

УДК 551.78:569(47)

## КРУПНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ РУСЦИНИЯ НА ТЕРРИТОРИИ БЫВШЕГО СССР

© 1998 г. Э. А. Вангенгейм\*, И. А. Вислобокова\*\*, М. В. Сотникова\*

\*Геологический институт РАН, 109017 Москва, Пыжевский пер., 7, Россия

\*\*Палеонтологический институт РАН, 117647 Москва, Профсоюзная ул., 123, Россия

Поступила в редакцию 29.05.96, получена после доработки 21.08.96 г.

Приведен обзор находок крупных млекопитающих русциния на территории бывшего СССР. Основная масса местонахождений коррелируется со второй половиной зоны MN 14 и зоной MN 15. К началу русциния относятся единичные находки на юге Западной Сибири. Граница между зонами фиксируется в основном по изменению количественных соотношений отдельных форм. В середине зоны MN 15 намечается биостратиграфический рубеж, вероятно, отвечающий нижней границе чарнотия схемы М. Кретцца. С запада на восток увеличивается влияние азиатских элементов на формирование фауны, обусловленное возрастанием континентальности климата в восточном направлении.

**Ключевые слова.** Крупные млекопитающие, русцинний, биостратиграфия.

### ВВЕДЕНИЕ

На территории бывшего СССР известно около 80 местонахождений русциннской фауны, распределющихся в географическом плане очень неравномерно: около 60 местонахождений на юге европейской части и около 20 – в Западной Сибири и Казахстане, всего лишь одно (о. Ольхон) на юге Восточной Сибири и одна находка (р. Адыча) на краем северо-востока Сибири. В большинстве местонахождений представлены главным образом мелкие млекопитающие. Из азиатской части рассматриваемой территории известны только единичные находки крупных млекопитающих (рис. 1).

По стратиграфической шкале местонахождения распределяются также неравномерно. Ранняя часть русциния охарактеризована фауной (в основном мелкими млекопитающими) на юге Западной Сибири и Северном Казахстане. На европейской территории для первой половины раннего русциния данные отсутствуют, за исключением нескольких единичных находок в Молдавии (в отложениях столиченского аллювия, залегающих на осадках нижнего пояса), относящихся, по-видимому, к пограничному интервалу туровий/русцинний.

Основная часть местонахождений юга европейской части рассматриваемой территории относится ко второй половине русциния (Pevzner et al., 1996). Большинство местонахождений на юге Украины и в Молдавии связаны с двумя достаточно мощными толщами отложений аллювиальных равнин – кучурганским аллювием ("травием") и карболовским аллювием. Остатки мелких млекопитающих из этих толщ собирались послойно и

показали, что каждая из них формировалась довольно продолжительное время (Вангенгейм и др., 1995). Однако остатки крупных млекопитающих, как правило, не привязаны к отдельным горизонтам и могут характеризовать эти отложения только в целом. Кучурганский аллювий датируется концом нижнего – средним киммерием и второй половиной зоны MN 14 – началом MN 15. Карболовский аллювий коррелируется с верхним киммерием и зоной MN 15. К самому концу русциния или переходу от русциния к виллафрэнку относится широко известное местонахождение Одесские катакомбы, приуроченное к красноцветным заполнениям карстовых пустот в нижнекиммерическом известняке.

Кроме того, имеется ряд единичных находок, стратиграфическое положение которых в пределах раннего плиоцена не выявлено. Широко известное в литературе крупное местонахождение Косякино (Ставропольский край), по-видимому, с разновозрастными от туровий до виллафрэнка костеносными горизонтами, включающее русцинские элементы, также не имеет стратиграфической привязки (Pevzner et al., 1996). В работе использованы данные о формах из этого местонахождения, которые, по мнению авторов, с некоторой долей условности можно отнести к русцинию.

В связи с неравномерным стратиграфическим и географическим распространением местонахождений достаточно трудно восстановить историю крупных млекопитающих ранних стадий русциния весьма значительной части Северной Евразии. Какие-то представления можно составить по косвенным данным, опираясь на материалы по

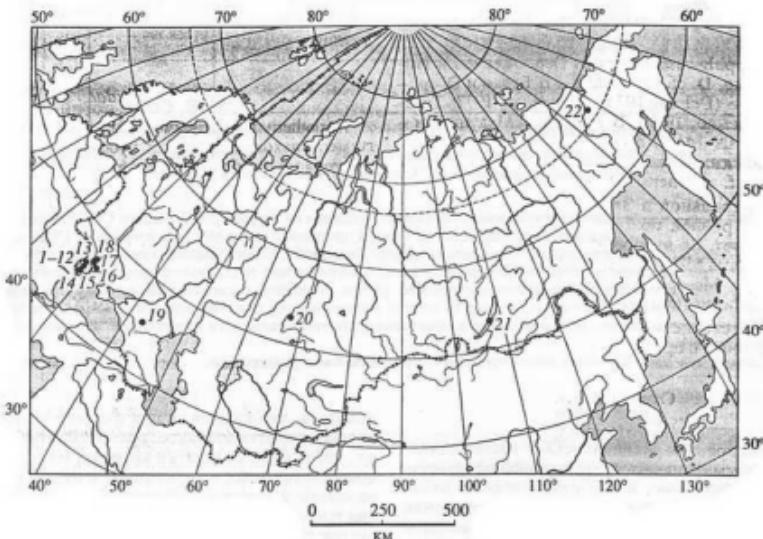


Рис. 1. Основные местонахождения млекопитающих русциния на территории бывшего СССР.

1 - Кагул; 2 - Московский; 3 - Будей; 4 - Мусант; 5 - Лучешты; 6 - Татарешты; 7 - Пиленей-Молдовы; 8 - Гаваносы; 9 - Трифонешты; 10 - Валены; 11 - Фагады; 12 - Хаджи-Абдул; 13 - Сагайдак; 14 - Этулия; 15 - Котловина; 16 - Одесса (катакомбы); 17 - Гребеники; 18 - Кучурган; 19 - Косякино; 20 - Бетеке; 21 - Ольхон; 22 - Крестовка.

сопредельным территориям и на анализ фаун предшествующих этапов.

Следует отметить, что в Западной и Центральной Европе о начальных стадиях развития фауны крупных млекопитающих русциния также известно очень мало. Наиболее ранние из четко датированных русцинистских местонахождений коррелируются с начальными этапами занклайской трансгрессии, но отделены, очевидно, значительным перерывом от позднетурийских мессинийских местонахождений. Возможно, именно из-за этого временного хватуза создается впечатление о резкой фаунистической границе между туролицем и русцинием по крупным млекопитающим.

Цель настоящей работы – обобщить имеющиеся материалы по крупным млекопитающим, известным из русцинистских местонахождений на территории бывшего СССР и по возможности выявить особенности формирования русцинистских комплексов млекопитающих европейской части территории, поскольку в азиатской части комплексы, как таковые, в настоящее время, не известны. Материалом для настоящей работы послужили с одной стороны, литературные данные, с другой – частично ревизованные авторами кол-

лекции, хранящиеся в Геологическом и Палеонтологическом институтах РАН, Одесском государственном университете, а также неопубликованные материалы Л.И. Хозацкого из бассейнов рек. Б. Сальча и Кагул, любезно переданные нам Л.А. Несовым.

### СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ РУСЦИНЯ

Список видов по основным местонахождениям приведен в таблице.

#### Отряд Primates

Очень немногочисленные остатки приматов известны в русцинии только из местонахождений Северного Причерноморья – на юго-западе Украины и в Молдавии, относимых ко второй половине зоны MN 14 и зоне MN 15. Все они относятся к семейству Сеткопитециды.

Остатки *Macaca* sp. встречены в местонахождениях Новопетровка, Войничево, Гребеники 2 и приводятся И.П. Хоменко (1915) в списках фауны

"молдавского руссильона" без указания местонахождения.

*Dolichopithecus rusciniensis* Dep. отмечен в Новопетровке, D. cf. *rusciniensis* – В Будее и D. sp. – Котловине (Delson, 1974; Алексеева, 1977; Тесаков, Мащенко, 1992). В Румынии (Малущени – граница MN 14/15) в отложениях нижней части карбонатных слоев к ним прибавляется "*Dolichopithecus*" cf. *arvernensis* Dep. (Delson, 1974).

В Центральной и Западной Европе данные о приматах ранней половины зоны MN 14 также отсутствуют. Во второй половине руссиина (с середины зоны MN 14) известны находки *Masaca cf. sylvana* L., *Mesopithecus monspessulanus* Gerv. и *Dolichopithecus rusciniensis* (Delson, 1974).

В азиатском секторе рассматриваемой территории данных о приматах туролия и руссиина нет.

#### Отряд Carnivora

##### Семейство Canidae

Самая древняя руссийская находка "*Canis*"<sup>1</sup> sp. на рассматриваемой территории происходит из отложений рытовской свиты (ранняя часть зоны MN 14) в разрезе у г. Павлодара в Казахстане (местонахождение Павлодар 2). Фрагментарный материал на этой форме обнаружен в местонахождении второй половины руссиина – Новая Андриашека в Молдавии и на острове Ольхон на оз. Байкал, а также в позднеруссийских отложениях Молдавии – Будей, Новая Карболя, Лучешты, Этулия. К этому же роду следует отнести мелкую собаку из Одесских катакомб, описанную И.А. Одинцовым (1967) как *Vulpes odessana*, определенную также из местонахождений Этулия и Лучешты.

За пределами рассматриваемой территории находки остатков "*Canis*" отмечаются в ряде руссийских местонахождений Европы, Китая (Flynn et al., 1991; Rook, 1993) и Монголии (Хиргис Нуур, Чоно-Хариха).

Первые "*Canis*" появляются в Евразии в конце туролия ("*Canis*" *monticinensis* – Rook, 1992). В руссиине, по-видимому, имела место адаптивная радиация этой группы хищников. Ареал ее охватил всю Евразию, виллафранку он сократился до районов Центральной Азии (Китай, Забайкалье, Северная Монголия, Таджикистан, Казахстан). Наибольшее количество находок и разнообразие видов отмечается в виллафранке Китая (Tedford, Qiu, в печати).

Два других представителя семейства – роды *Nystecetes* и *Vulpes* встречены только в конце

руссиина – в Одесских катакомбах и *Vulpes* sp. – в Этулии.

##### Семейство Ursidae

*Agriotherium* sp. известен пока только из одного местонахождения конца руссиина – Одесские катакомбы, в то время как в Западной Европе этот род присутствует как в раннем, так и в позднем руссиина (Wolsan, 1989; Alberdi, 1974a). История рода *Agriotherium* в Евразии прослеживается с туролия до конца раннего виллафранка. В конце туролия представители рода проникли из Евразии в Северную Америку (Tedford et al., 1987), а также в Африку, где, по данным Хенди (Hendey, 1977), в Лангебанвеге найден довольно примитивный агротерион, эволюционно занимавший среднее положение между миоценовыми и плиоценовыми формами.

Остатки *Ursus ex gr. minimus* известны из позднего руссиина (Одесские катакомбы) и местонахождения Косякино, возраст которого в пределах руссиина не известен. *Ursus* sp. найден в Этулии. В Западной и Центральной Европе медведь рода *Ursus* известны, начиная с середины руссиина (Egbrink, 1953).

В руссиина Европы развитие рода *Ursus*шло по пути широкой адаптивной радиации, интенсивного освоения новых экологических ниш. Отсюда – большое разнообразие раннеплиоценовых форм с очень изменчивым строением зубной системы, в целом сохраняющей признаки плотоядных медведей. В литературе они описаны как U. boeckii, U. *rusciniensis*, U. *rupetelaicus*, U. *arctenepensis*, U. *minimus*, U. *wenzensis*. Г.Ф. Барышников (1991) рассматривает этих медведей как представителей наиболее ранней, "тибетоидной" стадии развития рода *Ursus*. В целом руссийский этап в истории семейства Ursidae характеризуется существенной перестройкой состава: в конце миоцена – начале плиоцена вымирают типичные туролийские роды *Ursavus* и *Indarcos*, на смену им приходят *Ursus* и *Agriotherium*.

##### Семейство Mustelidae

Остатки *Protemephitis* sp., по данным Л.И. Хоззакского, найдены в местонахождениях Этулия в Молдавии (MN 15), а также в Малуштени в Румынии (MN 14/15, P. *malustenensis* – Simionescu, 1930). Этими находками и ограничиваются сведения о руссийских скунсах Европы. Однако в позднем миоцене – туролии в Евразии они были распространены значительно шире. В Азии P. alexejewi Schlosser описан из фауны раннего руссиина Эртемте, известны также находки скунсов туролийского и виллафранкского возраста из ряда других местонахождений Китая (Teilhard, Leroy,

<sup>1</sup> Мы использовали условное название "*Canis*" для исходной группы собачьих, объединившей ряд примитивных форм из мио-плиоцена Северной Америки и Евразии, в настоящее время выделенной в новый род P. Тедфордом и З. Чу (в печати).

