП, №5/4), M_3 без передней лопасти (колл.ИП, №5/227) и правый отросток с обломанной верхушкой (колл.ПИН, №428/134).

Роговой отросток средних размеров, округлого сечения, без килей. Поверхность его покрыта продольными бороздками, среди кото-

X) По И.И.Соколову (1953), несколько уточнен нами

рых на наружном крае одна-две борозды глубже остальных (быть может намечается киль). Роговой стержень загибается несколько назад и наружу и образует слабую гомонимную спираль. Зубы мезогипсодонтные. Дополнительные элементы развиты весьма слабо или же отсутствуют вовсе.

"Сравнение роговых отростков и зубов гипсодонтуса с рогами и заднекоренными зубами ойocerусов из Тунг-Тура (Пилгрим, 1934, стр. II) убеждает в наличии близкого сходства между беломечетской и тунггурской формами. Однако поскольку отмеченные Пилгримом признаки отличия тунггурских *Oioceros* (?) *grangeri* Pilgrimi и *Oioceros noverca* Pilgrim от типичных ойocerусов явно свидетельствует об их довольно значительной среди ойocerусов обособленности (Пилгрим, там же, стр. 2-3), указывающей, должно быть, на их родовую самостоятельность, мы находим уместным сохранить за беломечетской формой родовое название *Hypsodontus*.

Единственная особенность беломечетской формы, несколько отличающая ее от тунггурских, это - отсутствие на коренных зубах дополнительных элементов. Но отсутствие этих образований у беломечетского гипсодонтуса едва ли может служить существенным систематическим признаком, так как на некоторых экземплярах дополнительные бугорки совершенно отсутствуют также у тунггурских форм. Можно думать поэтому, что беломечетское животное тесно связано с тунггурским ойocerусом и что не исключена принадлежность обеих этих форм к одному и тому же роду *Hypsodontus*. Совершенно ясно, что отличия гипсодонтуса от типичного ойocerуса все же не настолько значительны, чтобы можно было усомниться в его принадлежности к группе *Oiocerini*" (Л.К. Габуня, 1973, стр. III). Средний миоцен, Монголия, Сев. Кавказ.

Род: *Oioceros* Gaillard, 1902

Тип рода: *Antilope rotli* Wagner, 1857

Диагноз^х): *Oiocerini* мелких размеров, с выступающими в стороны глазницами. Рога средней длины, лировидно изогнуты, образуют одну полную гомонимную спираль, с киями. Предглазничные ямки имеются. Зубы мезогипсодонтные. Ряд переднекоренных не редуцирован, верхние заднекоренные квадратных очертаний. Р₄ чаще примитивного строения.

х) По И.И. Соколову (1953), несколько дополнен и уточнен нами

Краткая характеристика

Скорее мелких, чем средних размеров череп с несколько удлиненной мордой. Зароговая часть черепа хорошо развита, обычно с выпуклым профилем, расположена почти горизонтально, в некоторых случаях чуть укорочена, наклонена кзади, а ее профиль — почти прямой. Излом оси черепа увеличивается в процессе эволюции. Передние края глазниц располагаются, как правило, над M^3 . Лоб чаще вдавлен, лобные кости без полостей.

Роговые стержни средней длины расположены над орбитами, лишены внутренних полостей, наклонены назад в различной степени, на уровне примерно одной трети длины (от основания) расходятся, часто имеют лировидную форму, сечение округлое или несколько удлиненное в передне-заднем направлении, поверхность рогового стержня покрыта продольными бороздами, на наружных краях роговых отростков начинаются кили (один или несколько). Рога образуют одну полную гомонимную спираль. Носовые кости длинные, заостренные. Этмоидальные щели маленькие. Межчелюстные кости соприкасаются с носовыми. Слуховые пузыри вздутые, почти не уступают таковым представителей рода *Gazella*. Коренные зубы мезогипсодонтные. Верхние моляры квадратных очертаний, ребра и добавочные элементы развиты слабо. Наружная складка на переднем крае нижних моляров имеется не всегда. Ложно-коренные слабо редуцированы. Последний премоляр нижней челюсти (P_4) обычно устроен примитивно, редко (у *O. proaries Gaillard*) дифференцируется по "козлиному" типу, а в некоторых случаях (у руставского ойцера, например) замыкает заднюю долинку. Конечности длинные, стройные.

Миоплиоценовое время. Греция, Сев.Иран, Кавказ.

Род: *Paraioceros Meladze*

Тип рода: *Paraioceros improvisus Meladze*

Диагноз: Самый крупный представитель трибы. Череп средних размеров. Зароговая часть хорошо развита, прямой. Мозголюбные кости пневматизированы, полости захватывают и основания роговых отростков. Рога расходящиеся, образуют одну полную гомонимную спираль, несут несколько килей. *Basioccipitale* треугольное, не уплощенное.

Краткая характеристика

В нашей коллекции фрагмент лобных костей с почти полными роговыми отростками, два обломка рогов, два фрагмента черепа (мозговая капсула и затылочная часть) и изолированные зубы верхней и нижней челюсти (Таб. II). Рога в сечении имеют форму, приближающуюся к кругу, они средней длины, несколько наклонены назад, гомонимно свернуть. На уровне приблизительно середины длины расходятся в стороны. На передней поверхности основания рогов (ближе к наружному краю) начинаются три мощных кия, разделенные широкими желобками, на противоположной же стороне (на задне-внутренней поверхности основания рога) берут начало два невысоких но острых кия. Все они повторяют гомонимную спираль. Хорошо развитая мозговая капсула округлая. Почти прямая дорзальная ее поверхность образует с затылочной поверхностью угол чуть больше прямого. Теменные грабли чрезвычайно слабые. Височная кость соприкасается с затылочной. *Basioscapitale* не уплощенные, имеет треугольную форму. Слуховые пузыри выступают значительно ниже уровня *Basioscapitale*. Костный слуховой проход вертикальный. В лобных костях имеются пазухи, частично захватывающие и основания роговых отростков, коренные зубы средней гипсодонтности. Верхние заднекоренные квадратных очертаний, с едва заметными добавочными бугорками. Переднее ребро на них практически отсутствует, заднее – развито умеренно. В передне-наружном углу нижних моляров имеется отчетливая складка.

Родовая самостоятельность *Paraioceros*, представленного пока единственным видом (*P. improvisus*), известного из одного местонахождения (руставское местонахождение гиппарионовой фауны, Восточная Грузия, верхний сармат) не вызывает сомнений, а строение рогов, черепа и зубов ясно указывают на принадлежность этого животного к группе ойцерин.

Выясняется, таким образом, что триба *Oiocerini* Sokolov, представленная ранее единственным родом *Oioceros* Gaillard, объединяет в свой состав по крайней мере три рода (*Hypsodontus* Sokolov, *Oioceros* Gaillard, *Paraioceros* Meladze). Целесообразность включения данной группы полорогих в подсемейство *Gazellinae* нам представляется несомненной: – если некоторые из общих у газелей и ойцеросов признаков можно объяснить примерно одинаковыми образом жизни и условиями существования (наличие относительно длинных, стройных конечностей, адаптированных к быстрому бегу по сухому грунту открытых пространств, зубной системы хорошо приспособленной к грубой

пище и др.), то другие же сходные особенности имеют, скорее, иной смысл и указывают, по-видимому, на существование тесных филогенетических связей между ойцеридами и газелями (к таковым, быть может, относятся некоторые черты строения черепа и, возможно, мозга).

Ойцериды отделились от общего ствола газелевых сравнительно очень рано, должно быть еще в начале миоценового времени. Во всяком случае, уже в среднемиоценовое время они (род *Hypsodontus*) занимают довольно значительную территорию (от Кавказа до Монголии) и уже имеют, хотя бы в зачатке, все основные отличительные для ойцерид черты (рога свертываются гомонимно, намечаются кили на них, зубы уже обращают на себя внимание относительно высокой коронкой). Ойцериды первыми среди газелин освоили открытые станции и неплохо адаптировались в них – зубы способны захватывать и перетирать грубую пищу, высоко расположенные выступающие глазницы способствуют увеличению радиуса обзора, обострен слух, стройные конечности хорошо приспособлены к быстрому бегу по сухому грунту открытых пространств.

В верхнемиоценовое время, в период господства на суше гилле-рионовой фауны (средний сармат – понт) с ними сосуществуют настоящие газели (род *Gazella*), которые в нижнеплиоценовое время и вытеснили окончательно ойцерид из занимаемых ими стадий, послужив, по-видимому, одной из главных причин их вымирания.

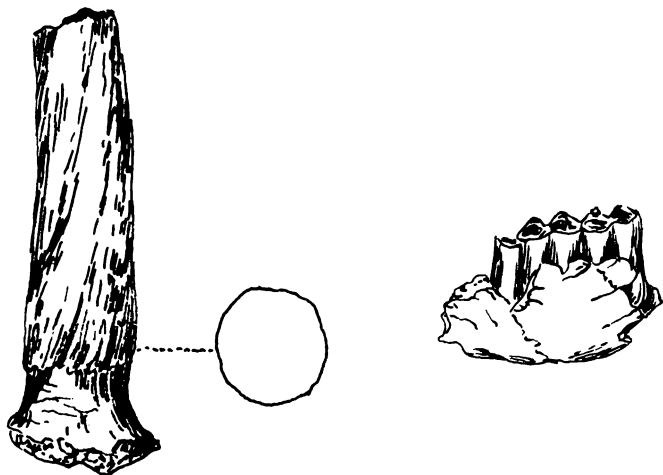


Рис.2. Гипсодонтус из Беломечётской (по Л.К.Габуния, 1973 и М.И.И.Соколову, 1949)

Почти все представители группы трагоцерин (кроме рода *Paratragocerus Sokolov*) являются постоянными и наиболее характерными (наряду с гиппарионом) членами т.н. гиппарионового комплекса. Изучение трагоцерин, естественно, поможет полнее охарактеризовать "гиппарионовый" этап в развитии наземной фауны млекопитающих.

И.И.Соколов (1953) выделил, как известно, в качестве особой самостоятельной подтрибы *Tragocerina* - роды: *Paratragocerus Sokolov*, *Miotragocerus Stromer*, *Tragocerus Gaudry*, *Sivaceros Pilgrim* , а позже (1962) и *Phronetragus Gabunia*. Всецело разделяя мнение И.И.Соколова о целесообразности объединения перечисленных выше животных в одну группу, но находя, однако, что трагоцерины отличаются от всех других подтриб, помещенных И.И.Соколовым в трибу *Bovini*, отличиями более высокого ранга, чем эти последние друг от друга, вышеуказанную довольно компактную группу животных, благодаря целому ряду особенностей ее представителей, по нашему мнению (Меладзе, 1967), целесообразнее рассматривать в качестве трибы *Tragocerini* в составе подсемейства *Bovinae*. Наше предложение было, по-видимому, принято (Л.К.Габуня, 1973; Б.Л.Короткевич, 1970, 1971, 1981).

Краткая характеристика трагоцерин

Общими, отличительными для всей группы трагоцерин, признаками И.И.Соколов (1953) считает следующие: 1. сильный наклон назад роговых отростков; 2. резкое сужение передне-заднего диаметра рогового стержня к вершине; 3. образование костных наростов на передней стороне основания рогового стержня.

Эти признаки заметны уже у наиболее древнего, среднемиоценового представителя группы - *Paratragocerus*. Особенно четко развиты они у более поздних членов трибы.

Ниже мы приводим важнейшие сведения о представителях группы трагоцерин, особое внимание уделяя тем из них, по которым мы располагаем возможностью представить дополнительные сведения или же уточнить характеристику.

Паратрагоцерус – наиболее древний представитель группы трагоцерин. Его остатки обнаружены в среднемиоценовых (чокракских) отложениях правобережья реки Кубани, в окрестностях станицы Беломечетской Невинномысского района.

Размеры средние. Глазницы слабо выступают в стороны; роговые отростки широко расставлены основаниями и отходят от черепа непосредственно над глазницами, почти параллельные; довольно круто поставлены, на передней стороне их оснований имеется характерная шероховатость выше которой передний профиль отростка круто загибается назад, тогда как задний остается прямым; передне-задний диаметр быстро убывает к вершине; поперечное сечение оснований в форме удлиненного продольного овала с более выпуклой наружной поверхностью, без килей, к вершинам становится постепенно круглым. Коренные зубы с очень низкими коронками; ребра и стили ясно развиты только на передне-наружных долях верхних заднекоренных; верхние и нижние заднекоренные зубы имеют добавочные бугорки.

Кроме голотипа, хранящегося в Палеонтологическом институте АН СССР (№428/35), в коллекциях Института палеобиологии АН ГССР имеются ископаемые остатки полорогого, добытые в среднемиоценовых отложениях станицы Беломечетской (сборы Л.К.Габуния), несомненно относящиеся к паратрагоцерусу. Ниже дается краткая характеристика этих остатков (по Л.К.Габуния, 1973).

Из двух роговых отростков, имеющих в коллекции, один, правый, фрагментарен – обломан чуть выше основания (коллекция ИП, №5/6I). Судить о деталях его строения, естественно, затруднительно. Он отличается от типового экземпляра лишь несколько более крупными размерами и чуть большим наклоном назад. Другой же, более полный экземпляр (коллекция ИП, №5/199) представляет левый роговой отросток. Он несколько уступает в размерах типовому экземпляру, заметнее наклонен назад, внутренняя поверхность уплощена сильнее а внутренняя полость достигает середины рогового стержня. Эти отличительные признаки, однако, вполне укладываются в пределы индивидуальной изменчивости (если судить по *Tragocerus*) "Не исключено также, что эти признаки подвержены половой и возрастной изменчивости" (Л.К.Габуния, 1973, стр.117). К паратрагоцерусу относится также и фрагмент левой нижнечелюстной ветви с рядом P₃-M₃. Зубы по основным признакам сходны с таковыми представителей рода *Tragocerus*.

Тениус (1956) считает *Paratragocerus* синонимом западно-европейского виндобонского *Protragocerus*. Однако наличие на роговых стержнях последнего переднего и задне-наружного килей в сочетании с несколько иным профилем рога, довольно отчетливой его загнутостью внутрь и несколько более высокой коронкой зубов, заметно отличают две отмеченные выше формы друг от друга.

О филогенетических отношениях паратрагоцеруса Л.К.Габуния (1973, стр. II7-II8) высказывается следующим образом: "Правда, этот род стоит несколько ближе, чем *Protragocerus* к общему корню всей группы *Tragocerini*, но тот скудный материал, каким он представлен в настоящее время, к сожалению, не дает нам основание для того, чтобы рассматривать его в качестве исходной предковой формы для всех трагоцерин (Соколов, 1949; стр. II03). Пока мы не решаемся также полностью отрицать существование некоторого родства между *Paratragocerus* и *Protragocerus*, которого, однако, Пилгрим не без основания связывает не с *Tragocerus*, а с сиваликским *Pachyportax* (Пилгрим, 1937, стр. 780). Впрочем, не исключено, что наиболее примитивный среди указываемых форм и, возможно, древний паратрагоцерус мог дать начало как линии *Protragocerus* - *Pachyportax*, так и настоящим трагоцерусам (род *Tragocerus*)".

