

КВАБЕБСКАЯ ФАУНА
АКЧАГЫЛЬСКИХ
ПОЗВОНОЧНЫХ

А. К. ВЕКУА

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР
Институт палеобиологии

А. К. ВЕРУА

КВАБЕБСКАЯ ФАУНА
АКЧАГЫЛЬСКИХ
ПОЗВОНОЧНЫХ

56

441



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1972

Квабеская фауна акчагыльских позвоночных. Векуа А. К. 1972 г.

Работа является результатом исследования уникальной коллекции ископаемых позвоночных акчагыла, добытой при многолетних раскопках Института палеобиологии АН Грузинской ССР в местности Квабеби (Восточная Грузия). Описанный в ней материал использован автором для освещения некоторых важнейших черт истории формирования фауны плиоценовых позвоночных, в основном млекопитающих, Юга европейской части СССР и для выяснения места акчагыльского яруса в унифицированной шкале неогена. Разрабатываются вопросы систематики изученных групп млекопитающих и дается экологическая характеристика представителей квабеской фауны. Кроме того, рассматривается вопрос о связях и путях миграции плиоценовых млекопитающих Евразии и Африки и, в частности, по-новому освещается вопрос о происхождении фауны млекопитающих современных южноафриканских саванн. Делается попытка восстановления палеозоогеографической обстановки в плиоцене Восточной Грузии. Книга представляет интерес для широкого круга специалистов-геологов, палеонтологов, зоологов.

Фототабл. 36, илл. 72, библи. 299 назв.

Ответственный редактор

академик АН Грузинской ССР
Л. К. ГАБУНИЯ

2-10-1
862-72



ВВЕДЕНИЕ

Прошли времена, когда на территории Грузии отрицали существование континентальных отложений и тем более остатков вымерших позвоночных фаун. Ныне широко известен ряд местонахождений олигоценовых (Бенара), миоценовых (Удабно, Джапаридзе), раннеплиоценовых (Аркнети, Базалети) и плейстоценовых (Ахалкалаки) фаун млекопитающих, исследованию которых посвящено множество специальных работ (Орлов, 1941; Бурчак-Абрамович, Габашивили, 1945, 1968; Габуния, 1955, 1959, 1964; Векуа, 1962; Меладзе, 1967, и др.). И лишь последний отрезок неогена (средний и верхний плиоцен) Грузии не был в достаточной мере охарактеризован фауной млекопитающих. Естественно поэтому, что палеобиологическая история млекопитающих плиоцена Грузии, да и всего Закавказья, изучена весьма слабо, что делает невозможным правильное освещение истории формирования позднекайнозойской фауны млекопитающих Кавказа и смежных с ним областей. Кроме того, при нынешнем состоянии изученности неогена ископаемая фауна млекопитающих приобретает исключительное значение для корреляции плиоценовых отложений западной и восточной частей Средиземноморья.

Вполне понятно поэтому, что каждая новая находка ископаемых остатков млекопитающих в плиоцене рассматриваемой области приобретала важное значение для геологии, а открытие в 1962 г. крупного местонахождения ископаемых млекопитающих в морских среднеакчагыльских отложениях Квабеби (Восточная Грузия) было воспринято специалистами как событие, значение которого выходило за пределы нашей страны.

Предлагаемое монографическое исследование этой фауны, как мы надеемся, в значительной мере восполнит существующий пробел в изучении поздненеогеновых фаун млекопитающих Закавказья и прольет свет не только на положение акчагыла в европейской шкале неогена, но и на некоторые существенные особенности позднеплиоценовой истории млекопитающих Кавказа и смежных с ним стран.

Следует заметить, что открытию квабепского местонахождения предшествовали довольно энергичные усилия многих сотрудников Института палеобиологии АН Грузинской ССР, направленные на поиски новых местонахождений ископаемых позвоночных в плиоценовых отложениях территории Восточной Грузии. И не случайно, что эти целенаправленные исследования привели, наконец, к желаемому результату — младший научный сотрудник института Г. С. Аваков открыл в акчагыле Квабеби скопление ископаемых костей млекопитающих.