## Фауна крупных млекопитающих русциния территории бывшего СССР

Виды	Украина и Молдавия							
	MN 13/14		MN 14		MN 14/15		MN 15	
	Столинченский аллювий		Кучурганский аллювий		Карболийский аллювий			
	Сурик	Сагайдац	Михайловка	Новопетровка	Новая Андреашевка	Войничево	Юровка	Гребенники 2
<i>Primates</i>				+				
Macaca sp.				+				
<i>Dolichopithecus cf. ruscinensis</i>				+				
<i>Dolichopithecus</i> sp.					+			
<i>Carnivora</i>								
"Canis" odessanus								
"Canis" sp.								
Nyctereutes sp.								
<i>Vulpes praecorsac</i>								
<i>Agriotherium</i> sp.								
<i>Ursus ex gr. minimus</i>								
<i>Promephitis</i> sp.								
<i>Martes</i> sp.								
<i>Mustela</i> sp.								
<i>Pannonictis plioacaenicus</i>								
<i>Gulo minor</i>								
<i>Arctomeles ferus</i>								
<i>Pliohyaena perrieri pyrenaica</i>								
<i>Chasmaporthes lunensis odessanus</i>								
<i>Machaerodus</i> sp.								
<i>Megantereion</i> sp.								
<i>Homotherium</i> sp.								
<i>Lynx ex gr. brevirostris-issiodorensis</i>								
<i>Proboscidea</i>								
<i>Anancus arvernensis</i>								
<i>Zygolophodon borsoni</i>								
<i>Perissodactyla</i>								
<i>Tapirus cf. arvernensis</i>								
<i>Dicerorhinus (=Stephanorhinus) megarhinus</i>								

## Продолжение

Виды	Украина и Молдавия							
	MN 13/14		MN 14		MN 14/15		MN 15	
	Стольниченский аллювий		Кучурганский аллювий				Карболийский аллювий	
	Сурик	Сагайдак	Михайловка	Новолетровка	Новая Андрющашевка	Нойничево	Юровка	«Кучурганский травяной»
Dicerorhinus sp.	+							
Hipparion sp.	+							
Hipparion cf. longipes		+						
H. tchikoicum								
<i>Artiodactyla</i>								
Propotamochoerus provincialis								
Hippopotamus sp.								
Paracamelus alexejevi								
Paracamelus sp.								
Muntiacus plioacaenius								
Eostyloceros pidoplitchkoi								
E. maci								
Paracervulus australis								
Pliocervus kutchurganicus								
P. sp.								
Croizetoceros ramosus								
Cervus warthae								
C. pardinensis								
C. perrieri								
Procapreols wenzensis								
P. cf. cusanus								
P. sp.								
Pseudalces mirandus								
Sivatherinae								
Plioportax ukrainicus								
Paleoreas sp.								
Gazella borbonica								
G. sp.								
Parabos boodon								
?Iloribos sp.								

## Продолжение

Виды	Украина и Молдавия				Сибирь
	MN 15	MN 15	MN 14	MN 15	
<i>Primates</i>					?
<i>Macaca</i> sp.					+
<i>Dolichopithecus</i> cf. <i>ruscinensis</i>					
<i>Dolichopithecus</i> sp.					
<i>Carnivora</i>					
" <i>Canis</i> " <i>odessanus</i>					
" <i>Canis</i> " sp.					
<i>Nyctereutes</i> sp.					
<i>Vulpes praecorsac</i>					
<i>Agriotherium</i> sp.					
<i>Ursus</i> ex gr. <i>minimus</i>					
<i>Promephitis</i> sp.					
<i>Martes</i> sp.					
<i>Mustela</i> sp.					
<i>Pannonictis plioacaenicus</i>					
<i>Gulo minor</i>					
<i>Arctomeles ferus</i>					
<i>Pliohyaena perrieri pyrenaica</i>					
<i>Chasmaporthetes lunensis odessanus</i>					
<i>Machairodus</i> sp.					
<i>Megantereion</i> sp.					
<i>Homotherium</i> sp.					
<i>Lynx</i> ex gr. <i>brevirostris-issiodorensis</i>					
<i>Proboscidea</i>					
<i>Anancus arvernensis</i>					
<i>Zygolophodon borsoni</i>					
<i>Perissodactyla</i>					
<i>Tapirus</i> cf. <i>arvernensis</i>					
<i>Dicerorhinus</i> (= <i>Stephanorhinus</i> ) <i>megarhinus</i>					
<i>Dicerorhinus</i> sp.					

## Окончание

## Виды

	Украина и Молдавия								Сибирь			
	MN 15				MN 15				MN 14		MN 15	?
	Карболовский аллювий											
	Дермевжи	Лучешты	Татарешты	Трифешты	Хаджи-Абул	Трифонешты	Этглики	Котловина	"Молдавский руссильон"	Паводар 2	Ольхон	Бигеке (Алтасский комплекс)
Hipparion sp.	+	+	+	+	+	+	?	+	+	+	+	Альчица
Hipparion cf. longipes												
H. tchikoicum												
<i>Artiodactyla</i>												
Propotamochoerus provincialis												
Hippopotamus sp.												
Paracamelus alexejevi												
Paracamelus sp.												
Muntiacus plioacaenicus												
Eostyloceros pidolitchkoi												
E. maci												
Paracervulus australis												
Pliocervus kutchurganicus												
P. sp.												
Croizetoceros ramosus												
Cervus warthae												
C. pardinensis												
C. perrieri												
Procapreols wenzensis												
P. cf. cusanus												
P. sp.												
Pseudalces mirandus												
Sivatheriinae												
Pliopartus ukrainicus												
Paleoreas sp.												
Gazella borbonica												
G. sp.												
Parabos boodon												
?loribus sp.												

Примечание. В графах "Кучурганский гравий" и "Молдавский руссильон" приведены данные по литературным источникам, в которых не указаны конкретные местонахождения.

1945; Flynn et al., 1991), из русциния Монголии (Хиргиз-Нур 2).

Остатки *Martes* sp. и *Mustela* sp. найдены в позднерусцинистских местонахождениях Этулия и Одесские катакомбы. Представители этих родов довольно обычны в русцинистских фаунах как Европы, так и Азии.

Остатки *Ranponictis plioacenica* Kott, найдены только в позднем русцинии (Этулия). Близкая форма описана из ранневиллафранкских местонахождений Китая (бассейн Юше – Teilhard, Leroi, 1945) и Монголии (Шамар – Сотникова, 1980), остатки примитивного представителя этой группы хищников найдены на Украине в среднетуровийской фауне Черевичное (устное сообщение Ю.А. Семенова). В Западной Европе единственная находка позднерусцинистского *Ranponictis* известна из местонахождения Вольферсгейм, а с виллафранка он становится довольно широко распространенным.

К наиболее раннему из известных представителей рода *Gulo*, вероятно, можно отнести очень мелкую форму *Gulo minor* Sotnikova предположительно русцинистского возраста на севере Сибири, в бассейне р. Альча (Сотникова, 1982). Других остатков этого рода в русциниях Евразии пока нет. Следующая эволюционная стадия росомах зафиксирована в фауне начала виллафранка в Забайкалье (Удуга). В русциниях Европы и в Китае еще продолжали существовать последние представители неогеновых росомах – *Plesiogulo monspessulanus* Viret и *P. major* Teilh. (Kurten, 1970; Flynn et al., 1991). Появление архаичной формы росомахи рода *Gulo* на севере Евразии может свидетельствовать, по-видимому, о возникновении и начале формирования рода в условиях boreально-альной или даже субарктической ландшафтно-климатической зоны, а именно на территории Берингии.