Neotragocerus Korotkovich, 1981

Диагноз^{х)}. Трагоцерины средних и крупных размеров. Угол излома оси черепа большой. Зароговая часть черепа сравнительно длинная. Теменные гребни развиты, широкие, в месте их заднего сближения имеется шишковидное вздутие. Глазницы большие, их высота близка к длине ряда коренных зубов, передний край глазниц на уровне границы M^2-M^3 . Верхнечелюстная кость высокая, близка к длине ряда коренных зубов. Чешуя затылочной кости заметно сужена вверху, основная затылочная кость сравнительно длинная, слабо выпуклая, постепенно сужается к переднему концу. Глоточные бугорки развиты сравнительно слабо. Роговые стержни расположены на черепе в плоскости лобной кости над задней половиной глазниц, имеют полутреугольную форму сечения в основании и длинный передний киль. Предкоренные зубы слабо моляризованы.

^{х)} По Е.Л.Короткевич (1981, стр. 106)

Присутствие остатков этого рода Е.Л.Короткевич устанавливает в позднемiocеновых отложениях Восточной Европы, Украины и Северного Китая.

Miotragocerus Stromer, 1928

Известен единственный вид - *M.monacensis* Stromer. Материал (фрагмент черепа с роговыми стержнями), послуживший основанием для выделения особого рода и вида, добыт из сарматских отложений окрестностей г.Мюнхена.

Череп средних и крупных размеров. Переход между лобной и теменной зонами плавный, без излома. Дорзальная поверхность зароговой области плоская, шероховатая, с прямым профилем. Теменные гребни хорошо развиты. Лоб - плоский. Его пазухи захватывают основания роговых стержней. Лобные кости пневматизированы, выступание глазниц в стороны - чрезвычайно слабое. Роговые отростки расположены непосредственно над глазницами, широко расставлены, слабо расходятся в стороны, сильно наклонены кзади, без признаков скручивания. Основания роговых стержней сильно сжаты с боков. Сечение имеет форму правильного овала у основания рогов, а к верхнему концу, в результате постепенного укорочения передне-заднего диаметра, все больше приближается к кругу. Передний киль - отчетливый, задний - тупой.

Такие признаки миотрагоцеруса, как плоская и шероховатая дорзальная поверхность зароговой части, сильное развитие теменных гребней, наличие сильно сжатых с боков роговых отростков с резко убывающим к вершине передне-задним диаметром, достаточно ясно указывают на принадлежность данного животного к группе трагоцерин.

Sivaceros Pilgrim, 1937

Два вида рода *Sivaceros* (*S.graguens* и *S.vedicus*) описаны по материалу, добытому из сиваликских отложений Индии.

Череп небольших размеров. Затылочная часть узкая. В области глазниц расширен. Орбиты выступают в стороны слабо. Их верхние края ниже уровня поверхности лба. Поверхность как лобных, так и теменных костей - шероховатая. Профиль зароговой части - выпуклый теменные гребни развиты слабо, Надглазничные отверстия небольшие, узкие. Роговые отростки расположены непосредственно над глазницами. Они длинные, прямые, широко расставленные, сильно наклоненные кзади. Роговые отростки сильно сжаты с боков.

Форма сечения от симметричного овала в нижней части до круглого в верхней трети. Внутренняя и наружная поверхности роговых отростков выпуклые. Передний киль - заостренный, задний - слабый. *Vasioscapitale* короткое, суживается кпереди; слабовыступающие мускульные бугорки широко расставлены. Слуховые пузыри небольшие, сжатые с боков, изогнутые. Несмотря на то, что у сиванцера са теменные гребни развиты слабо, череп не расширяется в области затылка, а поперечное сечение роговых отростков - симметрично овальное, И.И.Соколов (1953) считает его представителем группы трагоцерин. Основанием для этого служат такие признаки сиванцера, как широкая расстановка рогов, шероховатость поверхности лобной и затылочной костей, наличие небольших размеров подглазничных отверстий и др.

Tragocerus Gaudry, 1861

Трагоцерус - самый распространенный и один из наиболее специализированных представителей группы. Он распространен в мио-плиocene от Атлантического до Тихого океана. Среди признаков, характерных для представителей этого рода, следует отметить приводимые ниже.

Череп крупный, реже средних размеров: Лицевая часть слабо вытянута. Излом оси черепа - слабый. Лобно-лицевая часть вогнута. Дорзальная поверхность зароговой части - шероховатая (также, как и поверхность *frontalia* между основаниями рогов), ее профиль в передней половине прямой, в задней - выпуклый. Теменные гребни развиты хорошо. Угол между затылочной плоскостью и дорзальной поверхностью зароговой части приближается к прямому. Орбиты выступают в стороны слабо. Роговые отростки расположены непосредственно над глазами. Они средней длины, наклонены назад, расходятся под углом около 45° . В некоторых случаях загнуты назад дугообразно, чаще - прямые, иногда слегка гетеронимны. Сильно сжаты с боков, имеют острый передний киль в нижней части. Два задних кия (задне-наружный и задне-внутренний) выражены слабее. Передне-задний диаметр рогов резко убывает к вершине. В некоторых случаях самки - безрогие (Bohlin, 1935) Наиболее характерной формой сечения роговых отростков является равнобедренный треугольник с обращенным назад узким основанием, имеющим закругленные углы. К вершине рог в сечении все более приближается к кругу. *Vasioscapitale* короткое, кпереди сужен-

ное. Слуховые пузыри относительно небольшие, сильно сжатые с боков. Лобная кость в области *crista pterygoidea* соприкасается с алисфероидом, не достигая чешуи височной кости. Передний край сдвинутых назад хоан расположен позади заднего края третьих моляров и боковых вырезок заднего края костного неба. Несколько вытянутая лицевая часть впереди суживается. Предглазничные впадины большие. Носовые кости узкие. Зубы низкоронковые. Заднекоренные с добавочными элементами. Стили на верхних молярах закругленные, широкие, ребра развиты умеренно. Премоляры редуцированы слабо. Длина верхних Р чуть меньше половины длины всего ряда щечных зубов. На Р₄ в некоторых случаях замыкается лишь передняя долька. I₁ асимметричны. Особенности сильно развитых теменных гребней, наличие плоской зароговой площадки, шероховатость дорзальной поверхности черепа между основаниями рогов и позади них, характер соединения костей в области *crista pterygoidea* и некоторые другие черты, указывают на близость трагоцерусов к быкам трибы Bovini. В то время, как ряд черт и, в первую очередь своеобразие строения рогов, а также конечностей, в значительной степени отличают их от последних.

При исследовании ископаемых остатков трагоцерин, добытых из континентальных отложений т.н. душетской свиты мио-плиоценового возраста, (аркнетское и базалетское местонахождения), нами было установлено (Меладзе, 1967), что по некоторым чертам строения роговых отростков они напоминают эльдарскую форму, описанную Е.Г.Габашвили (1956), как *Tragocerus frolovi* M.Pavlov var. *eldaricus* var. nov. в последствии выделенную Д.В.Гаджиевым (1961-б) в качестве особого рода - *Mirabilocerus*.

Трагоцерины, остатки которых обнаружены в различных восточно-грузинских местонахождениях (Аркнети, Базалети, и, быть может, Удабно), отличаясь как друг от друга, так и от эльдарской формы признаками явно видового ранга, в то же время имеют некоторые общие с последней черты строения рогов, черепа и зубов. Таким образом, трагоцерусы из Эльдара, Удабно, Аркнети и Базалети составляют одну естественную группу, являющаяся, по нашему мнению, особой филогенетической ветвью рода *Tragocerus*. Животных, составляющих эту группу, мы предлагали (Меладзе, 1967) объединить в самостоятельный подрод, сохраняя за ним название *Mirabilocerus*. Однако, в отдельных местонахождениях Молдавии и Украины (Е.Л.Короткевич, 1970, 1971) обнаружены остатки трагоцерин весьма сходных по строению роговых отростков с *mirabilocerus*. К пос-

ледним следует отнести, повидимому, и некоторые "расы" *Tragocerus amaltheus* (A. Gaudry, 1873; I. Andree, 1926).

Следовательно трагоцерусы типа мирабилоцерусов в течение довольно продолжительного времени (от верхнего сармата до по- нта включительно) в качестве постоянных представителей гиппарио- новой фауны населяли далеко не только территорию Закавказья. Это заставляет нас склониться к мнению Д. В. Гаджиева (1961) о самостоятельности рода *Mirabilocerus*.

Род: *Mirabilocerus* Hadjiev, 1961

Тип рода: *Tragocerus frolovi* M. Pavlov var *eldaricus*, Gabashvili, 1956

Д и а г н о з^х). Антилопы средних или крупных размеров. Зароговая часть развита хорошо, длина ее превосходит длину лба. Теменные гребешки развиты слабо или отсутствуют. Лобная кость вдавлена между рогами. Глазницы выступают в стороны незначитель- но. *Vasioscapitale* несколько расширяется кзади. Слуховые пузыри небольшие, сильно сжаты с боков. Задний край костного неба позади уровня заднего края M^3 . Предглазничные ямки имеют- ся. В области *crista pterigoidea* лобные кости не сопри- касаются с височными. Рога расположены над глазницами, их пе- редний край несколько выходит вперед за передний край глазницы, они средней длины или длинные, но всегда короче черепа. Имеют- ся рога как у самцов, так и у самок. На переднем крае роговых отростков самцов присутствуют две или три ступени. Сечение рогов разное на разной высоте: с заостренным (однокилевым), закругленным (бескилевым) или уплощенным (двухкилевым) перед- ним краем, однако всегда присутствует двухкилевой отрезок. I_1 асимметричные, с вытянутыми в стороны заостренными наружными углами, остальные резцы заметно уступают им в размерах, асим- метричные, несколько изогнуты наружу. Базальные столбики на верхних молярах присутствуют не всегда, на нижних - всегда. P^2 и P^3 имеют тенденцию к образованию пары внутренних полулу- ний. P_4 если и образует внутреннюю стенку, то за счет замыкания задней долилки.

х) Диагноз рода составлен нами на основании данных, содержащихся в работах Е. Г. Габашвили (1956) и Д. В. Гаджиева (1961) и в результате исследования костных остатков антилоп из эльдар- ского (МП, колл. №139), аркнетского (ИП, колл. №5) и базалет- ского (ИП, колл. В) местонахождений.

К остаткам фронетрагуса, которые описаны Л.К.Габуния (1955), прибавилось некоторое количество материала, как из аркнетского, так и из базалетского местонахождений, что позволяет дать более полное описание этого животного, а также, дополнить и несколько изменить диагноз рода. Прежде, чем приступить к характеристике рода Phronetragus Gabunia и двух его видов - аркнетского и базалетского, считаем необходимым еще раз привести наши соображения относительно формы и строения роговых отростков у этих животных (Меладзе, 1967).

Как известно, голотип аркнетского вида (№ 5/4) имеет почти полный левый рог, а правый обломан у самого основания (Габуния, 1955). Левый рог уплощенный, в сечении у основания имеет форму сильно вытянутого овала, отогнут назад и уплощенностью обращен вперед и несколько наружу. Однако сечение сохранившейся небольшой части правого рога не соответствует таковому левому, оно приближается к кругу. Такое же явление наблюдается и в Базалети. У образца № В-18 сохранился уплощенный, почти полный правый рог, а левый, - с сечением приближающимся к кругу, обломан. Еще замечательнее образец № В-17, у него сохранились оба почти полных рога. Причем, правый очень сильно уплощен, а левый на всем протяжении имеет почти округлое сечение.

Можно было бы думать, что рога в сечении имели форму, близкую к кругу и один из них был уплощен деформацией. Однако трудно, по нашему мнению, допустить, чтобы один рог сохранил свой первоначальный вид, в то время, как другой рог (и, притом, не полный) превратился в тонкую пластинку. Объяснить это явление можно, лишь допустив, что рога фронетрагусов в сечении имели форму вытянутого эллипса и были поставлены по отношению друг к другу таким образом, что большие диаметры этих эллипсов составляли прямой, или близкий к прямому угол.

Мы предлагаем следующее объяснение отмеченного выше явления.

Почти каждая кость животных как в Аркнети, так и в Базалети, несет на себя следы деформации.

Остатки позвоночных в этих местонахождениях встречаются в виде гнезд беспорядочно нагроможденных друг на друга костей.

Естественно, различные кости по различному были ориентированы по отношению к направлению силы, вызывающей их деформацию.

Разбирая случай, когда эта сила действовала в плоскости, перпендикулярной к оси рогов, нетрудно убедиться, что существует единственный вариант, когда рога будут ориентированы таким образом, что сжимающая их сила будет действовать в направлении, параллельном сагиттальной плоскости черепа и еще один, когда сила будет действовать перпендикулярно к этой плоскости.

Во всех остальных многочисленных возможных вариантах деформирующая сила будет направлена под острым углом к сагиттальной плоскости. В этом случае один рог будет обращен к ней широкой поверхностью, другой – ребром. В результате, у одного рога уменьшится максимальный диаметр, у другого – минимальный.

В правильности такого объяснения нас убеждает исследование ископаемого материала, почти не испытывавшего деформацию.

Phronetragus Gabunia, 1955

Д и а г н оз: Tragocerini мелких или средних размеров. Череп относительно узкий, длинный. Зароговая часть развита хорошо. Теменные гребешки имеются. Орбиты не выдаются. Предглазничные ямки присутствуют. Передний край хоан – позади заднего края M^3 . В области крыловидного гребня лобная кость не соприкасается с височной, между ними вклинены алисфеноид и теменная кость. Верхние зубы крупные, расположены почти на одной линии – ширина неба между M^3 – M^3 равна ширине между P^2 – P^2 и P^3 начинается образование пары внутренних полулуний. Задние ребра на верхних M развиты значительно слабее передних, а на M^3 отсутствуют вовсе. Добавочные столбики во внутренних долинках, верхних, и в наружных нижних M имеются всегда (для M_3 в передней из двух наружных). Кроме того на нижних M_1 и M_2 имеется столбик между внутренними полулуниями. Наружные складки на передней поверхности нижних заднекоренных развиты очень слабо. На P_4 обе долилки открыты. Роговые отростки отходят непосредственно за глазницами, довольно широко расставлены, всегда короче половины основной длины черепа, с прямым задним и слабо загнутым передним профилем, без килей. Сечение у основания имеет форму вытянутого эллипса, передне-задний диаметр убывает кверху постепенно. Рога поставлены таким образом, что широкая плоская поверхность обращена вперед и несколько наружу – большие диаметры рогов составляют прямой или тупой угол. Расходятся они под углом не более чем $35-40^\circ$, сильно наклонены назад, не поднимаясь выше уровня лба. В неко-

торых случаях обнаруживают едва заметную тенденцию к образованию гомонимной спирали.