Раскопки квабепского местонахождения были связаны с большими трудностями: значительная отдаленность от населенного пункта, недостаток воды, исключительная твердость вмещающей кости породы и т. д. Эти обстоятельства осложняли работу постоянных участников Квабепской экспедиции: Г. А. Мчедлидзе, Г. К. Меладзе, В. М. Чхиквадзе, О. Г. Бендукидзе, Ц. Д. Габелая, Ц. И. Буачидзе, И. В. Изюмовой и Г. А. Шавердова.

В своей повседневной работе я постоянно пользовался дружеской помощью руководителя отдела палеобиологии организмов суши Института палеобиологии академика Л. К. Габуня.

В написании главы о страусе принимал участие Н. И. Бурчак-Абрамович. Я очень обязан директору Института палеобиологии АН Грузинской ССР, академику Л. Ш. Давиташвили за ознакомление с рукописью этой книги и за весьма ценные указания.

Фотоснимки ископаемых костей сделаны О. А. Цквинидзе, а превосходные рисунки, помещенные в этой книге, выполнены Н. А. Яньшиновым.

Всем перечисленным лицам я выражаю глубокую признательность.

Принятая в работе методика измерения черепов животных заимствована нами в основном у И. И. Соколова.

ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ КВАБЕБИ

В Сигнахском районе, в 30 км от ближайшего населенного пункта Магаро (Восточная Грузия) и в двух километрах от р. Иори, почти у подножья горы Квабеби, в 1962 г. научный сотрудник Института палеобиологии АН Грузинской ССР Г. С. Аваков подобрал несколько фрагментов костей ископаемых животных, приуроченных к широко развитым в этом районе акчагыльским отложениям. Эта находка положила начало систематическим раскопкам, которые велись в Квабеби в течение всего последующего времени. Результаты первых же рекогносцировочных раскопок превзошли наши ожидания: в некотором отдалении от места первоначальных находок было обнаружено скопление ископаемых костей хорошей сохранности, указывавшее на то, что в Квабеби мы имели дело не с разрозненными случайными остатками, а с довольно крупным местонахождением ископаемых млекопитающих, несомненно, находящихся к тому же в первичном залегании. Последнее подтверждалось довольно частыми находками черепов и костей скелета в естественном сочленении.

Прежде чем приступить непосредственно к описанию костеносных слоев Квабеби, необходимо вкратце рассмотреть стратиграфию третичных образований приорской полосы в целом.

История геологического изучения территории Южной Кахетии восходит ко второй половине прошлого столетия и связана с именем Г. В. Абиха (1873), положившего начало геологическому исследованию не только упомянутой территории, но, как известно, всего Кавказа.

Первые относительно детальные геологические исследования были проведены здесь в 1877—1878 гг. Л. Ф. Бацевичем, который подразделял на основании литологических наблюдений третичные отложения Южной Кахетии на пять свит, относимых им к сарматскому ярусу. Впоследствии выяснилось, что эти свиты включали в себя отложения от конкского горизонта до акчагыла.

В конце XIX столетия появляются работы Ф. Гаврилова и С. Симоновича (1895) и С. Симоновича (1898), касающиеся вопросов стратиграфии и тектоники Южной Кахетии.

Весьма важные сведения о геологическом строении Южной Кахетии содержат работы А. Н. Рябинина (1903, 1911, 1913), впервые отметившего в исследуемой им полосе отложения акчагыльского яруса и обобщившего результаты исследования территории между реками Иори и Алазани. В общих чертах он правильно установил стратиграфическую последовательность слагающих отмеченную территорию отложений.

Немалая заслуга в геологическом изучении рассматриваемого района принадлежит К. П. Калицкому (1907), в работе которого содержится довольно детальная стратиграфическая схема третичных отложений прииорской полосы.

После установления в Грузии Советской власти большое внимание уделялось вопросам нефтеносности и детальному геологическому картированию отложений, развитых вообще на территории Кахетии. В 30-х годах нашего столетия на изучение геологического строения территории Кахетии, особенно ее нефтеносных районов, была брошена большая группа геологов, выполнивших обширные работы по выяснению вопросов стратиграфии, тектоники и нефтеносности данного района. В разное время и на разных участках территории Кахетии вели геологические исследования А. В. Ульянов, З. Л. Маймиц, С. Е. Аляев, Л. С. Петров, К. Л. Гогитидзе, Н. А. Кудрявцев, Н. Б. Вассович, К. С. Маслов, Н. А. Билалов, В. Е. Пахомов, С. Г. Букня, Е. К. Вахания, М. Ф. Дзвеляя, А. Г. Лапшинов, В. И. Чанишвили, А. И. Дзиграшвили, Р. З. Мдзьяришвили, Д. А. Булейшвили, А. Г. Лалиев, Г. М. Доддуа, О. Г. Сепашвили, Г. М. Хатискаци, Н. Т. Чолокашвили и др.