*Arctomeles* (=Paramelus) *ferus* (Rostchin) описан из фауны Одесских катакомб (Рощин, 1949). Наиболее ранняя находка арктомелеса – *A. gennepavus* (Viret) в Западной Европе отмечена в местонахождении Монпелье (MN 14). *A. plioacenicus* Stach присутствует в Венже (MN 15) (Wolsan, 1989). Позже русциния в Европе этот род пока не известен. В Китае *A. suillus* (Teilhard) упоминается в составе раннерусцинистской фауны Эртемте (Li et al., 1984). В раннем виллафранке его ареал охватывал Китай, Забайкалье и Монголию. Появление в Европе рода *Arctomeles*, вероятно, можно связывать с волной иммиграции из районов Южной и Юго-Восточной Азии где-то в первой половине русциния.

### Семейство *Neaenidae*

Гиены представлены двумя формами – *Chasmoporthetes lunensis* (Camp.) и *Pliohyaena* (=Pachycosciula) *rupeina* (Dep.), остатки которых найдены только в двух местонахождениях конца русциния – Одесские катакомбы и Лучешты. Род *Chasmoporthetes*, появившийся в конце туролия, представляет группу гиен-охотников, а *Pliohyaena*, известная с русциния – собственно гиен. До конца туролия в гиппарновых фаунах Евразии преобладала первая группа, в русциниях наблюдается количественный баланс обеих групп, а с раннего плеистоцена стали преобладать гиеноподобные формы. Наибольшего расцвета *Hyenaenidae* достигали в туролии. На рубеже туролий–русциний (или в начале русциния) происходит полная смена родового состава семейства. Вымирают представители всех родов, за исключением *Chasmoporthetes*, просуществовавшего до конца виллафранки (Werdein, Solounias, 1991) и *Thalassictis*, который в Азии (Китай) доживал до конца русциния (Flynn et al., 1991). В русциниях и виллафранке разнообразие гиен значительно сокращается, что, по-видимому, тесно связано с широкой адаптивной радиацией собачьих. Описанная И.П. Хоменко в составе "молдавского русциния" *Chasmoporthetes* (=*Hyena*) *bogisiaki*, вероятно, происходит из более древних (понтических) отложений (Сотникова, 1994).

### Семейство *Felidae*

Подсемейство *Machairodontinae*. В местонахождении Сагайдак, Молдавия, пограничном между туролием и русцинием, найдены остатки *Machairodus* sp. *Homotherium* sp. и *Megantereon* sp. известны только в самом конце русциния (Одесские катакомбы, Хаджи-Абдул). От более поздних виллафранкских форм они отличаются рядом архаичных признаков. Саблезубые кошки подсемейства *Machairodontinae* присутствуют во многих русцинистских местонахождениях Европы и Азии, но фрагментарность материала не позволяет определить их родовую принадлежность. Подсемейство в Евразии развивалось, по-видимому, автохтонно. Г. Бомон (Beaumont, 1975) предложил, что позднемиоценовые роды – книжалогубый *Paramachairodus* и саблезубый *Machairodus* могут являться примитивными сестринскими таксонами плиоценовых родов *Megantereon* и *Homotherium*. Мнение о североамериканском происхождении рода *Megantereon*, по данным А. Тернера (Turner, 1987), сейчас едва ли можно считать обоснованным. К сожалению, пока недостаточно данных, чтобы проследить, когда миоценовый tandem *Paramachairodus* – *Machairodus* сменяется плиоценовой ассоциацией *Megantereon* – *Homotherium*, и понять, что же собственно происходит с подсемейством *Machairodontinae* в русциниях. В отложениях терминального миоцена

(туролия) как в Европе, так и в Азии все известные находки принадлежат типичным представителям рода *Machaerodus*. Достоверно определенные *Megantereon* и *Homoetherium* Центральной и Западной Европе, а также в Азии и Африке известны, начиная с раннего виллафранка.

*Подсемейство Felinae* представлено наиболее часто встречаемой русцинской формой кошачьих *Lynx ex gr. brevirostris-issiodorensis*. Она известна в "курганском гравии", в Косякино (Короткевич, 1988; Верещагин, 1959), а также в ряде позднерусцинских местонахождений Молдавии и в Одесских катакомбах. Род *Lynx* впервые появляется в русцини.

#### Отряд Proboscidea

Хоботные, как и в Центральной и Западной Европе, представлены двумя формами — *Zygolophodon borsoni* (Hays) и *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.). Большинство русцинских находок не имеет точной стратиграфической привязки. В лучшем случае они датируются киммерием. Часть находок *Z. borsoni* приурочена к отложениям второй половины зоны MN 14 (Новопетровка, Гребенки 2) и только одна отмечена в зоне MN 15 (Кагульский район). С поздним русцинием связана довольно многочисленные находки остатков *Anancus arvernensis*. Создается впечатление, что к позднему русцинию численность *Zygolophodon* уменьшается (Година, Давид, 1973; Алексеева, 1977; Дуброво, Капелист, 1979). *Z. borsoni* присутствовал на данной территории до середины раннего виллафранка, тогда как *A. arvernensis*, по-видимому, вымер в конце виллафранка.

Приводимые в некоторых работах указания на находки в раннеплиоценовых отложениях остатков *Deinotherium*, по-видимому, ошибочны, что объясняется или неточными стратиграфическими привязками, или переотложением из более древних отложений.

В русцини в азиатской части рассматриваемой территории находки мастодонтов отсутствуют. Однако Китае известны остатки *Zygolophodon borsoni*, а также формы, близких к *Anancus arvernensis* (Tobien, 1978). Судя по тому, что зигодонтические мастодонты, вероятно, через Берингию проникли в Северную Америку (Тобин, 1976), их остатки могут быть со временем обнаружены и в Северной Азии.

#### Отряд Perissodactyla

##### Семейство Tapiridae

В литературе имеется упоминание о двух находках остатков тапира (*Tapirus cf. arvernensis* Cr. et Job.) из русцинских местонахождений европейской части бывшего СССР: в Косякино на Се-

верном Кавказе и на Украине из отложений "курганского гравия" без указания местонахождения (Верещагин, 1959; Короткевич, 1988). Известна также находка тапира в Малуштине (Румыния) в отложениях, синхронных нижней части карболовского аллювия (Samson, Radulesco, 1973). Из этих данных следует, что тапиры встречались, хотя и редко, в Восточной Европе, по крайней мере, во второй половине зоны MN 14 и начале зоны MN 15. Ни в дорусцинских фаунах, ни в более поздних на рассматриваемой территории они не известны. В Западной и Центральной Европе тапиры в русцини были более обычны и продолжали существовать в раннем и среднем виллафранке (Guerin, Eisenmann, 1982). Самая древняя находка остатков русцинского тапира, по-видимому, представлена в местонахождении Отери на юге Франции, датированном ранней половиной занклы (Guerin, Mein, 1971). Очевидно, Северное Причерноморье было окраиной ареала европейских тапиров. К востоку их распространению препятствовали более аридные ландшафтно-климатические условия.