Phronetragus arknethensis Gabunia, 1955

Г о л о т и п: колл. ИП, фрагмент черепа №5/4

Д и а г н о з: фронетрагус скорее мелких, чем средних размеров. Задние ребра на верхних М развиты слабо, на M^3 - отсутствуют, однако наружная поверхность задне-наружного полулуния выпуклая. На всех верхних заднекоренных из трех стилей самый слабый - задний. На внутренней поверхности нижних M_1 и M_2 хорошо развиты передний и задний стили. Рога расходятся под углом около 35^0 .

Описание и сравнение

Ч е р е п, по-видимому, скорее мелких размеров. Лобная поверхность несколько вдавлена. Теменные гребешки развиты хорошо.

Р о г а прямые, короткие (длина до 145 мм, в среднем - 127,5 мм) отходят непосредственно за глазами, широко расставлены (расстояние между внутренними краями у основания 25-28 мм), сильно наклонены назад, не поднимаясь выше уровня лобной поверхности, расходятся под углом около 35^0 , без килей. Поперечное сечение у основания имеет форму вытянутого эллипса (большие диаметры эллипса - 33-40 мм; малые - 20-26 мм), рога поставлены таким образом, что большие диаметры эллипсов сечения составляют между собой угол, приближающийся к прямому. В некоторых случаях (№ 5/258) рога обнаруживают склонность к гомонимному свертыванию. Расстояние между концами рогов - 95 мм.

З у б ы фронетрагусов очень похожи на таковые мирабилоцерусов.

В е р х н и е з у б ы аркнетского вида выделяются относительно слабым развитием стилей и ребер. На M^3 , например, заднее ребро отсутствует (в отличие от M^3 мирабилоцеруса), а задний стиль выражен слабее переднего и среднего. Добавочные столбики во внутренних долинах верхних М присутствуют всегда. Размеры (средние, в мм) следующие: длина ряда M^I-M^3 - 52,5; длина на ширину: P^3 - 14 x 16; P^4 - 12 x 16,6; M^I - 15,2 x 19,2; M^2 - 17,2 x 20,2; M^0 - 19,2 x 18,7.

Н и ж н и е з у б ы обращают на себя внимание присутствием базального столбика с лингвальной стороны первого и второго моляров, между внутренними полулуниями (подобно некоторым трагоцерусам). Этот столбик на M_2 выше. Наружная складка на

передней поверхности нижних моляров *Фронетрагуса* чрезвычайно слабая. Длина на ширину (средние) M_2 - 17,7 x 12,3 мм, то же M_3 - 24,5 x 11,5 мм.

К сожалению, нет никаких данных, дающих возможность отличить друг от друга кости конечностей *Фронетрагуса* и *мирабилоце-руса*.

Phronetragus secundus Meladze, 1967

Г о л о в и: колл.ИП, череп № В-777.

Д и а г н о з: *Фронетрагус* средних размеров. Задние ребра на верхних заднекоренных развиты очень слабо, на M^3 отсутствуют, наружная поверхность задненаружного его полулуния гладкая. Передний и средний стили на верхних M развиты сильно, задние на M^1 и M^2 - самые слабые, на M^3 же задний стиль развит даже несколько сильнее двух передних. На лингвальной поверхности нижних M_1 и M_2 передний и задний стили развиты слабо. Рога расходятся под углом не более 20° .

Описание и сравнение

Единственный череп не выделяется хорошей сохранностью. У него обломаны передняя часть морды, задняя часть мозговой капсулы, скуловые дуги, левый рог у самого основания, а от правого мало что осталось. Повреждены лобная поверхность и правый P^2 . Кроме того, череп испытал некоторую вертикальную деформацию.

К сожалению, говоря о размерах и пропорциях черепа базальтского *Фронетрагуса*, мы лишены возможности привести в подтверждение цифровые данные, так как череп неполный, и мы не можем хотя бы приблизительно вычислить его основную длину. Размеры средние, череп относительно узкий, длинный, с хорошо развитой зароговой частью и удлинённой мордой. Излом оси черепа - слабый переход между лобной и теменной поверхностями плавный, угол между ними - $155-160^\circ$ (возможно этот угол несколько увеличен деформацией). Орбиты относительно небольшие (горизонтальный диаметр - ок.46 мм, вертикальный - ок.28 мм), вытянутые в длину, их края не выступают, передний край глазницы лежит на уровне переднего края M^3 . Предглазничные впадины имеются. Лобные кости (длина вг.-нав. - 92 мм) перед роговыми отростками, по всей вероятности, несколько вдавлены. Сагиттальный лобный шов в зароговой области слабо выпуклый. Венечный шов не выступает. Теменные гребешки имеются.

Р о г а короткие (длина до - 170 мм, в среднем 167,5 мм), несомненно меньше половины основной длины черепа, отходят они непосредственно за глазницами. Расставлены относительно широко, расстояние между внутренними краями оснований роговых отростков приблизительно равняется передне-заднему диаметру рогового отростка у основания (33-37 мм, в среднем - 34,3 мм). Рога уплощенные, без килей, обращены широкой поверхностью вперед и несколько наружу - угол между большими диаметрами рогов - тупой (измерить этот угол точно невозможно - рога деформированы). Рога очень сильно наклонены назад, не поднимаются выше уровня лобной поверхности, почти параллельны друг другу, расходятся под углом 15° (№ В-18) - 20° (№ В-17). Они прямые, сечение у основания имеет форму вытянутого эллипса, убывание передне-заднего диаметра кверху постепенное. В некоторых случаях (№ В-18) едва заметно свернуты гомонимно. Расстояние между концами роговых отростков - 95 мм; наибольший и наименьший диаметры рогов у основания - 37 и 18 мм; то же на 10 см выше основания - 21,5 и 11,5; угол наклона рогов (между задним краем рогового отростка и линией, соединяющей верхние края затылочного мыщелка и глазницы - 40° .

В области крыловидного гребня лобная кость не соприкасается с височной, между ними вклинены теменная кость с одной стороны, и алисфеноид с другой. Передний край хоан - значительно позади уровня задних краев M^3 . Зубные ряды почти параллельны друг другу. Ширина неба на всем протяжении примерно одинаковая. Наибольшая ширина черепа (в глазницах) - 117 мм; расстояние от переднего края P^2 до переднего края орбиты - 92 мм; наибольшая ширина мозговой коробки - 80 мм; ширина неба между P^2 - 37; то же между M^3 - 38.

Фронотрагус - животное крупнозубое. Имея череп, значительно меньших, по сравнению с базалетским мирабиллоцерусом размеров, не уступает ему по размерам зубов, а в некоторых случаях даже превосходит.

В е р х н и е з у б ы . Задние ребра на верхних M развиты очень слабо. На M^1 это ребро выражено хорошо, на M^2 - слабее, а на M^3 отсутствует. Передний стиль и переднее ребро почти параллельны. Базальные столбики на верхних молярах имеются всегда. Премоляры относительно крупные. Размеры (средние, в мм) верхних зубов следующие: длина ряда P^2-M^3 - 104; длина ря-

да P - 49; длина ряда M - 58; длина на ширину P² - 18 x 13,5; P³ - 16 x 16; P² - 12,5 x 16; M¹ - 18 x 21,5; M² - 19,5 x 21,5; M³ - 21,5 x 21.

Более полный материал позволил бы окончательно решить вопрос о вторичных половых признаках кавказских трагоцерин. Быть может окажется права Е.Л.Короткевич (1981, стр.34) в том, что роговые стержни фронетрагуса "напоминают таковые молодых животных или самок грекориксов и миотрагоцерусов". В таком случае, оказалось бы, что в аркнетской фауне из трагоцерин присутствует лишь *Mirabilocerus arknetensis* (Gabunia), в фауне же Базалети - *Mirabilocerus maius* Meladze; в половой диморфизм у них выражался бы в строении рогов: - самцы имеют мощные рога с килями (до трёх), с уплощенным и ступенчатым передним краем (количество ступеней, быть может, зависит от возраста животного), у самок же рога относительно небольшие, без килей, овального сечения. Подобным материалом, однако, мы пока не располагаем.

Бовины (Рис.1)

Считаем уместным коснуться вопроса о систематическом положении представителя бовин (подтриба *Bovina* Sokolov) из фауны Квабеби (А.К.Векуа, 1972). По нашему мнению, тут мы имеем дело со случаем ошибочного определения, основанного на признаках перигамического характера. Попробуем обосновать наше предположение. В монографии, посвященной квабебской фауне (А.К.Векуа, 1972) приводится описание, наряду с отдельными костями посткраниального скелета, около десятка черепов различной сохранности представителя бовин (*Bovina*), выделяемого автором в новый род и вид (*Poribov aseros* Vekua). Однако некоторые своеобразные черты строения черепов этого животного склоняют нас к мысли, что все они принадлежат безрогим самкам. Мощные теменные гребни расположены по бокам теменной площадки, они же ограничивают сверху сильно развитую височную впадину, в которой, должно быть, помещалась вся жевательная мускулатура. Тем самым, дорсальная поверхность черепа как бы максимально освобождается для целей не менее важных, чем прием пищи (каковыми могут быть лишь перигамические признаки) - для несения рогов. В этом нас убеждает еще и то, что "непосредственно позади глазниц, по краям лобных костей развиты сильные продольные валикообразные образования длиной около 70мм, особенно рельефно представленные на двух образцах (K-1, K-5). Обычно на этом месте лобной поверхности у бовин расположены роговые отростки" (А.К.Векуа, 1972, стр.262). Подобное строение черепа обычно для комолых самок жвачных.

Нам уже приходилось говорить о вторичных половых признаках гиппарионов, выраженных, с нашей точки зрения, в различной степени развития у них предглазничной впадины (Меладзе, 1967, стр.137-141). В последующие годы появились работы, в которых одни возражали против изложенной нами интерпретации функции предглазничной ямки (Векуа, 1972), другие (Жагалло, 1978) предлагали иное ее толкование. А с 1977 года публикуется целая серия работ (Mac Fadden, 1977; Skinner, Mac Fadden, 1977; Woodburne, Mac Fadden, Skinner, 1981; Mac Fadden, Woodburne, 1982; Mac Fadden, Skinner, 1982 и др.), в которых вторичнополовому, по нашему мнению, признаку приписывается систематическое значение, выдвигается и поддерживается мысль о необходимости разделения гиппарионов на два рода - собственно Hipparion и Cormohipparion.

В подобных условиях считает нужным вернуться к вопросу о строении предглазничной впадины гиппарионов и о возможном ее функциональном значении. Можно сказать, что мы были вынуждены объяснить различия в степени развития предглазничной ямки половым диморфизмом - лишь такое толкование объясняло два типа строения лицевой части базалетского гиппариона (Меладзе, 1967, стр.137-141).

На пяти черепах гиппарионов, найденных в одном слое и даже в одной глыбе базалетского местонахождения, по всем признакам несомненно принадлежащих животным одного вида (Меладзе, 1967, стр.36-65), встречаются предглазничные ямки различного строения; при этом разница в строении и степени развития ямки явно не зависит от возраста животного.

На черепе № В-50 старого животного с сильноостертыми зубами имеется одна короткая, низкая и мелкая предглазничная впадина. Хорошо выражен только задний ее край, в виде небольшого "кармана" а верхний, передний и нижний край плавно переходят в поверхность носовой и верхнечелюстной костей. Точно такая же ямка имеется и на череп № В-53, принадлежащем молодой особи (сохранились все молочные зубы, а из постоянных в функции лишь М^I). Слабо развита на черепе № В-50 также букцинатарная ямка (на экземпляре № В-53, к сожалению, не сохранилась соответствующая часть морды). С другой стороны, череп старого животного № В-51 обращает на себя внимание наличием сильно развитой ямкой с мощным задним краем, нависающим над ямкой, и

довольно резкими верхним, нижним и передним краями. Слабый горизонтальный гребень поназо-максиллярному шву делит ее на две части: верхнюю и нижнюю. Перед этой ямкой лежит еще небольшая, так называемая "подносовая" ямка, ограниченная от задней коротким, но толстым валиком^{х)} (длина "подносовой" ямки - 51 мм, высота - 30 мм, глубина у заднего края около 7 мм). Относительно очень сильно развита также и букцинаторная ямка. К сожалению, на фрагментах черепов молодых особей (№№ В-52 и В-535) отсутствуют передние части морды, что лишает нас возможности судить о степени развития подносовой и букцинаторной ямок, но задняя предглазничная впадина как по размерам, так и по форме и строению, подобна у них таковой черепа № В-51.

Поскольку все экземпляры черепов базалетского гиппариона, несомненно относящиеся к одному виду, обнаруживают предглазничные ямки двух, довольно резко отличающихся друг от друга типов, не связанных с индивидуальной изменчивостью (см. таб. I), естественно допустить, что различная степень развития предглазничной впадины - признак полового диморфизма. Если это так, то большую убедительность приобретает предположение В.И. Громовой (1952) о том, что предглазничная впадина служит у гиппарионов для помещения желез, функция которых, по-видимому, "заключается в выделении веществ, запах которых служит для привлечения другого пола того же вида, а отчасти, у стадных животных, и для распознавания особей того же пола" (стр. 188).

Соглашаясь с предлагаемой интерпретацией функции предглазничной впадины и учитывая то, что пахучие железы у самцов современных млекопитающих развиты сильнее, чем у самок, или же они у первых встречаются чаще (Дарвин, 1953, стр. 580-582), мы приходим к естественному заключению, что черепа с сильно развитыми впадинами принадлежат самцам, а черепа с более гладкими - maxillae - самкам.

Если наше предположение о связи степени развития предглазничной ямки гиппарионов с полом животного правильно, то придется, по-видимому, заметно сократить число видов этого рода, многие из которых выделены на основании различий в строении предглазничной впадины. Возможно также, что различная степень

х) тот самый валик, наличие которого послужило единственным, по сути дела, основанием для выделения некоторых гиппарионов в особый род - *Cornhipparion*

Таблица I

| | ♂ | | | ♀ | |
|---|------------------|-------------------|--------------------|-------------------|------------------|
| | № В-51 старый | № В-52 молодой | № В-535 молодой | № В-53 молодой | № В-50 старый |
| Длина ямки (задней - "слезная" + "малаяр-ная) | 74 | ок.77 | ок.75 | 60 | 60 |
| Высота | 57 | 56 | 56 | 36 | 35 |
| Наибольшая глубина | 18 | 18 | 18 | 13 | 12 |
| Наименьшее расстояние от глазницы | 31,5 | 27 | 26 | 27 | 45 |
| То же от лицевого гребня | 18 | 18 | 18 | 30 | 33,5 |

развития предглазничной ямки у особей *H. moldavicum* Gromova, объясняемая В.И.Громовой (1952, стр.206) возрастной изменчивостью, вызвана на самом деле, принадлежностью их черепов животным противоположного пола. Это тем более вероятно, что, как отмечает сама В.И.Громова (там же), отдельные полувзрослые черепа (например №№ 3644, 2896 и др.) не отличаются от взрослых по степени развития и строению ямки.