За последние годы появился ряд монографий, в той или иной степени освещающих вопросы геологического строения территории Кахетии. Мы имеем в виду работы В. П. Маркевича (1954), Д. А. Булейшвили (1960) и А. Г. Лалиева (1964).

Территория Южной Кахетии в основном сложена третичными отложениями, от майкопских образований вплоть до континентальных апшеронских осадков. Не видя в том особой необходимости, мы не будем касаться древних отложений, так как рассматриваемое нами квабобское местонахождение ископаемых млекопитающих расположено в зоне развития исключительно плиоценовых образований.

Плиоцен в Южной Кахетии начинается отложениями ширакской свиты, согласно залегающей на верхнесарматских отложениях и датируемой мэотисом-понтом.

Впервые А. Н. Рябинин (1913) обратил внимание на довольно мощную толщу, представленную песчанисто-глинистыми и конгломератовыми породами и заключенную между верхним сарматом и

акчагылом. Вся эта толща им была выделена как толща пресноводных слоев верхнего миоцена, нижняя часть этих слоев была названа им ширакским нефтеносным горизонтом. В новейших исследованиях под названием ширакской свиты описывается вся эта толща пресноводных отложений.

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные стратиграфии этой свиты, вопрос об ее объеме, стратиграфическом расчленении и распространении до сих пор остается дискуссионным. Наиболее подробно это изложено в книге Д. А. Булейшвили «Геология и нефтегазосность межгорной впадины Восточной Грузии» (1960).

По данным этого автора, в Южной Кахетии ширакская свита представлена образованиями, местами достигающими мощности 2000 м. В пределах рассматриваемого района она характеризуется значительным фаціальным разнообразием, представлена глинисто-песчанистыми и песчанистыми породами и конгломератами. Ширакская свита согласно налегает на верхний сармат и, в свою очередь, трансгрессивно перекрывается акчагыльскими отложениями. Отложения ширакской свиты датируются мэотисом-понтон, и аналогами ее считаются миоплиоценовые конгломераты Кахетинского хребта, самые верхи которых сопоставляются с акчагылом-апшероном.

Интересующие нас акчагыльские образования в приорской полосе, как и во всей Южной Кахетии, представлены довольно мощными отложениями, которые с угловым несогласием перекрывают более древние пласты ширакской свиты. В свою очередь, акчагыльские отложения согласно, без видимого перерыва, переходят в более молодые отложения апшеронского яруса, представленные в основном континентальными образованиями, состоящими из конгломератов с мощными прослоями суглинков, песков, песчанистых глин и песчаников. Относительно ограниченное распространение имеют отложения морского прибрежно-пресноводного апшерона.

По новейшим данным Д. А. Булейшвили (1960), А. Т. Дзиграшвили и В. Л. Гогиберидзе (1967) и других, осадки акчагыльского яруса в Южной Кахетии представлены в основном двумя фациями: морской, с богатой, типично акчагыльской моллюсковой фауной, и пресноводно-континентальной.

Литологически акчагыльские отложения довольно четко подразделяются на три горизонта.

1. Нижний горизонт, представленный довольно мощными базальными конгломератами, состоящими из галек осадочных пород, известняков и реже изверженных пород.

2. Средний горизонт представлен чередованием сероватых глин, серых и желтовато-серых песчаников и буро-сероватых глин. Нередко в этом горизонте попадаются маломощные прослойки вулканического пепла и микроконгломератов.

3. Верхний горизонт в основном сложен теми же породами, что и средний, с той лишь разницей, что здесь нередко с глинами и песчаниками чередуются довольно мощные пласты конгломератов.

Дзиграшвили и Гогиберидзе (1967) дают следующий типичный восходящий разрез ачкагыльских отложений, записанный ими по балке Пантишарис-Хеви.