#### Семейство Rhinocerotidae

Остатки носорогов в русцинских местонахождениях на территории бывшего СССР встречаются довольно редко. Они относятся к роду *Dicerorhinus*. Фрагментарность материала, как правило, не позволяет определить их видовую принадлежность. И лишь в немногих местонахождениях определен *D. megarhinus* (De Christol), форма, характерная для русцинских фаун Европы.

#### Семейство Equidae

Семейство представлено родом *Hipparrion* s.l. Остатки гиппарионов чрезвычайно редки и фрагментарны, что в большинстве случаев не позволяет определить их видовую принадлежность. Е.Л. Короткевич (1967) указывает на находку в отложениях куруганского аллювия (местонахождение не указано) остатков относительно крупного и стройного гиппариона, со слабо развитыми боковыми пальцами. По особенностям строения метаподий и их размерам эта форма несколько напоминает позднeturийского *Hipparrion longipes* W. Grom. из Павлодара, Казахстан. Очень редкие фрагментарные остатки, неопределенные до вида, известны из нескольких местонахождений позднего русциния. Большинство из них, по мнению М.Т. Альберди, просмотревшей этот материал, соответствует ее морфотипу 5 (Alberdi, 1989), характерному для таких местонахождений второй половины русциния, как Ла Гальера, Виллальба Альта, Лайна.

Имеются остатки крупного гиппариона в местонахождении Косякино. По данным Л.К. Габуния (1959), у этой формы, "...сочетаются признаки высокой специализации с архаичными особенностями" (с. 120). В литературе она фигурирует под разными названиями: *H. sp.*, *H. stavropolense* Macarovici, *H. malustenense* Rad. et Samson. По представлениям В.И. Жегалло (1978), гиппарион из Косякино занимает промежуточное место в ряду *H. sefvei* – *H. crassum*. В Одесских катакомбах найдены метаподии, 1 фаланга и обломки тазовой кости очень стройного средней величины гиппариона, пока не описанного.

Остатки гиппарионов в раннем русцинии Западной и Центральной Европы также крайне редки и фрагментарны. Несколько чаще они встречаются в местонахождениях второй половины русциния. В Восточном Средиземноморье (Греция, Турция) указывается на присутствие по крайней мере двух гиппарионов – массивного крупного *Hippurion crassum* Gervais или близкой к нему формы и стройной формы, сходной с *H. longipes* (Van der Meulen, van Kolfschoten, 1986; Eisenmann, Sondaar, 1989). Возможно, существовала в это время и еще одна форма, описанная первоначально как *H. crassum* (Птолемайс), но, по мнению В. Айзенманн и П. Зондаара, существенно отличающаяся от него. В Западном Средиземноморье (Испания, бассейн Теруз) отмечено присутствие трех форм гиппарионов: средней величины очень стройного *H. fissurae* Cris. et Sond. и двух других не описанных пока видов (Alberdi, Alcalá, 1989–1990).

*H. crassum* или близкие формы отмечены на юге Франции, в Бенгалии и Румынии (Малуштени = *H. malustensis* Rad. et Sams.) (Guerin, Mein, 1971; Eisenmann, Sondaar, 1989). Присутствие *H. crassum* в раннерусцинистском местонахождении Алжской Испании (Alberdi, 1974b), отмечается В. Айзенманн и П. Зондааром, которые считают эту форму характерной для второй половины русциния (Eisenmann, Sondaar, 1989).

В азиатском секторе рассматриваемой территории в фауне конца русциния (алтабасский комплекс В.С. Зажигина – Зажигин, Зыкин, 1984) присутствует своеобразная крупная форма гиппариона – *H. tchikoicum* Ivan. Эта форма, обладавшая рядом архаичных признаков (относительная брахиодонтность, сильное развитие боковых пальцев), была широко представлена в ранневиллафранкских фаунах Центральной Азии (Забайкалье, Северная Монголия) вместе с *H. houfeneus* Teihl. et Young (Жегалло, 1978). *H. tchikoicum* определен А.М. Форстен (Forsten, 1992) также из ряда местонахождений Китая. По ее данным, в Китае этот вид появляется предположительно во второй половине русциния и присутствует в фаунах первой половины раннего виллафранка. По мнению В.И. Жегалло (1978), *H. tchikoicum* при-

надлежит линии азиатских гиппарионов *H. thleobaldi* – *H. sefvei*, *H. crassum* рассматривается как близко родственная форма *H. sefvei* и *H. tchikoicum*, и можно предположить, что этот вид в европейских фаунах появился в середине русциния в результате первой в плиоцене волны миграции из Азии. Следующая волна – расселение *Hippurion houfeneus* и близко родственных *H. crusafonti* – *rocinantis* – имела место уже в раннем виллафранке.

#### Отряд Artiodactyla

##### Подотряд Suiformes

##### Семейство Suidae

Остатки представителей Suidae в изученных местонахождениях известны только на Северном Кавказе и в Северном Причерноморье. *Propotamocerus provincialis* Gerv. отмечен в фауне Косякино (Верещагин, 1959), в кучурганском алювию (Короткевич, 1988), в местонахождениях "молдавского руссильона" (Лучешты, Новые Кирганды – Алексеева, 1977), а также в аналогах карболовских слоев в Румынии и Малуштени (Sitiopescu, 1930).

На юге Западной Европы и в Юго-Восточной Европе остатки *P. provincialis* в русцинистских местонахождениях встречаются относительно чаще и отмечены в интервале зон MN 13–MN 15 (Made, 1989–1990). Таким образом, в русцинии ареал этого вида простирался от Испании до Северного Кавказа. Наиболее поздние находки *P. provincialis* указываются из раннего виллафранка Закавказья (Векуа, 1972) и Словакии (Fejfar, 1964). В Западной Европе в русцинии наряду с *Propotamocerus* довольно широко был распространен *Sus*.

##### Семейство Hippopotamidae

Семейство представлено единственной находкой *Hippopotamus* sp. в Молдавии, которая указана И.П. Хоменко (1915) в общем списке фауны "молдавского руссильона" (MN 15). В Европе первое появление рода связывают с зоной MN 13. В фауне Средиземноморья был распространен вид *Hippopotamus crusafonti* (Faur, Meon, 1984 и др.). В виллафранке гиппопотамы становятся более разнообразными и представлены разными видами в Европе, Индии и Африке.

##### Подотряд Tylopoda

##### Семейство Camelidae

Из Camelidae в позднем русцинии Северного Причерноморья был распространен *Paracamelus alexejevi* Havessos. Он представлен серийным материалом (несколько сотен особей) в Одесских катакомбах. Довольно многочисленны остатки

этой же или близкой к ней формы в местонахождениях позднего русциния Молдавии (Мусант, Московской, Лучешты, Этулия, Гаваносы, в районе г. Кагул—Година, Давид, 1973; Алексеева, 1977).

В Западной Сибири наиболее древняя находка *Paracamelus* sp. приурочена к отложениям куско-кольской свиты Пришишмы (р. Бетеке), датируемой ранней половиной русциния (Зыкин и др., 1991). В Китае — наиболее ранний *Paracamelus* зафиксирован в фауне середины русциния Гоажунга (Flynn et al., 1991).