Нам трудно согласиться с Пирло (1953) в том, что предглазничная ямка имела очень небольшое физиологическое значение для индивидуума, а поэтому степень ее развития не является стабильным признаком, Вторичные половые признаки, не столь важные, а порой даже и вредные, для особи, могут иметь весьма важное значение для популяции в целом, а следовательно, эти признаки дол-

жны прочно закрепляться и передаваться потомству. К таким устойчивым и стабильным признакам относятся и все признаки строения предглазничной ямки, хотя они, безусловно, различны для представителей противоположных полов. При определении материала по гиппариону, однако, вряд ли можно опираться на степень развития предглазничной ямки, как на надежный диагностический признак, ибо не так уж часты случаи нахождения серии черепов, имеющих достаточно хорошую сохранность для того, чтобы уловить половые отличия и установить их принадлежность к животным одного вида, не учитывая строения предглазничной области. Еще менее надежно положение ямки относительно глазницы. Чем взрослее животное, тем больше у него расстояние между глазницей и ямкой, а у самок, с более короткой ямкой, это расстояние в общем больше чем у самцов (см. таб. I на стр. 46). Индекс расстояния относительно глазницы может варьировать в самых широких пределах, в зависимости от возраста и пола животного.

Все вышесказанное, таким образом, сводится к следующему:

Предглазничная ямка гиппариона служила, по всей вероятности, вместилищем лицевой железы, выделяющей пахучие вещества для привлечения (а также, по-видимому, и для возбуждения) особей другого пола.

Способность привлечения другого пола (с соответствующей железой, а также и предглазничная ямка - вместилище этой железы) у одного пола (скорее у самцов) была развита сильнее, чем у представителей противоположного пола.

Степень развития предглазничной ямки, ее положение, а возможно и форма, как диагностические признаки, ненадежны.

А.К.Векуа (1972, стр.126) считает сомнительной нашу интерпретацию функции предглазничной впадины гиппарионов, указывая, что "... у поздних гиппарионов явно намечается тенденция к ослаблению этого признака (поздние индийские и китайские гиппарионы, *H. urmiense*, квабобский гиппарион), а в некоторых случаях он даже утрачивается вовсе (*Proboscidipparion*)". Приведенные примеры, однако, на наш взгляд, неудачны - материал по черепам *H. urmiense* и квабобскому гиппариону крайне скуден и фрагментарен, вряд ли можно назвать серией черепов и остатки поздних индийских или китайских гиппарионов, а единичные черепа могут принадлежать и самкам, упоминание же о *Proboscidipparion* - совершенно неуместно - это животное выделено в осо-

бый род благодаря весьма своеобразному строению именно лицевой части черепа, где ни о какой либо впадине не может быть и речи. В богатых же местонахождениях более раннего геологического возраста встречаются черепа как со слабо, так и с сильно развитыми предглазничными впадинами (В.И.Громова, 1952, стр.206); а в базалетском местонахождении наряду с черепами, на которых предглазничные ямки достигают крайних пределов возможной дифференциации (колл.ИП, №В-51, В-52, В-535), находим черепа с почти гладкой преорбитальной областью (№В-50, В-53). Кроме того, А.К.Векуа напоминает наши же слова "Трудно допустить, чтобы животные, приобретшие в процессе эволюции такую важную для них особенность, впоследствии утратили ее" (А.К.Векуа, 1972, стр.126; Г.К.Меладзе, 1967, стр.141) и указывает, что плиогиппус обладал хорошо развитой предглазничной впадиной, а лошади, общепризнанным предком, которых он является, совершенно лишены ее.

Быть может, и скорее всего, у разных видов гиппарионово предглазничная ямка развита в различной степени, но она как мы пытались показать, вовсе не утрачивается ими. Что же касается вопроса о *Plihippus* и *Equus*, то тут может быть только два объяснения: или плиогиппус не является предком лошади, или же, что более вероятно, функция преорбитальной впадины у плиогиппусов была иная. Об этом нам уже приходилось писать: "Возможно общий предок *Hipparion* и *Equus* имел предглазничную ямку, но с иной, неизвестной нам, функцией. Одна ветвь, сохранившая эту функцию, которая по-видимому, теряла постепенно свое значение, привела к *Equus*, совершенно лишенному предглазничной ямки. У представителей же другой ветви в определенный момент истории их развития изменилась функция предглазничной впадины. Это привело к появлению у *Hipparion*, конечной формы этой ветви сильно развитой предглазничной ямки служащейместищем для лицевой железы, выделяющей пахучие вещества" (Меладзе, 1967, стр.141).

В.И.Жегалло (1978) подходит к толкованию строения лицевой части гиппарионов по иному:

1. У гиппарионов с хорошо выраженной подносовой впадиной присутствовали крупные *diverticulum nasi*, выходявшие за пределы носовой вырезки, но не достигавшие слезной ямки.

2. Предглазничная область (слезная и молярная ямки) были областью прикрепления специального поднимателя верхней губы", следовательно "подвижность верхней губы у гиппарионов

была большей, чем у лошадей". Это "свидетельствует о более активной роли лицевой мускулатуры гиппарионов в процессе захватывания корма", что свойственно "животным, захватывающим листья, побеги и верхние части травянистых растений" поэтому автор рассматривает "степень выраженности предглазничной впадины, как экологический показатель", гиппарионов с наиболее развитой преорбитальной ямкой считает обитателями парковых ландшафтов, формы же со слабо развитой предглазничной впадиной занимали, по его мнению, открытые степные пространства (В.И. Жегалло 1978, стр.37-39).

Если придерживаться толкования В.И.Жегалло, то получится, что в базалетском местонахождении захоронены остатки двух гиппарионов, представители одного вида обитали в открытых, сухих степных пространствах, другого же - во влажных парковых ландшафтах. А наш материал не дает никаких оснований для подобного допущения: все признаки строения, как черепа (без учета степени развития предглазничной ямки), так и конечностей однотипны указывают на обитание в открытых сухих степях, на то, что базалетский гиппарион был хорошо приспособлен к жизни в открытых пространствах, к перетиранию жесткой степной травы, к быстрому и продолжительному бегу, по сухому степному грунту (Г.К.Меладзе, 1967, стр.128-130).

Кроме того, непонятен сам смысл появления предглазничной впадины, если "нельзя рассматривать дно впадин в целом, как место прикрепления мускулатуры" а крепились мышцы "в основном к абсоральным краям впадин" (Жегалло, 1978, стр.35) и если она (предглазничная впадина) являлась даже помехой и возникала необходимость в соединительнотканном заполнителе облегчающем скольжение лицевых мышц (там же, стр.29, 35).

И наконец, если даже отбросить все приведенные нами возражения, то в самой же интерпретации В.И.Жегалло кроется противоречие.

Сильное развитие предглазничных впадин с одной стороны является показателем обитания в относительно влажных парковых ландшафтах (сильнее, чем у лошади, развитая лицевая мускулатура, более мощная и более подвижная верхняя губа, способная захватывать листья, побеги и верхние части трав, т.е. выполнять более сложные операции в пространстве). С другой стороны, у этих же гиппарионов носовой дивертикул был развит значительно сильнее, чем у современных эквид, настолько, что он не умещался в носо-

вой вырезки, как у лошади, а переходил и на лицевую часть черепа, размещаясь в передней "подносовой" впадине (В.И.Легалло, 1978, стр.35-39). Носовой же барабан (*diverticulum nasi*) как известно (А.Ф.Климов, 1955, т.1, стр.516), обеспечивает сильное расширение ноздрей, а это - жизненно важное приспособление к быстрому и продолжительному бегу, т.е. к жизни в открытых сухих степях.



Рис.3. Предглазничные ямки базалетского гиппариона
а - самца, б - самки



Рис.4. Череп кормогиппариона

ОБ ЭКОГЕНЕЗЕ ГИППАРИОНОВОЙ ФАУНЫ

В гиппарионовой фауне, как известно, ведущее место занимают обитатели открытых, сухих стадий — степей и лесостепей. В геологически относительно молодых местонахождениях остатки животных, предпочитающих влажные биотопы попадаются реже, чем в более древних фаунах. Мы попытались истолковать этот факт и дать общую картину развития экологических особенностей представителей гиппарионовой фауны.

Необходимость изучения истории развития экологических особенностей ископаемых организмов, в частности, млекопитающих, на примере которых и было начато исследование вопросов экогенеза, не вызывает сомнения.

Развитию гиппарионовой фауны принадлежит весьма важное место в истории млекопитающих. Понятно поэтому, что и экогенез гиппарионовой фауны составляет один из важнейших этапов экогенеза млекопитающих в целом.

Для выяснения экогенеза гиппарионовой фауны необходимо по возможности точно установить образ жизни отдельных представителей этого комплекса. Судить же об экогенетических особенностях ископаемых форм можно на основании функционального анализа их морфологических признаков, а также данных тафономии и сведений о современных, близких и ископаемых формах животных. Однако решение данной задачи нередко связано с большими трудностями. Например, выяснить палеоэкологию хищников по признакам строения их скелета практически невозможно, так как среди представителей этого отряда в значительной степени преобладают формы, связанные с ландшафтом не непосредственно, а через объекты питания (Флеров, 1962). Поэтому, хищники в подавляющем большинстве случаев лишены специфических приспособлений к тем или иным особенностям обстановки. Остатки хищных, к тому же, попадают в ископаемом состоянии относительно редко.

Об экогенезе гиппарионовой фауны (так же, как и некоторых других комплексов наземных млекопитающих) следует судить, опираясь на данные по тем формам, остатки которых встречаются в достаточном количестве и, главное, остеологические особенности которых поддаются морфо-функциональному анализу. В местонахождениях гиппарионовой фауны наиболее обильно представлены, как правило, антилопы и гиппарионы, кроме того, исследование строения зубной системы, черепа, костей конечностей этих животных может дать богатую информацию относительно условий существования и их

образа жизни. Не менее интересны с этой точки зрения и другие растительноядные (хоботные, носороги, свинообразные), остатки которых, однако, относительно редки.

Все это дает основание считать растительноядных животных теми элементами гиппарионовой фауны (возможно, также любого другого комплекса млекопитающих), которые определяют направление ее экогенеза.

Попробуем проследить экогенез некоторых из этих растительноядных форм гиппарионовой фауны.

Наличие у среднесарматских гиппарионов согнутых в суставах, относительно коротких и массивных конечностей с признаками "косопалости" (В.И.Громова, 1952, стр.99-100), говорит о плохой приспособленности этих животных к быстрому бегу. Об этом же свидетельствует наличие относительно сильно развитых, широко расставленных боковых пальцев в сочетании с постановкой среднего пальца под острым углом к почве, то есть явно функциональная их трехпалость. Этот последний признак служит, однако, неплохим приспособлением к мягким грунтам, препятствуя погружению конечности в почву. Относительно низкая коронка зубов говорит о питании мягкой, сочной растительностью, а некоторые признаки строения черепа и нижней челюсти, указывающие на преобладание раздавливающих и передне-задних движений челюстей о плохой приспособленности к пережевыванию жестких кормов. То есть древние гиппарионы были, скорее всего, обитателями влажных биотопов, где преобладали мягкие грунты и сочная пища. Наиболее типичным в этом отношении является *Hipparion sarmaticum Lungu* из среднего сармата Молдавии, изучение остатков которого дало возможность автору А.Н.Лунгу (1968, стр.10) заключить, что этот вид был обитателем облесенных и заболоченных местностей и питался сочной растительностью. Дальнейшее развитие большинства гиппарионов шло, в общем, по пути приспособления к жизни в сухих, открытых пространствах, быстрому бегу, пережевыванию жесткой, грубой пищи. У *Hipparion garedzicium Gabunia* из нижнеплиоценовых отложений Восточной Грузии (Г.К.Меладзе, 1967, стр.40-65), являющегося одним из самых специализированных представителей рода, имеется едва ли не самая длинная среди эквид морда, а орбиты расположены таким образом, что их верхние края находятся примерно на уровне лобной поверхности. Следовательно, можно думать, что он был хорошо приспособлен к жизни в открытых пространствах. Кроме того, высокая коронка его зубов, приближающихся по этому признаку к зубам таких высококоронковых представителей рода, как *H. longipes*,

H. urmiense и др., указывает на способность перетирать жесткую степную растительность. Далее, у этого гиппариона лобно-теменные гребешки сходятся лишь на небольшом расстоянии, образуя очень низкий сагиттальный гребень, лицевой гребень развит примерно в такой же степени, как и у лошади, а нижняя шероховатая поверхность последнего обращена несколько наружу, вечный отросток нижней челюсти очень низкий. Все эти признаки связаны со своеобразием жевательной мускулатуры, указывая на увеличение роли боковых, как у *Equus*, движений челюстей. Исследование костей конечностей базалетского гиппариона показало, что он единственный из известных нам пока представителей рода, обладавший явно слабо развитыми боковыми пальцами. Эти пальцы у него были тесно прижаты к среднему, и, если и функционировали, то крайне редко. "Косолапости" у него нет и в помине. Конечности выпрямлены в суставах, они длинные, стройные. Постановка пальца отвесная. Все эти признаки являются приспособленными к быстрому и продолжительному бегу по твердому, сухому грунту, то есть к жизни в открытых степных пространствах.

Антилопы гиппарионовой фауны в основном являлись обитателями лесостепей. Позже некоторые из них (трагоцермы) утвердились в этой стадии, приспособившись к различным ее участкам. Фронотрагусы, например, могли быть обитателями открытых лесостепей типа африканских саванн, другие же (во всяком случае, представители подрода *Mirabilocerus*) жили, скорее всего, на склонах гор, поросших кустарником и деревьями (Г.К. Меладзе, 1967, стр. 127). Представители рода *Gazella* в течение почти всего времени существования гиппарионового комплекса оставались также обитателями лесостепей, хотя уже в нижнеплиоценовое время в составе базалетской фауны появляются формы (*G. ex gr. sinensis*, там же, стр. 128), жившие, надо думать, в открытых сухих степях.

Почти все, известные науке представители семейства *Giraffidae* — обитатели лесостепей. Однако выработка адаптаций к жизни в лесостепи шла у них различными путями. Например, у палеотрагин (подсемейство *Palaeotraginae*) изменения, необходимые для приспособления к условиям окружающей обстановки, происходили более быстрыми темпами, чем у жирафин (подсемейство *Giraffinae*); однако у последних эти изменения сопровождались более глубокой перестройкой органов. Развитие рода шло явно по пути адаптивной эволюции, что и позволило ему оказаться победителем в конкуренции с остальными жирафидами (А.Я.

Година, 1964).

Есть и данные, которые (Л.К.Габуния, А.К.Векуа, 1966а,б, 1968) позволяют высказать предположение об экогенезе такого относительно редкого члена гиппарионового комплекса, как *Plio-hyrax*. Ранние, эоценово-олигоценые дамы Африки вели, по-видимому, амфибиотический образ жизни. В дальнейшем их развитие пошло двумя путями: представители европейской ветви продолжали поддерживать связь с водой, что привело к появлению такой, отлично приспособленной к жизни в воде форме, как *Kvabebi-hyrax* из акчагыла Кахети (Восточная Грузия), широко расставленные орбиты которого значительно выступают над верхним контуром черепа, а заходящая далеко назад носовая вырезка не исключает наличия небольшого хобота. Представители же африканской ветви в какой-то момент их развития были вынуждены порвать связь с водой и приспособиться к жизни в совершенно иных условиях - в сухих каменистых местах. Однако у них до настоящего времени сохранился признак, являющийся, по-видимому, отголоском тесной связи их предков с водой, это - перепонка между пальцами; но функция этого признака у них изменилась, перепонка помогает им создавать вакуум под подошвами лап, позволяя передвигаться по почти отвесным скалам.