1. Базальный конгломерат, плотно сцементированный, состоящий из разнообразной по составу и величине гальки, преимущественно осадочных пород, диаметром 0,04—0,4 м.
Цемент песчано-известковый, редко встречаются линзообразные прослойки песчаников и песчанистых глин.
Аз. пад. $35^\circ \angle 32^\circ$.
Мощность 175 м.
2. Песчаник грубозернистый, на некоторых участках переходящий в конгломераты.
Мощность 4,5 м.
3. Глины в основном серые с редкими прослойками глинистых песчаников.
Мощность 20 м.
4. Глина типа 3 с очень редкими остатками моллюсков ачкагыла.
Аз. пад. $35^\circ \angle 35^\circ$.
Мощность 44 м.
5. Песчаник серый средне- и грубозернистый.
Мощность 2,5 м.
6. Чередование слоев песчаника и глин с преобладанием глин. Мощность отдельных слоев песчаника достигает 3 м, а глин 6—7 м; в глинах часто наблюдаются тонкие, до 0,3 м, прослои песчаников и песчанистых глин.
Аз. пад. $33^\circ \angle 35^\circ$.
Мощность 90 м.
7. Однообразный мощный пласт сильно песчанистой глины. На поверхности выветривания по простиранию характерны лепешковидные выделения песчанистых образований, содержащих ископаемые остатки моллюсков ачкагыла.
Аз. пад. $35^\circ \angle 28-30^\circ$.
Мощность 5 м.
8. Глины серые, иногда слоистые, с редкими прослойками песчанистой глины с фауной *Avimactra miserabilis* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus. var. *magna* Alz. *Potamides comroicus* Alz., *Clesniola intermedia* Andrus.
Мощность 153 м.
9. Песчаники среднезернистые, местами грубозернистые.
Аз. пад. $35^\circ \angle 28-30^\circ$.
Мощность 2 м.
10. Глины серые, песчанистые с прослойками тонких слоев песчаников. Последние иногда достигают мощности 1,5 м.
Мощность 52 м.
11. Глины серые, иногда слоистые, с редкими прослойками песчанистой глины.
Мощность 26 м.
12. Песчаник глинистый, серый, неплотный.
Мощность 8 м.
13. Песчаники грубозернистые с включением мелких, хорошо окатанных галек с редко встречающимися линзообразными прослойками конгломератов. Слой содержит фауну *Avimactra karabugasica* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus.
Аз. пад. $35^\circ \angle 30^\circ$.
Мощность 7 м.

14. Глины белесовато-желтого цвета с прослойками глинистых песчаников.	Мощность	15 м
15. Глины с прослойками песчаников и песчанистой глины.	Мощность	44 м.
16. Глинистый песчаник типа 7 с фауной <i>Avimactra karabugasica</i> (Andrus.), <i>A. eldarica</i> (Koles.).	Мощность	24 м.
17. Глины желтые с прослойками песчаников.	Мощность	44 м.
18. Глинистые песчаники типа 7. Аз. пад. $45^\circ \angle 25^\circ$.	Мощность	29 м.
19. Песчаники довольно плотные, желтовато-серые с фауной акчагыла: <i>Avimactra karabugasica</i> (Andrus.), <i>Cardium dombra</i> (Andrus.)	Мощность	3 м.
20. Глины светло-желтые и светло-серые с фауной акчагыла.	Мощность	1,5 м.
Общая мощность акчагыла в разрезе достигает		750 м.

Все эти описанные отложения с угловым несогласием перекрывают слои ширакской свиты, датируемой, как уже было отмечено, мэотисом-понтон.

Нетрудно заметить, что от базальных конгломератов выше по разрезу материал осадков становится все более мелкозернистым, все реже и реже попадаются грубообломочные породы, почти совершенно исчезают конгломераты, отображая наступление акчагыльского моря и углубление дна. В средних пачках разреза появляется морская фауна моллюсков, остракод и фораминифер, свидетельствующая о довольно значительной солености акчагыльского бассейна. К концу акчагыльского века происходит постепенное опреснение водоема: в осадках начинает преобладать грубообломочный материал, исчезает морская фауна и разрез заканчивается континентальной толщей, относящейся уже к апшерону.