Первые верблюды вселились в Евразию с одной из волн иммиграции из Северной Америки в конце миоцена — туролии. В Северном Причерноморье их остатки обнаружены в нижнепонтических известняках (Алексеева, 1977). В это же время они проникли на запад вплоть до Испании (Morales et al., 1980). В послерусцинское время они становятся весьма обычными членами фаунистических комплексов как в Казахстане и на юге Западной Сибири, так и в южных районах Восточноевропейской равнины, на Северном Кавказе. Род просуществовал до конца раннего плейстоцена (Алексеева, 1977).

#### Подотряд Ruminantia

##### Семейство Cervidae

Семейство Cervidae в русцинии бывшего СССР отличалось большим разнообразием. Здесь обитало не менее 12 видов, принадлежащих к 8 родам и четырем подсемействам.

*Подсемейство Muntiacinae*. Представители подсемейства на территории бывшего СССР не выходят за пределы русциния. С началом русциния связана радиация родов *Muntiacus* и *Paracervulus*. Род *Muntiacus* представлен эндемичным видом *M. rhioceraeus* Kortkovich, остатки которого описаны из местонахождения Новопетровка на Украине — MN 14 (Корткович, 1988). Из ряда местонахождений зоны MN 14 (Новопетровка, Юрковка, Войничево) происходят остатки мунтjakов, отнесенных также к эндемичному виду рода *Eostyloceros* — E. pidoliphikoi Kortkovich. Этот же вид отмечен в позднерусцинском местонахождении Трифонешты в Молдавии (Корткович, 1988). E. maci Vislobokova описан из русцинского горизонта разреза о. Ольхон (на оз. Байкал). В основе этих видов стоял E. blainvilliei Zdansky из туролийской фауны Баоде в Китае.

*Paracervulus australis* (Serres) (= *Cervus rescenensis* Dep., = *Capreolus rusciniensis* Dep.) обитал во второй половине русциния на юге Украины (местонахождения в кучурганском алювиуме) и в Молдавии (Валенсы), а также в Румынии (Малуштиене) (Simionescu, 1930; Корткович, 1988). Эта форма была относительно широко распространена в русцинии Центральной и Западной Европы.

*Подсемейство Cervinae*. Род *Pliocervus* представлен *P. kutchurganicus* Kortkovich, описанным из Новопетровки и ближайших местонахождений зоны MN 14 (Корткович, 1988). *Pliocervus* sp. присутствует в фауне местонахождения Сагайдак, связанным со столыпинским алювием (начало русциния или граница между туролией и русцинием). В Европе стратиграфическое распространение *Pliocervus* охватывает значительный интервал времени — зоны MN 11 — MN 16.

*Croizetoceros tamozus* (Croizet et Jobert) присутствует в местонахождениях второй половины русциния (Корткович, 1988). Стратиграфическое распространение этой формы в Европе — русциния — ранний виллафранк (MN 14—MN 16). Остатки оленя, сходного с *Cervus (Rusa) warthae* Czyżewska, встречены только в позднерусцинских местонахождениях Молдавии (Валенсы и Новые Киргены). В Центральной Европе стратиграфическое распространение *C. warthae* не выходит за пределы зоны MN 15. Появление родов *Croizetoceros* и *Cervus*, очевидно, связано с адаптивной радиацией цервии в Европе на рубеже туролия и русциния, или в самом начале русциния.

Особо следует остановиться на находках остатков оленей *Cervus pardinensis* (Cr. et Job.) и сходных с *C. regtieri* (Cr. et Job.) в местонахождении Этулия. *C. pardinensis* известен в Европе с начала русциния (Гедело) и до раннего виллафранка включительно. *C. regtieri* до сих пор был известен только из раннего виллафранка. Остатки указанных форм происходят из самого верхнего горизонта отложений, относимых к "молдавскому русцинию". Можно предположить два варианта интерпретации этих данных. 1. Местонахождение Этулия расположено южнее долины р. Б. Сальча, откуда происходит основная масса русцинских остатков позвоночных. Как показывают геологические наблюдения, на карбонильские (позднерусцинские) слои в южном направлении констравтивно налегают все более молодые пачки отложений алювиальной равнины, существовавшей вплоть до середины позднего плиоцена, когда начали формироваться долины современных рек. Самая древняя терраса в долинах рек южной Молдавии охарактеризована средневиллафранкской фауной млекопитающих. Следовательно, в Этулии могут присутствовать отложения алювиальной равнины, датируемые ранним виллафранком. В таком случае остатки оленей имеют ранневиллафранкский возраст. 2. Если же отложения с *C. pardinensis* и *C. cf. regtieri* представляют собственно карбонильские слои, то следует признать, что *C. regtieri* появился в Европе раньше, чем считалось до сих пор.

*Подсемейство Odocoileinae*. *Procapreolus wenzenensis* (Czyżewska) присутствует в позднерусцинском местонахождении Хаджи-Абдул в Мол-



Рис. 2. Стратиграфическое положение опорных местонахождений крупных млекопитающих русциния.

дии. *P. wenzensis* был описан из польского местонахождения Венже I (MN 15). Эта форма, вероятно, является потомком позднемиоценового *P. florovi* Korotkevich и филогенетически связана с *Capreolus constantini* Visl. et Kalm. из раннего виллафранка Забайкалья, и, возможно, является непосредственным предком рода *Capreolus*. *Procapreolus cf. cusanus* описан из местонахождения Новопетровка, а также указывается И.П. Хоменко (1915) в фауне "мoldавского руссильиона" в долинах рек Б. Сальча и Кагул. *R. cusanus* был широко распространён в Европе в виллафранкских фаунах. *Procapreolus sp.* (*Cervus moldavicus* Janovskaya) найден в местонахождениях Фагадыл, Лучешты и Татарешты в Молдавии (MN 15).

*Подсемейство Alcinae* представлено единственным видом *Pseudalces mirandus* Flerov из Косякино на Северном Кавказе, принадлежавшим к боковой ветви в развитии этой группы. Очевидно, что иммиграция представителей подсемейства в Евразию из Северной Америки имела место в самом конце миоцена (около 6 млн. лет назад) (Вислобокова, 1990).

#### Семейство Giraffidae

Представитель *Sivatheriinae* указан из местонахождения Косякино. *Sivatheriinae* на рассматрива-

емой территории известны с валлезия. Наиболее поздняя находка остатков *Sivatherium sp.* происходит из среднего виллафранка Таджикистана.

#### Семейство Bovidae

Единственный представитель трибы *Boselaphini* – *Pliopontax ukrainicus* Korotkevich описан из Новопетровки (Короткевич, 1988).