Даже при поверхностном знакомстве с историей развития гиппарионовой фауны, обращает на себя внимание постепенное увеличение в ее составе роли форм, приспособленных к открытым, относительно сухим пространствам. Это явление нередко объясняется изменением климата в сторону аридизации, уменьшением лесных и заболоченных ландшафтов и увеличением степных и лесостепных. Нередко приводятся и данные палеоботаники, якобы подтверждающие данную гипотезу, которая, однако, не в состоянии объяснить некоторые факты из истории гиппарионовой фауны. Так, например, во всех местонахождениях гиппарионовой фауны встречаются остатки обитателей влажных биотопов, о которых никак нельзя сказать, что они вырождаются; наоборот, если они и исчезают, то лишь уступив свое место другим, лучше приспособленным к жизни во влажных условиях видам. Далее, известно, что одновременно с гиппарионовыми фаунами степного и лесостепного облика на территории Евразии существовали комплексы, представители которых явно тяготели к влажным биотопам. Это дает некоторым исследователям (Н. Tobien, 1957; R.Lavocat, 1955 и др.) основание предположить существование в течение всего периода господства гиппарионов двух, географически

разделенных типов гиппарионовых фаун — пикермийской (саванная и степная) и эппельстеймской (лесная). Наконец, известны случаи, когда в одном местонахождении устанавливалось присутствие двух, чрезвычайно близких друг к другу форм, приспособленных, однако, к жизни в различных условиях. Примером может служить гребениковское местонахождение, где наряду с остатками *Hipparion gromovae Gabunia*, обитавшим, вероятно, в сухих стациях рядом с газелями и страусами, находят остатки *H. giganteum Gromova*, жившим, скорее всего, в более влажных условиях, вместе с мастодонтами, свиньями и др. (Л.К.Габуня, 1959, стр.211).

Ко всему этому можно еще добавить, что именно во время существования гиппарионовой фауны появились первые настоящие быки, освоившие впоследствии самые различные экологические ниши, среди которых далеко не последнюю роль играли влажные биотопы. Такие же представители семейства *Giraffidae*, как современный *Oxapia johnstoni* (подсемейство *Palaeotraginae*) и плейстоценовый *Sivatherium giganteum* (подсемейство *Sivatheriinae*) пережили своих сородичей именно благодаря тому, что нашли убежище в лесу (А.Я.Година, 1964; Г.К.Меладзе, 1964а, б, 1967, стр.126-127).

Приведенные данные не говорят, на наш взгляд, о каком-либо значительном уменьшении к концу миоцена — началу плиоцена влажных биотопов. Причину увеличения на протяжении истории гиппарионовой фауны роли форм, приспособленных к открытым, относительно сухим стациям, следует, очевидно, искать в другом. Тут, по-видимому, уместнее говорить; прежде всего, о развитии лесостепных и степных ландшафтов, вызванном, однако, не столько изменением климата в сторону аридизации, сколько экогенезом травянистых мезофильных и ксерофильных фитоценозов, широким распространением растительного покрова открытых пространств с относительно низкой влажностью, процессом, связанным, прежде всего, с прогрессивной эволюцией наземных растений (Л.Ш.Давиташвили, 1956). Вероятно, позже, примерно с конца сарматского века, наметилась экогенетическая экспансия представителей гиппарионовой фауны, достигших к этому времени уровня организации, обеспечивающего им выход в непривычные для них местообитания, что было невозможно для их предков даже при наличии открытых, относительно сухих пространств с богатой травянистой растительностью (Л.Ш.Давиташвили, 1943, стр.47-50, 1947). В новых, незанятых стациях было меньше врагов и конкурентов, а изменившиеся условия существования послужили толчком к бурному видообразованию.

Не следует забывать и о том, что в ископаемых фаунах мы наблюдаем несколько искаженную картину количественного соотношения представителей различных экологических группировок, так как условия захоронения и фоссилизации во влажных стациях несравненно хуже, нежели в сухих биотопах, обитателями которых стало большинство представителей верхнесарматско-мэотических и более поздних фаун млекопитающих.

Нам кажется, даже эти немногие примеры показывают, что история развития гиппарионовой фауны – яркая иллюстрация освоения млекопитающими новых, незанятых стаций.

Таким образом, на территории Кавказа, где существование наземных позвоночных предполагалось лишь с конца миоцена, представлены почти все этапы развития гиппарионовой фауны (не говоря о более ранних комплексах млекопитающих), отсутствует лишь самый начальный – среднесарматский этап.

Чем древнее гиппарионовая фауна, тем больше в ее составе форм, приспособленных к влажным биотопам. В более молодых комплексах доминируют обитатели сухих открытых пространств (хотя в отдельных случаях возможна и иная картина). Это явление – результат не только изменений климата в одну или другую сторону, но, пожалуй, в большей степени, отражает экогенетическую экспансию представителей гиппарионового комплекса.

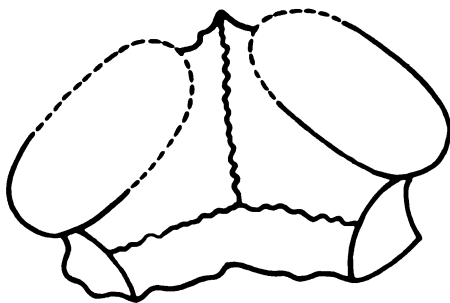


Рис.5. Сечение рогов фронетрагуса

ГИППАРИОНОВАЯ ФАУНА И ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ГЕОХРОНОЛОГИЯ

На территории Кавказа представлены почти все этапы развития гиппарионовой фауны. Отсутствует лишь первый — среднесарматский.

Эльдарское местонахождение открыто еще в 1913 году и относится к числу наиболее точно датированных. Верхнесарматский его возраст подтверждается морской моллюсковой фауной. Сведения о геологическом строении эльдарского местонахождения содержатся в работах Домбровского (1913, 1914); Баярунаса (1914), Богачёва (1918, 1926, 1927), Берцелиуса (1927), Андрианова и Ларина (1935), Габуния (1959), Гаджиева (1961) и др.

Руставская гиппарионовая фауна датируется предположительно верхним сарматом (Габуния, Мацхонашвили, Чхемдзе, 1966). К такому мнению склонили авторов близость руставского гиппариона к верхнесарматскому *H. eldaricum Gabunia* с учетом данных по геологическому строению горы Яглуджа.

Изучение костных остатков из окрестностей г. Армавира позволяет Алексеевой (1959) датировать армавирскую гиппарионовую фауну и армавирскую свиту, содержащую костные остатки предположительно верхним сарматом.

Костеносные слои местонахождения Удабно согласно залегают над среднесарматскими слоями. Это дало основание Гедройцу (1932) и Церетели (1942) отнести их к верхнему сармату.

Анализ фауны, однако, ее сравнение с фауной Эльдари и некоторые особенности геологического разреза местонахождения склоняет Габуния (1959) к мысли о более молодом, чем верхний сармат, возрасте костеносных слоев.

Мнение о эоценом возрасте местонахождения Аркнети было высказано уже в первом сообщении об этой фауне (Габуния, 1952). Основанием явилось соответствие костеносной линзы нижнему или среднему отделу континентальной душетской свиты, датируемой мэотис-понтон и близость аркнетского гиппариона к гиппариону из Удабно.

Базалетское же местонахождение приурочено к самым верхам душетской свиты, а представители базалетской фауны отличаются некоторыми прогрессивными чертами специализации. Это и заставило нас (Медадзе, 1967) отнести базалетское местонахождение к понту.

Сходство зубов гиппарионов из Удабно и Джапаридзе позволяет Габуния (1959) высказать мнение об одновозрастности этих двух местонахождений.

Анализ своеобразного состава фауна послужил основанием для отнесения ставропольской фауны к нижнему или среднему плиоцену (Беляева, 1944, 1948; Габуния, 1959) а нурнусской - к верхнему плиоцену (Гамбарян, 1934; Богачев, 1938; Габуния, 1959).

Акчагыльский возраст местонахождения Квэбеби (Векуа, 1972) легко устанавливается по фауне моллюсков, остракод и фораминифер.

Гиппарионовая фауна довольно точно указывает на определенный отрезок времени (верхний миоцен-плиоцен). Однако определение геологического возраста того или иного местонахождения часто бывает затруднительно, ведь возможность их датировки по фауне беспозвоночных предоставляется палеонтологу относительно редко, а методы абсолютной геохронологии все еще не приобрели универсального характера и имеют лишь вспомогательное значение. Поэтому сохраняется необходимость совершенствования методов относительной геологической хронологии, основанной на данных палеонтологии (Давиташвили, 1967). Основное внимание, однако, следует уделять не поискам универсальной стратиграфической схемы с объективно обоснованными границами (каковых быть не может), а все более дробному подразделению и возможно более широкому, вплоть до межконтинентального, сопоставлению существующих стратиграфических единиц. Весьма важная роль в этом деле отводится ископаемым остаткам млекопитающих вообще и, в частности, представителей гиппарионовой фауны, в течение довольно продолжительного времени господствовавшей на суше и имевшей почти всесветное распространение.

Однако принцип датировки и параллелизации, основанный на наличии общих видов в различных местонахождениях, нам кажется, не вполне пригоден, так как одни виды млекопитающих слишком чутко реагируют на любое изменение среды, а другие, наоборот, слишком слабо.

Существование общих видов хищных в различных местонахождениях ни в коем случае не может говорить об одновозрастности этих последних: хищные - животные наиболее консервативные, они связаны больше с объектами питания, чем с ландшафтом, как таковым (Флеров, 1962), и изменение условий обитания (чем бы оно ни было вызвано, - прохорезом или изменением климата, или же и тем и другим) относительно слабо влияет на их образ жизни и слабо отражается на их строении. Этим и объясняется тот факт, что представители одного и того же вида хищных (например, *Crocuta eximia Gaudry*) часто встречаются в самых различных место-

нахождениях разного геологического возраста.

Что же касается более пластичных растительноядных животных, то для существования в различных местонахождениях остатков общих видов этих форм одновозрастность местонахождений не является достаточной. Мы думаем, общие виды растительноядных (таки, как например, *Hipparion* и, вероятно, многих других) в большинстве случаев могут присутствовать лишь в местонахождениях строго одновозрастных, географически не слишком отдаленных друг от друга и не разделенных непреодолимыми (или труднопреодолимыми) преградами. Эти условия являются достаточными и часто, как нам кажется, должны быть и необходимыми. В других же случаях мы нередко, по видимому, имеем дело с результатом ошибочного, недостаточно обоснованного определения. Это подтверждается тем, что во всех случаях, когда производилась ревизия ранее описанных гиппарионовых фаун или отдельных систематических групп, то чуть ли не в каждом местонахождении устанавливалось присутствие нового вида или подвида гиппарионов, жираф, антилоп и т.д. Поэтому, должно быть (учитывая, к тому же, трудность точного и достоверного определения), некоторые исследователи даже ставят под сомнение стратиграфическую ценность гиппарионов (Зондаар, 1961), не говоря уже о менее обильно представленных и слабее изученных его спутниках. Однако указанное выше обстоятельство, часто приписываемое неразработанности систематики, в значительной мере отражает, как мы пытаемся здесь показать, реальную и вполне закономерную картину распределения форм.

Вряд ли будет слишком смелым допущение, что поведение представителей животного мира прошлого во многом обусловило таковое и у современных их сородичей. Млекопитающие, занимая ту или иную экологическую нишу, бывают привязаны не только к биотопу, но и к совершенно определенному участку своей экологической зоны; а у некоторых видов чуть ли не каждая особь (или отдельная группа особей) имеет свою, более или менее обширную (в зависимости от размеров животного и его образа жизни) с четкими границами территорию, где она господствует. Примером могут служить бегемоты (Фрешкоп, 1955), олени, медведи (Шовен, 1965), волки (Моузт, 1963). Понятно, что животные крайне неохотно покидают облюбованные ими места и лишь в силу самых серьезных причин. Одной из них и, возможно, самой главной, может являться конкуренция со стороны как более сильных представителей своего вида, так и других, более приспособленных конкурирующих видов. В обоих случаях им грозит

гибель (особенно в первом случае, когда свою привычную территорию покидают наиболее слабые представители популяции). Для того, чтобы выжить, необходимо выработать адаптации к новым, изменившимся условиям среды, то есть растительноядные млекопитающие, вынужденные изменить место обитания, должны или погибнуть или же приспособиться к изменившимся условиям, приобретая новые адаптации.

Тут, однако, уместно вспомнить, что в настоящее время нам приходится быть свидетелями, как за относительно короткий отрезок времени какой-либо вид заселяет довольно обширную территорию. И если бы в крайних точках пространства, занятого представителями данного вида, возникли захоронения, то мы имели бы одновозрастные местонахождения, значительно отдаленные друг от друга и, возможно, даже разделенные различными препятствиями, но в которых, тем не менее, присутствовал бы несомненно общий вид. Такое возможно и это, как будто противоречит высказанному нами выше предположению. Однако мы попытаемся доказать, что это - явление относительно редкое.

Не говоря уже о том, что на такое быстрое расселение способны представители далеко не каждого вида, а делать выводы о стратиграфии на основании данных по одному-двум видам - нецелесообразно, во-первых, вероятность возникновения двух (или более захоронений) в течение короткого отрезка времени на более или менее ограниченной площади, хоть и существует, но она крайне мала: захоронение, фоссилизация и дальнейшее сохранение ископаемых остатков - явления редчайшие, требующие совершенно исключительного стечения обстоятельств. Во-вторых, далеко не исключено, что вид, заселивший за короткое время большое пространство, изменится или исчезнет. Ведь трудно допустить, чтобы на обширной территории условия существования были бы совершенно одинаковыми. А для того, чтобы выжить, нужно приспособиться к новым для себя условиям.

Получается, таким образом, что достоверное существование одних и тех же видов растительноядных млекопитающих в различных местонахождениях - явление настолько редкое, что рассчитывать на него при датировке и стратиграфической параллелизации, не приходится. Это, однако, вовсе не означает, что ископаемые остатки млекопитающих не представляют никакой ценности для стратиграфии. Упор следует делать на выяснение филогенетических связей между родственными формами, уделяя с этой целью особое внимание морфофункциональному анализу и выявлению границ изменчивости отдельных признаков. Существование тесно связанных между собой форм

можно считать геологически одновременным; время, необходимое для приобретения новых признаков и освоения новых территории такими быстро эволюировавшими и подвижными формами, как, например, *Hipparion*, можно не принимать в расчет: ведь на почти все-светный прохорез гиппариону понадобилось не более одного миллиона лет (Габуния, Рубинштейн, 1964, 1965, 1967).