Квабебское местонахождение (рис. 1, 2) ископаемых млекопитающих приурочено приблизительно к средней части серии акчагыльских отложений. Об этом говорят как литологический состав содержащих костеносные линзы отложений, так и фауна моллюсков. Однако прежде чем перейти к рассмотрению вопроса о стратиграфическом положении костеносного горизонта, следует, нам кажется, ознакомиться с разрезом, записанным нами непосредственно в районе местонахождения (стратиграфически снизу вверх):

1. У самой дороги Магаро — Квабеби обнажаются базальные галечные конгломераты с редкими маломощными прослоями глин и глинистых песчаников. Видимая мощность конгломератов не превышает 15 м.
2. Относительно мощная толща, представленная чередованием алевроитовых глин и песчаников. При этом слои буровато-серых глин преобладают над песчаниками. Последние желтовато-серого цвета, плотные, мелкозернистые.

Мощность всей толщи 35—40 м.

3. Желтовато-бурные и серые песчаники, сильно выветренные глинистые

песчаники, относительно мелкозернистые, плотно сцементированные. В отложениях акчагыльская фауна моллюсков: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *Clessiniola intermedia* Andrus., *Cl. utvensis* Andrus., *Cardium dombra vogdti* Andrus., *C. abreki* Usp.

Мощность толщи не более 10 м.

4. Плотные мелкозернистые желтовато-серые песчаники, чередующиеся с глинами буровато-серого и зеленоватого оттенков. В глинах акчагыльская фауна моллюсков, довольно бедная по составу и плохой сохранности.

Мощность около 15—17 м.

5. Песчаники грубозернистые, с включениями хорошо окатанных галек и относительно мощного (до 4 м) слоя конгломератов.

6. Тонкослоистые сероватые глины с прослоями грубозернистых плотных песчаников и микроконгломератов.

В этих слоях обнаружена богатая фауна млекопитающих. Костеносные сероватые глины, по Н. Р. Джикия (1968), содержат следующие формы акчагыльских моллюсков: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. inostranzevi* (Andrus.), *Cardium dombra vogdti* Andrus., *C. pseudoedule* Andrus., *C. nikilini* Andrus., *C. ebersini* Koles., *Avicardium cucurtense* (Andrus.), *A. radiiferum* Andrus.

Рис. 1. Общий вид квабебского местонахождения

Из остракод в костеносных слоях встречаются *Cyprides punctilata* (Brady), *Condona* ex gr. *combibo* Liv., *Leptocythere gubkini* Liv., *Plyocypris bradyi* Sars. и *Loxococoncha laevatula* Liv. (определение М. Л. Векуа и Ф. М. Аревадзе).

Костеносные глины содержат также и фауну фораминифер (определение О. И. Джанелидзе): *Bolivina* aff. *textularoides* Ruess., *B. aksaica* Chutz., *Bolivina* sp., *Buliminella elegantissima* (d'Orb.), *Cassidulina prima* Suzin, *Streblus beccarii* (Linné), *Discorbis* sp.

7. Выше по разрезу за костеносными слоями следует довольно мощная толща желтовато-серых, относительно мощных песчаников, буро-сероватых глин с прослоями песчаных глин и глинистых песчаников. Мощностью всей толщи около 50 м. Местами слои глин содержат довольно богатую, относительно хорошей сохранности акчагыльскую фауну: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *C. dombra vogdti* Andrus., *C. pseudoedule* Andrus., *C. ebersini* Koles., *C. stmkeviči* Andrus., *C. davitaschvili* Koles., *C. abreki* Usp., *C. naphthalanicum* Alz., *Potamides submarensis* Koles., *P. caspius* Andrus., *P. eldaricus* Koles. (определение Н. Р. Джикия).



8. Чередование тех же песчаников и глин, с преобладанием последних, содержащих листовые остатки флоры: *Salix alba* L., *Populus tremula* L., *Alnus hoernestii* Stur., *Corylus avellana* L., *Ulmus tuberosa* L., *Zelkova caprinifolia* Pall., *Sorbus caucasigena* Kom., *Pyrus caucasica* Fed., *Ilex horrida* Sap., *Ligustrum vulgare* L., *Viburnum orientale* L. (по Ж. Ш. Додзе, 1968).
9. Чередование песчаных глин, желтоватобурых глин с прослойками конгломератов. В этих слоях найдены фрагменты позвонка какого-то парнокопытного и обломок рога газели.