*Palaeoreas* sp. определен Е.Л. Дмитриевой из стольнических отложений местонахождения Сагайдак (MN 13/14). Род был широко распространен в туролийских фаунах Восточного Средиземноморья. Находка в Молдавии, очевидно, одна из геологически наиболее поздних. В ряде местонахождений второй половины русциния отмечены немногочисленные остатки *Gazella* sp. *Gazella bogbovia* Dep. найдена в стольнических слоях в Сагайдаке вместе с *Palaeoreas* (определение Е.Л. Дмитриевой). В Европе этот вид известен, начиная с MN 15 и до среднего виллафранка включительно. Возможно, молдавская находка – наиболее ранняя из известных в Европе. *Parabos boodon* (Christol), по данным И.П. Хоменко (1915), присутствовал в фауне "мoldавского руссильиона". Этот вид в русцинии обитал от Атлантики до Северного Причерноморья, сменив позднегеорлийского *P. cordiger* (Gerv.).

В позднерусцининском местонахождении Мусант в Молдавии указана находка *?Joribos* sp. (Година, Давид, 1973). Род описан из раннего вилла-франка Грузии (Бекуа, 1972).

### ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПЛЕКСОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ РУСЦИННИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ ТЕРРИТОРИИ БЫВШЕГО СССР

Сравнивая русцининские комплексы млекопитающих европейской части территории бывшего СССР с центрально- и западноевропейскими, можно видеть много общего в их составе. Однако при этом заметны различия в количественных соотношениях отдельных групп животных, которые определяются частотой встречаемости их остатков. Так, обезьяны рода *Dolichopithecus*, тапиры, свинообразные, быки рода *Paragrus* на западе были довольно обычными членами русцининских сообществ, тогда как на востоке их остатки встречаются крайне редко. Гиппопотам, в Средиземноморье существовавший с конца туролия, на нашей территории представлен единственной находкой. С другой стороны, примечательно обилие в Северном Причерноморье мунтжаков, как по количеству остатков, так и по разнообразию форм (три рода, в то время как в Центральной и Западной Европе было распространено только один вид *Paracervulus australis*).

Очевидно, что Восточная Европа представляла окраину европейского ареала таких родов, как *Dolichopithecus*, *Tapirus*, *Protopotamochoerus*, *Paragrus*; в конце туролия расселились на восток из Северного Средиземноморья олени рода *Pliocervus*. Своебразие восточноевропейских фаун русциния отражается в присутствии эндемичных форм. К ним можно отнести два вида мунтжаков (*Muntiacus plioicaenicus* и *Eostyloceros pidolitchkoi*) и *Plioropterus usitanicus*. Обращает на себя внимание обилие (в конце русциния) верблюдов, не распространявшихся в русцинии и виллафранке на запад. Роды *Muntiacus*, *Eostyloceros* и *Paracamelus* принадлежат из Восточной и Центральной Азии. К мигрантам из южной или юго-восточной Азии можно отнести роды *Arctomeles*, *Plioropterus*, и вероятно, *Pannonicitsis*.

Отсутствие в восточноевропейских фаунах некоторых форм, известных на западе (как, например, *Viverridae*, *Metailurus*, *Plesiogulo*), пока трудно интерпретировать как характерную черту этого региона, так как при малом числе богатых местонахождений всегда возникает проблема неполноты палеонтологической летописи.

Таким образом, на основании имеющегося материала можно заключить, что восточноевропейская фауна русциния сформировалась в значительной степени на основе западноевропейской (в

широком смысле), но включала в себя и значительное число азиатских элементов. Отличия восточно- и западноевропейских фаун, очевидно, были обусловлены возрастанием континентальности климата с запада на восток и соответственно усилением азиатского влияния в том же направлении. Если сравнивать русцининские фауны Восточной Европы с предшествующими туролийскими, то можно отметить в первую очередь резкое сокращение численности и разнообразия гиппарионов, жираф и антилоп, увеличение разнообразия крупных прогрессивных мунтжаков, небольших настоящих оленей. Эти же отличия свойственны и западноевропейским фаунам, что, несомненно, связано с усилением гумидности климата в русцинии, по сравнению с концом туролия.

При сравнении восточноевропейских русцининских и виллафранкских фаун можно отметить, что на смену мунтжакам и мелким оленям пришли крупные настоящие олени родов *Axis*, *Argeloceros* и *Eucladoceros*; косули *Procapreolus* сменились родом *Capreolus*. В отличие от виллафранки Западной Европы отсутствуют тапиры и гиппопотамы.

Что же касается русциния азиатской территории бывшего СССР, то имеющиеся очень немногочисленные данные свидетельствуют о том, что в составе фауны присутствовали широко распространенные в Евразии формы ("Canis") и типичные азиатские – *Eostyloceros*, *Hipparium tchikoicum* и *Paracamelus*.

Сравнение европейских (в целом) и азиатских фаун русциния показывает, что, по крайней мере, в Китае и Монголии, в отличие от Европы, фиксируется более длительное существование многих типично русцининских форм. Это касается в первую очередь хищных млекопитающих: представители семейства *Viverridae*, роды *Metailurus*, *Promephitis*, *Agiotherium*, мелкие собаки "Canis" были достаточно распространены еще в виллафранке. То же относится и к гиппарионам. В Европе в виллафранке известны лишь единичные находки их остатков, тогда как в Центральной Азии в раннем виллафранке они местами являлись чуть ли не фоновыми видами в фаунах. Исходя из этих данных, можно сделать вывод, что в Центральной Азии климатические изменения на протяжении плиоценена были не столь резкими, как в Европе.

Как было показано ранее (Pevzner et al., 1996), русцининские фауны европейской части бывшего СССР (главным образом известные в районах Северного Причерноморья) могут быть сопоставлены с двумя зонами континентальной европейской шкалы П. Мэна – второй половиной MN 14 и MN 15. Основанием для такой корреляции послужили как данные по систематическому составу и эволюционному уровню мелких млеко-

питающих, так геологические и магнитостратиграфические материалы. Граница между зонами проведена на уровне эпизода Кочити эпохи Гильберт (рис. 2).

Из анализа систематического состава фауны крупных млекопитающих видно, что принципиальных различий между этими зонами нет. Не выявлено и отличий в степени эволюционного развития общих форм. Как и в фауне грызунов, можно отметить на нижней границе зоны MN 15 изменения в количественных соотношениях отдельных форм: резко уменьшается численность мунгажков, уменьшается численность *Zygolophodon bogsoni* и возрастает частота встречаемости остатков *Anancus argenteensis*. Вновь после юрского времени появляются верблюды. В фауне мелких млекопитающих доминирование птиц в раннем риуцинии сменяется преобладанием полевок.

Все эти события, очевидно, связаны с изменениями ландшафтно-климатической обстановки на границе раннего и позднего руссения — начались аридизация климата, сменившая в высшей степени гумидные условия первой половины руссения.