Мы сознаем, что принцип датировки и параллелизации, предлагаемый взамен принципа, который мы отвергаем и который нам кажется устаревшим, сложнее и требует более тонкого и всестороннего анализа ископаемого материала (выяснения функционального значения каждой в отдельности морфологической особенности, возможно более полного восстановления биологии животных геологического прошлого и т.д.). Однако это — необходимость, диктуемая современными требованиями науки. Палеобиологический подход к ископаемому материалу сегодня уже совершенно необходим и для решения вопросов стратиграфии.

При датировке и параллелизации континентальных толщ по ископаемым остаткам представителей гиппарионовой фауны, следует основываться не на наличии общих видов в различных местонахождениях, а надо делать упор на выяснение филогенетических связей между родственными формами.

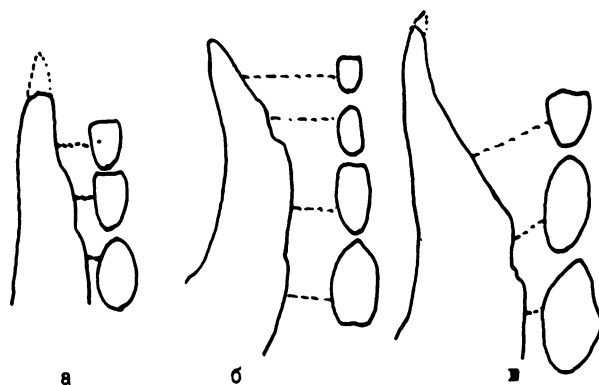


Рис.6. Схематическое изображение рогов мирибилоцерусов
а — аркнетского, б — эльдарского, в — базалетского

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гиппарионовый комплекс Кавказа охватывает почти всё время существование этой фауны и отражает почти всю историю её развития. Отсутствуют пока сведения лишь о начальном, среднесарматском этапе. Гиппарионовая фауна Кавказа позволяет уловить и проследить экогенетическую тенденцию представителей этой фауны к постепенному освоению менее благоприятных стадий и выработке адаптаций к жизни в них. Если верхнесарматский гиппарион был обитателем влажных биотопов – "Короткие ноги и сравнительно массивные кости конечностей, сильно развитые боковые пальцы, относительно низкие коренные зубы, короткий и широкий протокон, очевидно, свидетельствуют о приспособлении *H.eldaricum* к жизни во влажной обстановке.

В пользу этого предположения говорят, между прочим и особенностями ряда других членов элдарской фауны, а также данные тафономии" (Л.К.Габуня, 1959, стр.134–135). С другой же стороны, наличие у мэотис-понтического гиппариона из Базалети "...выпрямленных (без признаков "косопалости"), стройных, длинных конечностей с отвесной постановкой пальца, уменьшение размеров боковых пальцев и ограничение их функционирования, в сочетании с малой относительной величиной головы, свидетельствует об увеличении способности к быстрому бегу, а следовательно, о дальнейшем приспособлении к жизни в открытых и относительно сухих пространствах" (Г.К.Меладзе, 1967, стр.130). Объясняется однако, это явление не изменением климата в сторону аридизации и значительным уменьшением к концу миоцена влажных биотопов, а экогенетической экспансией представителей гиппарионовой фауны. Подтверждением этому служит и то, что в базалетском местонахождении рядом с остатками гиппариона, наилучшим образом приспособленного к жизни в сухих степях, находим хорошо сохранившиеся остатки скунса, барсука, свиньи, дикобраза, ежа – обитателей исключительно влажных биотопов.

Географическое положение территории Кавказа, наличие сухопутной связи с Африкой, Европой и Азией в течение всего миоцена и плиоцена, обусловило интенсивный обмен в мио-плиоценовое время между фаунами этих континентов. Пути прохореза их представителей перекрещивались, видимо, в основном, на территории Кавказского перешейка. Состав гиппарионового комплекса Кавказа ясно отражает этот процесс. Здесь мы находим формы, характерные как

для Африки, так и для Европы или Азии. Говорить о направлении прохореза считаем пока преждевременным: далеко не исчерпано руставское местонахождение, в Базалети вскрыта новая линза костных остатков, Удабно ждет монографического изучения, в Восточной Грузии недавно открыто новое местонахождение, необходимо провести дополнительные раскопки в Армавире, Марткопи, Джапаридзе, Гомарети. Таким образом, настоящая работа содержит лишь предварительные данные и ставит своей целью ознакомить читателя с современным состоянием изученности гиппарионовой фауны Кавказа. Уверенно можем говорить лишь о направлении пути прохореза жираффид (во всяком случае, представителей подсемейства Sivatheriinae), этот путь ведет из Африки в Европу и Азию через Кавказский перешеек (Г.К. Меладзе, 1967).

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Адамия Ш.А., Дзоценидзе Н.М., Мацхонашвили К.Г., Меладзе Г.К., 1965. О возрасте "базалетской серии". Известия Геологического общества Грузии, т. LV, вып. 2
- Алексеев А.К. 1915. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. Одесса.
- Алексеева Л.И. 1959. Значение фауны млекопитающих армавирской свиты для стратиграфии континентальных толщ Северного Кавказа. Тр. ГИН АН СССР, вып. 32.
- Андрянов К.С., Ларин Н.И. 1935. Условия залегания верхнесарматских позвоночных Эльдара. Бюлл. Мос. Об-ва испыт. прир. т. XIII, №4
- Баярунас М.В. 1914. Отчет о командировке в Сигнахский уезд Тифлисской губернии. Тр. Геол. музея АН, 8 №7.
- Беляева Е.И. 1944. Новые материалы по верхнетретичным млекопитающим Северного Кавказа. "Природа" №3
- Беляева Е.И. 1948. Каталог местонахождений третичных наземных млекопитающих на территории Союза СССР. Тр. ПИН АН СССР, 15, 3
- Бендукидзе О.Г. 1972. О находке *Urmionis maraghanus* на Северном Кавказе. Сообщения АН ГССР, 66, №3
- Богачёв В.В. 1927. Палеонтологические заметки о фауне Эльдара. Изв. об-ва обл. и изуч. Азербайджана, №5
- Богачёв В.В. 1938. Миоцен Закавказья. Тр. Азерб. филиала АН СССР, 10.
- Будешвили Д.А. 1960. Геология и нефтегазоносность межгорной впадины Восточной Грузии. Ленинград.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К. 1980. Палеобиологическая история позднекайнозойских быков Кавказа. "Мецинереба", Тбилиси.
- Вардамянц Л.А. 1948. Постплиоценовая история Кавказо-Черноморско-Каспийской области. Ереван.
- Варенцов М.И. и Мордовский В.Т. 1954. Геологическое строение северного борта Гори-Мухранской депрессии. АН СССР, Институт нефти. Москва.
- Векуа А.К. 1972. Квабобская фауна акчагыльских позвоночных. "Наука", Москва.

- Габашвили Е.Г. 1956. Миоценовые антилопы, хранящиеся в фондах Госмузея Грузии. Вестник Государственного музея Грузии им.акад. С.Н.Джанашиа, ХУП-А.
- Габуния Л.К. 1952. О новом местонахождении гиппарионовой фауны в Грузии. Сообщения АН Грузинской ССР, т.ХШ, №5.
- Габуния Л.К. 1954. Об аркнетской гиппарионовой фауне. I научная сессия Сектора палеобиологии АН ГССР (тезисы).
- Габуния Л.К. 1955а. Об остатках нового вида *Dicotyles* из эоценовых отложений Восточной Грузии. ДАН СССР, 100, №2.
- Габуния Л.К. 1955б. Новый представитель Bovinae из верхнего миоцена Восточной Грузии. Сообщения АН ГССР, т.ХVI, №6
- Габуния Л.К. 1959. К истории гиппарионов (по материалам из неогена ССР). Москва.
- Габуния Л.К. 1973. Беломечетская фауна ископаемых позвоночных Тбилиси, "Мецниереба".
- Габуния Л.К., Буачидзе Ц.И. 1970. О первой находке позднплиоценовой жирафы в СССР. Сообщения АН ГССР, т.57, №1
- Габуния Л.К., Векуа А.К. 1966а. Свообразный представитель даманоидов из верхнего плиоцена Восточной Грузии. Сообщения АН ГССР, X II
- Габуния Л.К., Векуа А.К. 1966б. Ископаемый даман в акчагыле Восточной Грузии. Фауна кайнозоя Грузии и ее геоисторическое значение. Тбилиси.
- Габуния Л.К., Векуа А.К. 1966в. К вопросу о связях третичных млекопитающих Евразии и Африки и формировании некоторых современных групп млекопитающих африканских саванн. Всесоюзное совещание по палеонтологии млекопитающих кайнозоя. Тезисы, Тбилиси.
- Габуния Л.К., Векуа А.К. 1968. Квабобская фауна акчагыльских млекопитающих. МГК, XXIII сессия. Доклады советских геологов. Москва.
- Габуния Л.К., Мацхонашвили К.Г., Чхеидзе Д.В. 1966. О возрасте континентальных отложений горы Яглуджа. Сообщения АН ГССР, X III, №1, Тбилиси.
- Габуния Л.К., Рубинштейн М.М., 1964. К вопросу о параллелизации неогеновых и позднпалеогеновых отложений Старого Света (по данным ископаемых млекопитающих и абсолютного возраста). Вопросы геологии Грузии. Тбилиси, "Мецниереба".

- Габуния Л.К., Рубинштейн М.М. 1965. Биостратиграфическая параллелизация кайнозойских отложений Евразии и Северной Америки в свете данных абсолютной геохронологии. Изв. Геол. об-ва Грузии, 4, вып. I
- Габуния Л.К., Рубинштейн М.М. 1968. О сопоставлении кайнозойских отложений Евразии и Северной Америки на основании ископаемых млекопитающих и абсолютного возраста. МГК, XXIII сессия. Доклады советских геологов, Москва "Наука".
- Гаджиев Д.В. 1961а. Эльдарская верхнесарматская гиппарионовая фауна. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Баку.
- Гаджиев Д.В. 1961б. Эльдарская верхнесарматская гиппарионовая фауна. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Рукопись. Фонды ТГУ
- Гамбарян П.П. 1934. Нурнусское месторождение диатомита. Сб. Трудов НИС-а, уполн. НКТИ при СНК ССР Армении, №
- Гамкрелидзе П.Д. 1949. Геологическое строение Аджаро-Триалетской складчатой системы. Тбилиси
- Година А.Я. 1962. Новый вид *Samotherium* из Казахстана. Палеонтологический журнал №1
- Година А.Я. 1964. О направлениях эволюции в семействе Girafidae. Третичные млекопитающие. Международный геол. конгресс, XXII сессия. Доклады советских палеонтологов.
- Година А.Я. 1979. Историческое развитие жирафов, род *Palaeotragus*. "Наука", Москва.
- Громова В.И. 1949а. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. Тр. ПИН СССР, I7, вып. I, 2.
- Громова В.И. 1949б. К вопросу о непосредственном предке лошадей (рода *Equus*). Труды ПИН АН СССР, т. 20
- Громова В.И. 1952. Гиппарионы (род *Hipparion*). Тр. ПИН АН СССР, 36
- Громова В.И. 1962. Equidae. Основы палеонтологии. Млекопитающие, Москва.
- Давиташвили Л.Ш. 1945. Ценозы живых организмов и органических остатков. Сообщения АН ГССР, т. У I, №7
- Давиташвили Л.Ш. 1947. Экогения жизненных областей и типов местообитаний. Сообщения АН ГССР, т. УШ, №6.
- Давиташвили Л.Ш. 1956. К изучению экогенеза травянистых мезофильных и ксерофильных фитоценозов. Сообщения АН ГССР, т. ХУП, №2.

- Давиташвили Л.Ш. 1961. Теория полового отбора. Издательство Академии Наук СССР. Москва.
- Давиташвили Л.Ш. 1963. О классификации ценозов органических остатков и о ее отношении к проблеме вымирания органических форм. IX научная сессия Института палеобиологии. Тезисы. Тбилиси.
- Давиташвили Л.Ш. 1964. К вопросу о классификации ценозов организмов и органических остатков. Общие вопросы эволюционной палеобиологии, I.
- Давиташвили Л.Ш. 1967. Взаимосвязь между палеобиологией и геохронологией. Всесоюзное совещание, посвященное 50-летию Великой Октябрьской Социалистической революции. Тезисы докладов. Тбилиси.
- Дарвин Ч. 1953. Происхождение человека и половой отбор. Сочинения, т.5, Изд.АН СССР. Москва.
- Дмитриева Е.Л. 1977. Антилопы неогена Монголии. Совместная палеонтологическая экспедиция. Труды, вып.6. "Наука", Москва.
- Домбровский Б.С. 1914. Заметка о геологических условиях нахождения костей ископаемых млекопитающих в местности Альдара (Тифлисской губ.). Тр.Геол.музея АН СССР, 8, вып.14
- Жегалло В.И. 1978. Гиппарионы Центральной Азии. Совместная Советско-Монгольская палеонтологическая экспедиция. (Труды, вып.7). "Наука". Москва.
- Каспиев В.Ф. 1941. Палеорека в Западном Ставрополье. Тр.Ворос. гос.пед.ин-та, I
- Климов А.Ф. 1955. Анатомия домашних животных. Том I. Гос.издат. сельскохозяйственной литературы. Москва.
- Коган А.Б. 1959. Основы физиологии высшей нервной деятельности. Госиздат. "Высшая школа", Москва.
- Когошвили Л.В. 1963. Геологическое строение и развитие молодых прогибов Мухранской и Базалетской долин. Труды Геологического Ин-та АН СССР, сер.геол., т.ХШ. (ХУШ), стр.209-231.
- Колесников В.П., Данов А.В. 1926. Геологическая карта центральной части Армави́рского отдела Кубанской области. Изв.Геол-комс, 45, №9
- Короткевич Е.Л. 1970. Млекопитающие бериславской позднесарматской гиппарионовой фауны. Природная обстановка и фауны прошлого, 5, "Наукова думка", Киев.

- Короткевич Е.Л. 1971. Новый вид трагоцерии З гиппарионовой фауны с Билака. ЗбІюник праць зоологічного музею №34, Київ, "Наукова Думка".
- Короткевич Е.Л. 1976. Позднеогеновые газели Северного Причерноморья. "Наукова Думка", Киев.
- Короткевич Е.Л. 1981. Позднеогеновые трагоцерии Северного Причерноморья. "Наукова Думка, Киев.
- Крокос В.И. 1939. Хижаки з неотичних вІкладІв с. ГребІники МАРСР, Геологический журнал, т.8, вып.І-2
- Лунгу А.Н. 1966. Некоторые особенности среднесарматской гиппарионовой фауны Молдавии. Всесоюзное совещание по палеонтологии млекопитающих кайнозоя. Тезисы докладов,Тбилиси.
- Лунгу А.Н.1968. Гиппарионовая фауна среднено сармата Молдавии. Автореферат диссертации, представленной на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук. Тбилиси.
- Лунгу А.Н. 1978. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии Хищные млекопитающие). "Штиинца", Кишинев.
- Лунгу А.Н. 1981. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (насекомоядные, зайцеобразные и грызуны). "Штиинца", Кишинев.
- Лунгу А.Н. 1984. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии (копытные млекопитающие). "Штиинца", Кишинев.
- Марушвили Л.И. 1963. Стратиграфическая и палеогеографическая интерпретация некоторых особенностей строения террас рр. Ксани и Арагви. Сообщения АН ГССР, XXXI:3
- Меладзе Г.К. 1960. Новые данные о фауне млекопитающих душетской свиты. XI научная конф. аспирантов и молодых научных сотрудников АН ГССР. Тезисы (на грузинском языке).
- Меладзе Г.К. 1961. Ископаемая жирафа из душетской свиты. XII научная конф.аспирантов и молодых научных сотрудников АН ГССР. Доклады (на грузинском языке).
- Меладзе Г.К. 1962а. Новый представитель Sivatheriinae из Восточной Грузии. Труды Ин-та палеобиологии АН ГССР, т.УП
- Меладзе Г.К. 1962б. Палеотрагус из базалетской гиппарионовой фауны. XIII научная конф.аспирантов и молодых научных сотрудников АН ГССР. Доклады (на грузинском языке).

- Меладзе Г.К. 1963. О систематике жирафид (*Giraffidae*). XIV научная конф. аспирантов и молодых научных сотрудников АН ГССР. Доклады (на грузинском языке).
- Меладзе Г.К. 1967. Гиппарионовая фауна Арктики и Базалети. "Мецниереба", Тбилиси.
- Орлов Ю.А. 1936. Третичные хищники Западной Сибири. I. Саблезубые тигры. Труды Палеозоологического ин-та, т.5.
- Орлов Ю.А. 1941. Третичные млекопитающие и местонахождения их остатков. Труды ПИН, т.8, вып.3
- Орлов Ю.А. 1949. Палеонезрология как один из разделов палеонтологии позвоночных. Труды ПИН АН СССР, т.XX, Памяти академика А.А.Борисяка.
- Ренгартен В.П. 1932. Геологический очерк района Военно-Грузинской дороги. Труды Всесоюзного Геолого-разведочного объединения ВСНХ СССР, вып.148, Москва-Ленинград.
- Ренгартен В.П. 1937. Военно-Грузинская дорога. Эскурсия по Кавказу. Международный XIII геологический конгресс ОНТИ НКТП СССР. Москва-Ленинград.
- Рейнгард А.Л. 1941. Четвертичная система. Геология СССР, т.Х, Закавказье, ч.1, геологическое описание. Москва-Ленинград.
- Рябинин А.Н. 1913. Геологические исследования в Ширакской степи и ее окрестностях. Тр.Геологического комитета. Н.с., вып.93
- Симонович С. 1899. Геологические наблюдения в области бассейна Главной или Мтцулетской Арагвы в пределах Душетского уезда Тифлиской губернии. Материалы для геологии Кавказа. Серия Ш, кн.П, Тифлис.
- Соколов И.И. 1949. Об остатках полорогих (*Bovidae*, *Mammalia*) из среднего миоцена Северного Кавказа. ДАН СССР, УП, 6
- Соколов И.И. 1953. Опыт естественной классификации полорогих (*Bovidae*). Труды ЗИН АН СССР, т.XIV
- Соколов И.И. 1959. Копытные звери (отряды *Perissodactyla* и *Artiodactyla*). Фауна СССР. Млекопитающие, т.1, вып.3, М.Л.
- Соколов И.И. 1962. *Bovidae*. Полорогие. Основы палеонтологии. Млекопитающие. Москва.
- Трофимов Б.А. 1954. Ископаемые свиньи рода *Microstonyx*. Труды ПИН АН СССР, т.Х УП.

- Флеров К.К. 1950. Морфология и экология оленеобразных в процессе их эволюции. Материалы по четвертичному периоду СССР, 2.
- Флеров К.К. 1952. Кабарги и олени. Фауна СССР, т. I, вып. 2
- Флеров К.К. 1962. Об основных направлениях экологической эволюции жвачных (Ruminantia). Палеонтологический журнал №4
- Хамн В.Е. 1936. К истории тектонических движений Восточного Закавказья. Новости нефтяной геологии, №4 (26)
- Хамн В.Е. и Шарданов А.И. 1952. Геологическая история и строение Куринской впадины. Изд. АН Азерб. ССР, Баку
- Церетели Д.В. 1942. Раскопки местонахождения ископаемых неогеновых млекопитающих в Гареджском Уезде. Вестник Гос. музея Грузии. XI-A
- Церетели Д.В. 1953. Палеогеография и развитие рельефа в четвертичном периоде тектонической депрессии Внутренней Карталинии (между р.р. Арагви и Проне). IV конференция по вопросам геоморфологии. Закавказье. Тезисы докладов и революция. Ереван.
- Церетели Д.В. 1961. Четвертичные континентальные отложения Восточной Грузии и их палеогеографическая интерпретация. Материалы Всесоюзного межведомственного совещания по изучению четвертичного периода. II. Четвертичные отложения европейской части СССР. Москва.
- Челидзе Г.Ф. 1955. Геологическое строение ущелья Куры между г. Рустави и Красным Мостом. Тр. Геологического ин-та АН ГССР сер. геол., т. VII (XIII).
- Andree J. 1926 - Neue Cavicornier aus dem Pliocän von Samos. Palaeontographica, LXVII. Heft 6.
- Arambourg C. 1961 - Prolibytherium magnieri, un Vellêricorne nouveau du Burdigalien de Libye (Note préliminaire). C. R. S. Soc. Geol. France, 3.
- Barbu V. 1959 - Contributii la Cunoasterea Genului Hipparion. Editura Academiei Republicii Populare Romine.
- Bohlin B. 1935 - Kritische Bemercungen Uber die Gattung Tragocerus. Nov. Acta Soc. Sci. Upsal. (ser. 4) IX.
- Brinkmann A. 1919 - Equidenstudien. Berg. Mus. Aarb. Natursvidens-Kraekke 5.
- Burchak-Abramovich N. I. and Meladze G. K. - 1972 - Rustaviornis georgicus gen. et sp. n., a new fossil bird from the Hipparion fauna of Georgia. Acta Zoologica Cracoviensia, T. XVII, N 16, Krakow.
- Colbert E. H. 1935a - Siwalik Mammals in the American Museum of

- Colbert E.H. 1935b - Distributional and Phylogenetic studies on Indian Fossil Mammals. The classification and Phylogeny of Giraffidae. Amer. Mus. Novit. N 800.
- Dubois de Montpereux Fr. 1839-45 - Voyage autour du Caucase, chez les Tcherkeses et les Abkses. En Colchidie, En Georgie, en Armenie et en Cremee. Paris.
- Favre E. 1875 - Recherches Geologiques dans la partie centrale de la chaine du Caucase. Geneve-Bale-Lion.
- Fournier E. 1896 - Description geologique du Caucase central (These). Marseille.
- Gaudry A. 1861 - Note sur les carnassiers fossiles de Pikermi (Grece). Bull. Soc. Geol. France, Paris, (2), XVIII.
- Gaudry A. 1863 - Animaux fossiles et geologie de l'Attique. Paris.
- Gaudry A. 1873 - Animaux fossiles du Mont Leberon. Paris.
- Gregory W.K. 1920 - On the anatomy of the praeorbital fossae of the Equidae and other unguulates. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 43.
- Loewinson-Lessing F. 1879 - De Vladikavkas a Tiflis par la Route Militaire de Georgie. Guide des excursions du VII Congres Geologique International. St. Peterbourg.
- Lydekker R. 1884 - Siwalik and Narbara Equidae. Mem. Geol. India, ser. X, "2, N3.
- MacFadden B.J., 1977 - Earliest known Hipparion from Holarctica. Nature, v. 265, 594, February 10.
- MacFadden, Woodburne, 1982; Systematics of the Neogene Siwalic Hipparions (Mammalia, Equidae) based on cranial and dental morphology. Journal of Vertebrate Paleontology. 2(2), Sept.
- MacFadden, Skinner, 1982 - Hipparion Horses and modern Phylogenetic interpretation. Comments on Forsten's View of Cornohipparion Journal of Palaeontology, v. 56, N6.
- Matthew W.D., 1929 - Critical observations upon Siwalik Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 56, N7.
- Mowat Farley, 1963 - Never cry wolf., London
- Pavlov M. 1913 - Mammiferes Tertiaires de la nouvelle Russie (Artiodactyles, Perissodactyles). Avec un article geologique.
- Pillgrim G.E. 1910 - Notices of new mammalian genera and species from the tertiaries of India. Rec. Gel. Surv. Ind. Calcutta, XI;
- Sefve L. 1929 - Die Hipparionen Nordchinas. Pal. Sinica, ser. C, 4, N2.

- Skinner M.F., MacFadden B.J. - 1977 - *Cormohipparion* n.gen.
(Mammalia, Equidae) from the North American miocene
(Berstovian-Clarendonian). *Journal of Paleontology*, v.51.
N5.
- Studer Th. 1911 - Eine neue Equidenform aus dem Oberiozan von
Samos. *Verh. Deutsch. Zool.Ges., Leipzig* (S.192).
- Woodburne, Macfadden, Skinner, 1981 - The North American "Hi-
pparion" Datum and implications for the Neogene of the
Old World. *Geobios*, N14, fasc.4.
- Van Valen L. 1964 - Relative abundanse of species in some fossil
mammal faunas. *The American Naturalis*. Vol.XCVIII.N899.
- Zdansky O. 1924 - *Jungeriare Carnivoren Chinas*. *Pal.Sinica*,
Peking, ser. C, 1V, Fasc.4.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I

1. Ойоцерос из Базалеги
Роговые отростки спереди
2. Ойоцерос из Рустави
Череп сверху

Таблица II

Paraciosceros improvisus Meladze

Роговые отростки спереди

Таблица III

1. Паратрагоцерус. Голотип
2. Роговой отросток эльдарского мирабилоцеруса

Таблица IV

Mirabiloscerus maius me

1. Череп сбоку
2. Череп снизу

Таблица V

Mirabiloscerus maius Meladze

1. Череп сверху
2. Естественный эндокраниальный отлив

Таблица VI

Mirabiloscerus maius Meladze

1. Фрагмент верхней челюсти с рядом P²-M²
2. Нижняя челюсть

Таблица VII

Mirabiloscerus maius Meladze

1. Плечевая кость
2. Бедренная кость
3. Большая берцовая кость
4. Плюсовая часть

Таблица VIII

Mirabilocerus maius Meladze

1. Череп сбоку
2. Фрагмент лобных костей с роговыми отростками
3. Нижняя челюсть с рядом P_2-M_2

Таблица IX

Роговые отростки фронетрагусов

1. Аркнетского
- 2,3. Базалетского

Таблица X

Phronetragus secundus Meladze

1. Череп сбоку
2. Череп снизу

Таблица XI

Череп гиппарионов из Базалети

1. Череп самца сбоку
2. Череп самки сбоку

Таблица XII

Базалетский гиппарион

1. Череп снизу
2. Нижняя челюсть сбоку

Таблица XIII

Гиппарион из Базалети

1. Нижняя челюсть сверху
2. Естественный эндокраниальный отлив

Таблица XIV

Ряд верхних коренных гиппарионов

1. Аркнетского
2. Базалетского
3. Руставского

Таблица XV

Кости конечностей базалетского гиппариона

1. Плечевая кость
2. Бедренная кость
3. III пястная кость
4. III плюсневая кость

Таблица XVI

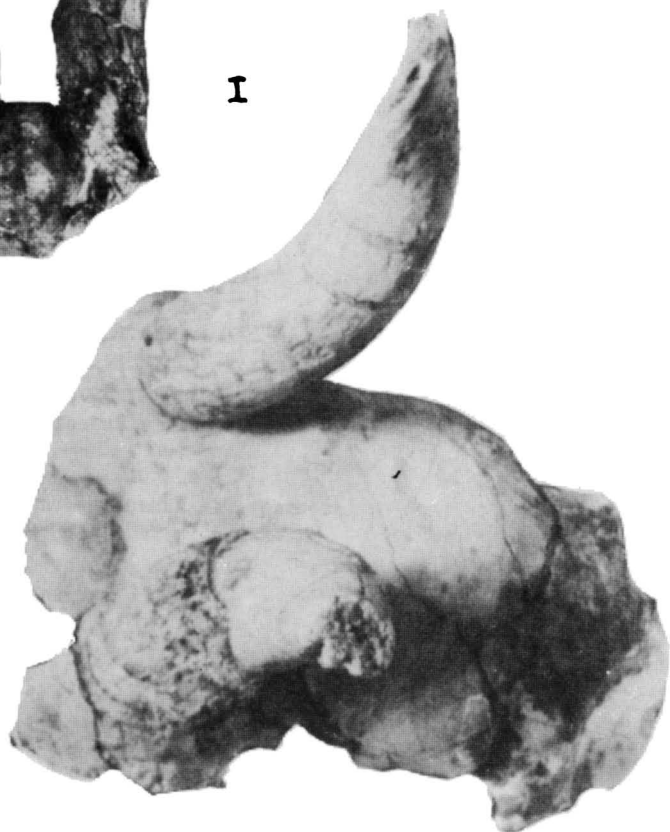
Фаланги базалетского гиппариона

Среднего (I) и боковых (2) пальцев.