Внутри позднего руссения намечается весьма существенный рубеж, вероятно, совпадающий с нижней границей чарнотинской схемы М. Кретцца. В связи с новым всплеском адаптивной радиации увеличивается разнообразие оленей, и новые формы из Западной Европы, расселяются на восток (появляются *Cervus (Rusa) cf. warthae*, ? *C. ragdinenensis* и *Procapreolus wenzensis*). В фауне полевков на этом рубеже появляются роды *Pliomys* и *Dolomys*. И, наконец, в самом конце руссения (Одесские катакомбы – конец эпохи Гильберт) впервые появляются два рода саблезубых кошек – *Megantereon* и *Homootherium*, в виллафранке получивших дальнейшее развитие. В других районах Евразии эти роды не известны раньше виллафранка. Не ясно, являются ли они иммигрантами или появились в результате автохтонной эволюции. Насколько можно судить по имеющемуся материалу, переход от руссения к виллафранку был весьма постепенным.

Работа поддержана Международным научным фондом, гранты MOD 000 и MOD 300.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- сарабск. об-ва естественспыт. и любителей естествознания. 1915. Т. 6. С. 1–28.
- Alberdi M.T.* Las "faunas de Hipparrison" de los yacimientos españoles // Estud. Geologicos. 1974 a. V. 30. P. 189–212.
- Alberdi M.T.* El género Hipparrison en Espana // Trabajos, sobre. Neogeno-Cuaternario. 1974 b. T. 1. P. 146.
- Alberdi M.T.* A review of Old World hipparrisonine horses // D.R. Prother, R.M. Schoch (eds). The Evolution of Perissodactyls. Oxford Univ. Press. New York. 1989. P. 234–261.
- Alberdi M.T., Alcalá L.* El género Hipparrison en la fossa de Al-fambras-Teruel // Paleont. Evol. 1989–1990. Т. 23. № 105–109.
- Beaumont G.* Recherches sur les Félliidés (Mammifères, Carnivores) du Pliocene inférieur des sables à Dinotherium des environs d'Eppelsheim (Rheinhessen) // Arch. Sci. 1975. V. 28. P. 369–404.
- Delson E.* Preliminary review of cercopithecid distribution in the Circum-Mediterranean region // № Congress du Néogène Méditerranéen. Mem. BRGM. 1974. № 78. Т. 1. P. 131–135.
- Eisenmann V., Sondaar P.* Hipparrison and the Mio-Pliocene Boundary // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1989. N. 28. (2–3). P. 217–226.
- Erdbrink D.P.* A review of fossil and recent bears of the Old World. Deventer: Drukkerij Jan de Lange. 1953. V. 1. P. 320.
- Faur M., Meon H.* L'Hippopotamus crassifrons de la Mossone (press Montpellier). Première reconnaissance d'un Hippopotame néogène en France // C.R. Acad. Sci. France. 1984. V. 298. № 3. P. 93–98.
- Fejfar O.* The Lower Villafranchian Vertebrates from Hajnacka near Filakovo in Southern Slovakia // Rozpr. Praha Svazek. 1964. V. 30. P. 1–115.
- Flynn L.J., Tedford R.H., Qui Zhanziang.* Enrichment and stability in the Pliocene mammalian fauna of North China // Paleobiology. 1991. V. 17. № 3. P. 246–265.
- Forsten A.* Hipparrison tchicoicum Ivanjev une forme particulière d'Equidae tridactyle Pliocene d'Asie // Geobios. 1992. № 25. P. 161–173.
- Guerin C., Eisenmann V.* Répartition stratigraphique des tapis (Mammalia, Perissodactyla) dans le Néogène et le Quaternaire d'Europe occidentale // 9<sup>e</sup> Réunion Annuelle des sciences de la terre. Paris. 1982. P. 298.
- Guerin C., Mein P.* Les principaux gisements de mammifères mésocènes et pliocènes du domaine Rhodanien // Doucm. Lab. Geol. Univ. Lyon. H.S. 1971. P. 131–170.
- Hendey Q.B.* Fossil Bear from South Africa // South African J. Sci. 1977. V. 73. P. 112–116.
- Kurtén B.* The Neogene wolverine Plesiogulo and the origin of *Gulo* (Carnivora, Mammalia) // Acta Zool. Fennica. 1970. V. 131. P. 1–22.
- Li C., Wu W., Qui Z.* Chinese Neogene: Subdivision and Correlation // Vertab. Palasiat. 1984. V. 22. № 3. P. 178.
- Made J.V.D.* A range-chart for European Suidae and Tayassuidae // Paleontol. i evoluc. 1989–1990. Т. 23. P. 99–104.
- Meulen van der A.J., van Kolfschoten T.* Review of the Late Turolian to early Biharian mammal faunas from Greece and Turkey // Mem. Soc. Geol. Ital. 1986. № 31. P. 201–211.
- Morales J., Soria D., Aguirre E.* Camelido finimioceno en Venta del Moro. Primera cita para Europa occidental // Estudios geol. 1980. V. 36. P. 139–142.
- Pevzner M.A., Vangengeim E.A., Vislobokova I.A., Sotnikova M.V., Tesakov A.S.* Ruscinian of the territory of the former Soviet Union // Newslett. on Strat. 1996. V. 33. № 2. P. 77–97.
- Rook L.* "Canis" monticiensis sp. nov., a new Canidae (Carnivora, Mammalia) from the late Messinian of Italy // Boll. Soc. Paleontol. Italiana. 1992. V. 31. P. 151–156.
- Rook L.* I cani dell'Eurasia dal Miocene Superiore al Pleistocene Medio // Doctoral Thesis, Modena-Bologna-Firenza and Roma "La Sapienza" Universities. 1993. P. 154.
- Samson P., Radulescu C.* Les faunes des mammifères et la limite Pliocene–Pleistocene en Roumanie // Trav. Instr. Speiol. 1973. V. XII. P. 191–228.
- Simoonescu I.* Vertebrate Pliocene de la Malusteni (Covurlui) // A.R.-Publicatiunile Adamachi. 1930. Т. 9. № 49. P. 84–148.
- Tedford R.H., Qiu Z.* A new canid genus from the Pliocene of Yushe, Shanxi Province. (In print).
- Tedford R.H., Skinner M.E., Fields R.W. et al.* Faunal succession and biochronology of the Arikaree through Hemphillian interval (Late Oligocene through earliest Pliocene Epochs in North America) // Woodburne M.D. (ed.) Cenozoic Mammals of North America: Geochronology and biostratigraphy. University of California Press. Berkeley, 1987. P. 153–210.
- Teilhard de Chardin P., Leroy P.* Les Mustelides de Chine // Publ. Inst. Géobiol. Peking. 1945. № 12. P. 56.
- Tobien H.* On the Evolution of Mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part 2 // Geol. Jb. 1978. V. 106. S. 159–208.
- Turner A.* Megantereon cultridens (Cuvier) (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) from Plio-Pleistocene deposits in Africa and Eurasia, with comments on dispersal and the possibility of New World origin // J. Paleontology. 1987. V. 61. № 6. P. 1256–1268.
- Werdein L., Solounias N.* The Heenidae: taxonomy, systematics and evolution // Fossils and Strata. Oslo. 1991. № 30. P. 104.
- Wolsan M.* Drapiezne – Carnivora // Folia Quaternaria. 1989. V. 59–60. P. 177–196.

Рецензент М.А. Ахметьев