I



I



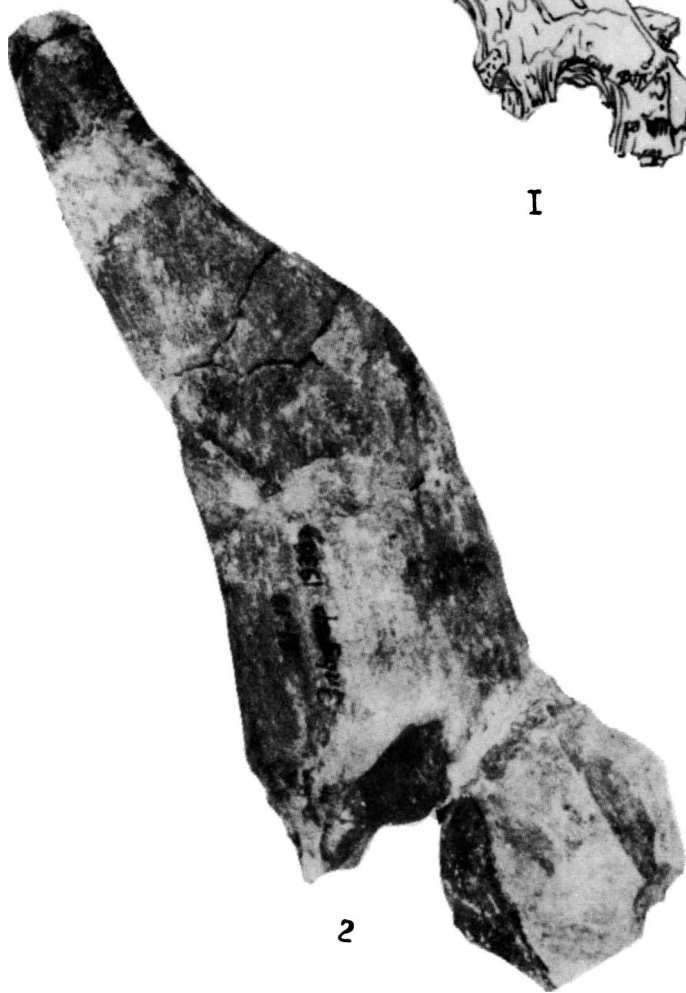
2



III



I



2

IV



I



2

v



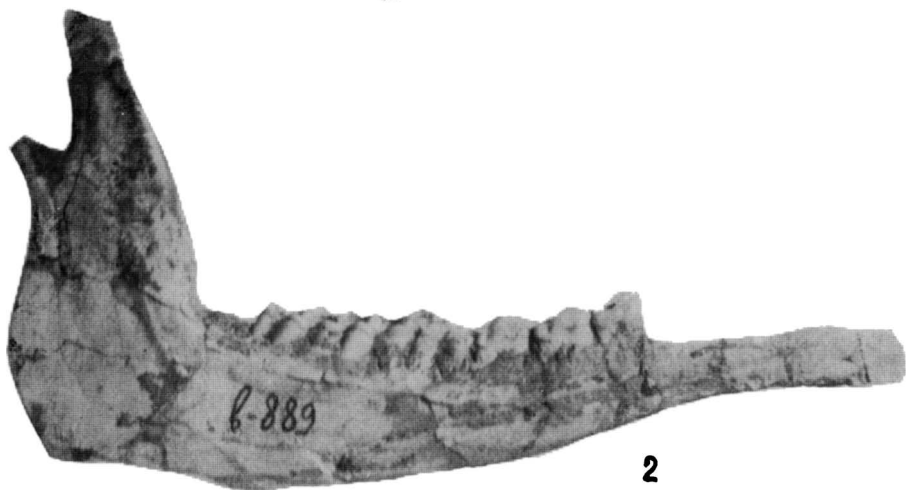
I



2



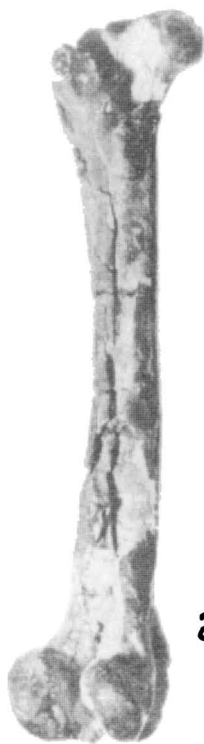
I



2



I



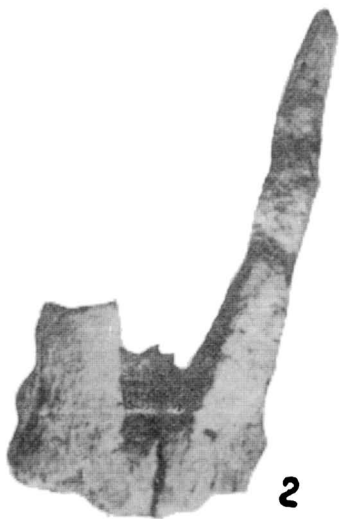
2

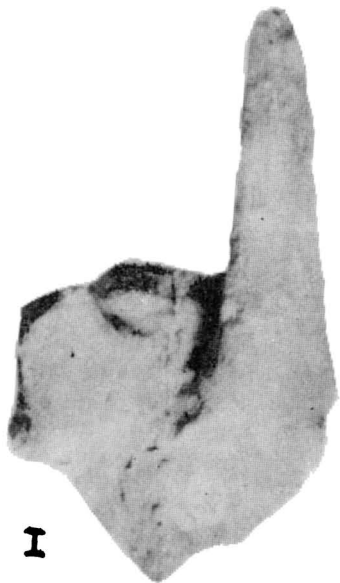


3



4





I



3

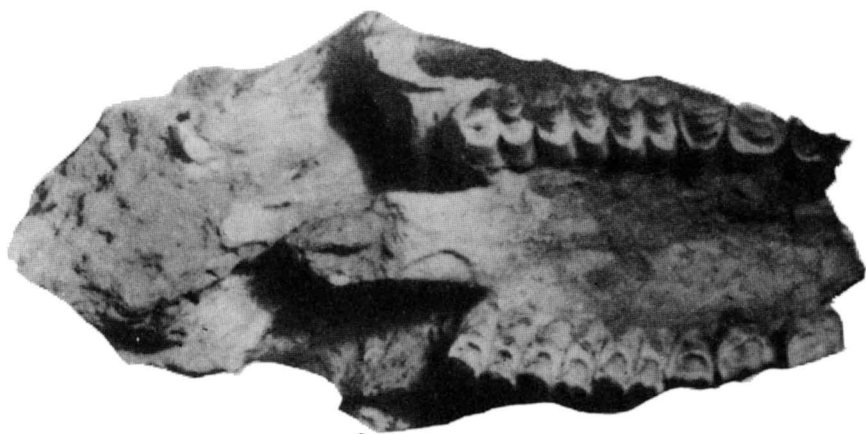


2

X



I

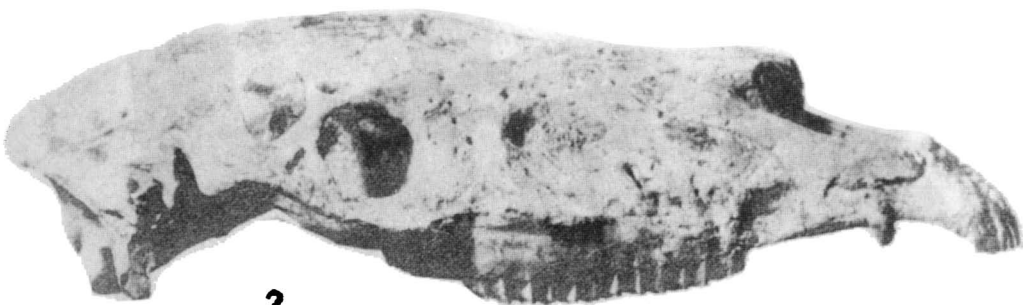


2

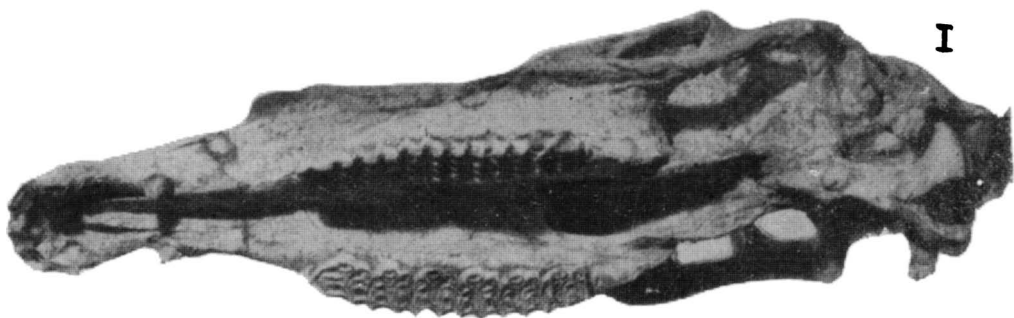
XI



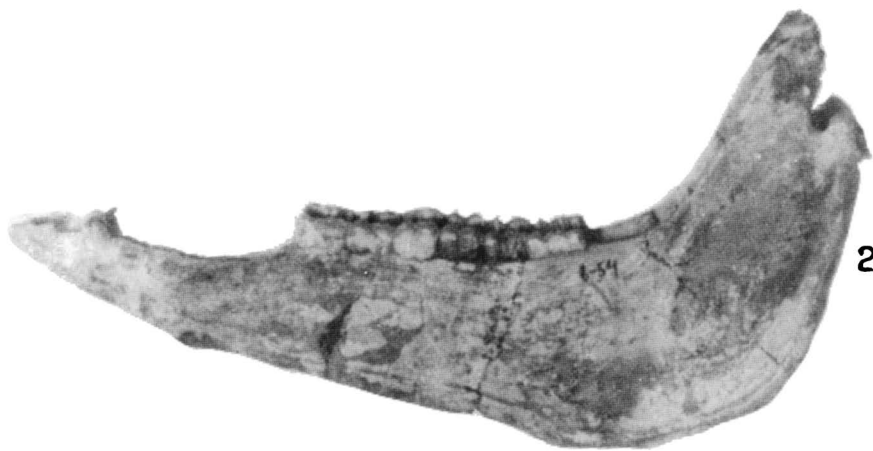
1



2

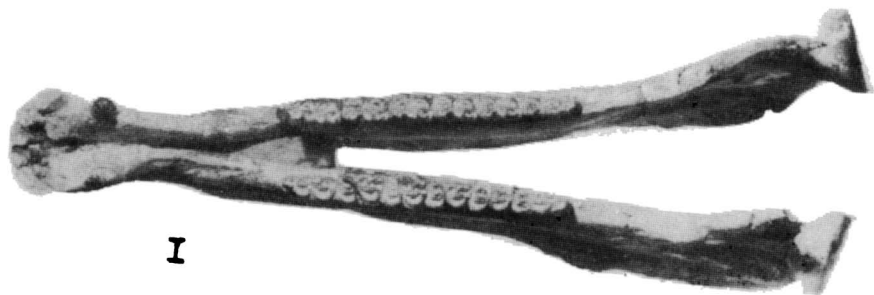


I



2

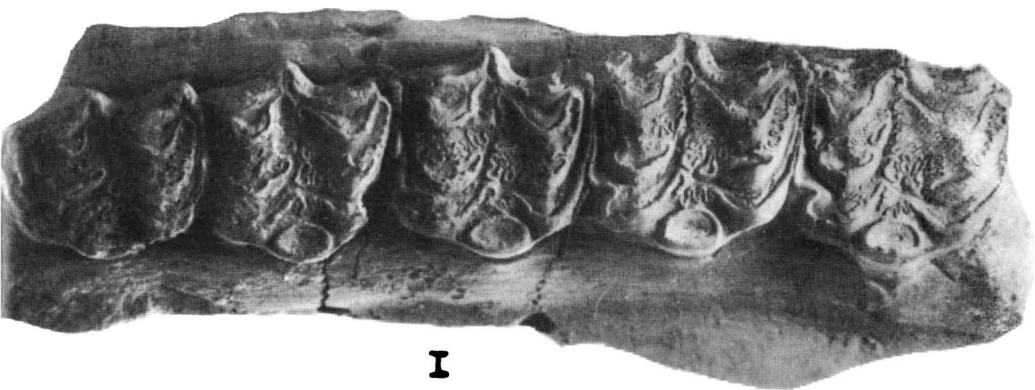
XIII



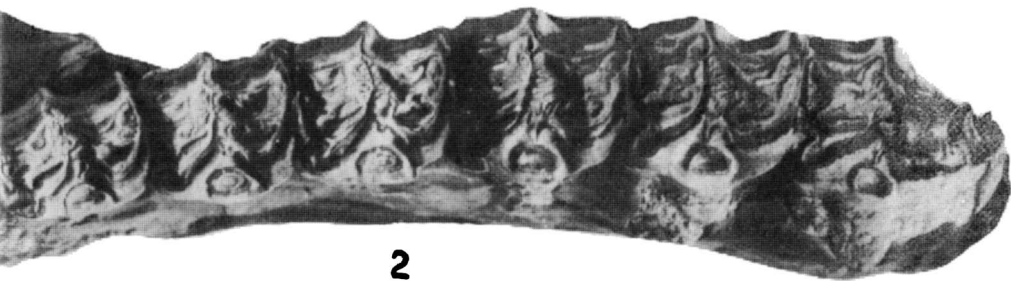
I



2



I



2



3

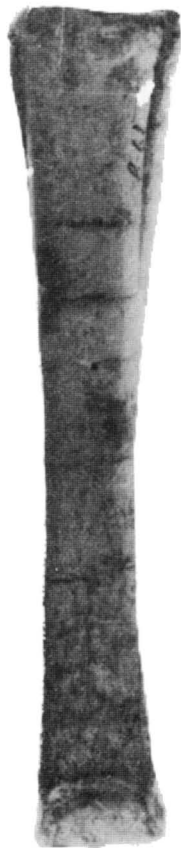
XV



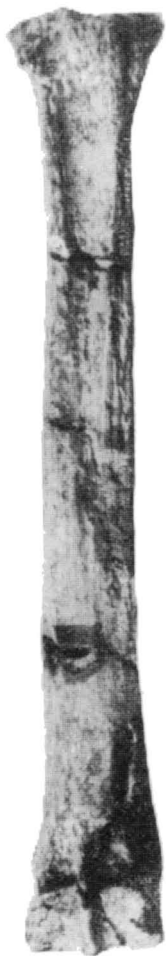
1



2



3



4



I

2

О Г Л А В Л Е Н И Е

| | |
|---|----|
| ВВЕДЕНИЕ | 3 |
| ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ | 4 |
| Эльдари | 4 |
| Рустави | 5 |
| Армавир | 10 |
| Удабно | 11 |
| Аркнети и Базалети | 12 |
| Джапаридзе | 15 |
| Ставрополь | 16 |
| Нурнус | 17 |
| Квабеби | 17 |
| Гомарети | 19 |
| ПЕРИГАМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И СИСТЕМАТИКА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГИППАРИОНОВОЙ ФАУНЫ | 21 |
| Ойocerины | 21 |
| Трагоцерины | 31 |
| Бовины | 43 |
| Гиппарионы | 44 |
| ОБ ЭКОГЕНЕЗЕ ГИППАРИОНОВОЙ ФАУНЫ | 51 |
| ГИППАРИОНОВАЯ ФАУНА И ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ГЕОХРОНОЛОГИЯ. | 57 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 62 |
| ЛИТЕРАТУРА | 64 |

Напечатано по постановлению Редакционно-издательского
совета Академии наук Грузинской ССР

Рецензенты: Г.А.Мчедлидзе, докт.биол.наук
Э.Г.Габашвили, канд.биол.наук

+

ИБ 2690

Редактор Л.К.Габуния
Редактор издательства Л.К.Кобидзе
Художественный редактор Г.А.Ломидзе
Техредактор Э.Б.Бокерия

Сдано в производство 5.4.1985;

Подписано к печати 6.3.1985; Формат бумаги 60x90¹/16; Бумага
офсетная; Печать офсетная; Усл.-печ.л. 6,0; Уч.-изд.л. 5,3;

УЭ 01463;

Тираж 500;

Заказ №1024

Цена 80 коп.

Издательство "Мецниереба", Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19
Типография АН Груз.ССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

Турам Карлович
Меладзе

ОБЗОР ТИПАРИОНОВЫХ ФАУН
КАВКАЗА

ව්‍යාජයේ ජාතිකයා යන වචනය

ජාතිකයන්ගේ ජාතිකයන්ගේ ජාතිකයන්ගේ ජාතිකයන්