Акчагыльский возраст осадков приведенного выше разреза точно устанавливается не только по фауне моллюсков, но и фаунистическими ассоциациями остракод и фораминифер. Сложнее решить, к какому именно отделу акчагыла относятся костеносные слои. Остатки флоры вряд ли могут нам помочь в решении этого вопроса, так как акчагыл невозможно расчленить на основании только лиственной флоры. К сожалению, анализ на пыльцу, произведенный по нашей просьбе И. И. Шатиловой и И. Ш. Рамишвили, не дал желаемого результата: в этих отложениях пыльца не сохранилась, хотя для этого существовали, казалось бы, все условия.

Большинство исследователей (Голубятников, 1902; Колесников, 1936, 1940, 1950; Ализаде, 1954, и др.) на основании данных литологии и особенно фауны моллюсков делят акчагыл на три отдела: нижний, средний и верхний.

Нижний отдел, по К. А. Ализаде (1954), характеризуется глинисто-песчаными породами и базальными конгломератами. Относительно бедная фауна этого отдела в основном представлена *Cardium dombra* Andrus., *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. ossokovi* (Andrus.), *Clessiniola vexatilis* (Andrus.).

Средний отдел отличается от нижнего литологическим многообразием и богатой типично морской фауной с руководящими для отдела формами — *Cardium nikitini* Andrus., *C. radiiferum* Andrus., *Avimactra inostranzevi* (Andrus.), *A. nazarlebi* Alz. и др.

Верхний отдел акчагыла литологически отражает регрессивный характер бассейна, где, наряду с песчаниками и глинами, все чаще накапливались конгломераты. Фауна, соответствующая этому этапу истории акчагыльского моря, сильно обеднена и угнетена. Появляются пресноводные формы.

По литологическому характеру отложений и фауне моллюсков описанный разрез у горы Квабеби явно делится на три части. Нижняя часть (толщи 1—5) представлена базальными конгломератами и глинами. Моллюсковая фауна в отложениях этой части разреза относительно богата, и в ней доминируют мактры. В средней части разреза (толщи 6—7) преобладают глины и песчаники; отсутствуют конгломераты. Моллюсковая фауна переживает бурный расцвет. Наряду с мактрами появляются многообразные кардииды. Для верхней части описанного разреза характерно обилие грубообломочного материала в осадках, появление конгломератов.

Моллюсковая фауна сильно обеднена и угнетена. Широкое развитие получают пресноводные формы.

Костные остатки млекопитающих в основном заключены в довольно плотных желтовато-серых глинах, образуя гнездообразные скопления. Мощность костеносной линзы около 6 м, простирается она приблизительно на 20 м.

Интересно отметить, что глина, содержащая ископаемые кости, по мере приближения к последним резко меняет окраску и из желтовато-серой становится светло-серой, окаймляя этой полосой (толщина 1—2 см) отдельную кость или целое скопление костей. При раскопках это служило как бы сигналом возможного появления ископаемых остатков животных, и не было случая, чтобы он не оправдал себя. Причина этого явления, возможно, кроется в обезжиривании костей после захоронения.

В основном остатки животных сосредоточены в нижней части костеносного слоя, а выше число находок резко убывает. Какой-либо закономерности в захоронении остатков отдельных групп животных мы не наблюдали. Как по численности остатков, так и по многообразию форм, несомненно, доминируют парнокопытные, особенно представители бовин. За ними следуют хищники, хобот-

Рис. 2. Место раскопок квабейского местонахождения



ные и непарнокопытные. Грызуны представлены лишь двумя изолированными зубами. Беспорядочное нагромождение костей разных групп животных, разных частей скелета, отсутствие какой бы то ни было определенной ориентации в залегании костей в местонахождении, довольно частые находки не только черепов, но и отдельных частей скелета в естественном сочленении и даже полных скелетов, а также отсутствие и следов окатанных костей, безусловно, свидетельствует, как это было отмечено, о первичном залегании остатков квабейской фауны. Больше того, характер местонахождения не оставляет сомнения в том, что остатки животных снесены в водоем быстрыми и, вероятно, водообильными потоками с очень близкого расстояния. Из этого следует, что суша была очень близка. О существовании близкого берега свидетельствует также находка раковин *Helix* непосредственно в костеносных слоях.

Нельзя сказать, чтобы наличие в это время близкого берега в окрестностях Квабеби полностью подтверждалось той картиной геологического развития данного района в акчагыльское время, какую изображают Д. А. Булайшвили (1960), А. Т. Дзиграшвили и В. Л. Гогиберидзе (1967) и др. По их данным, море, трансгрессивно наступавшее с востока на запад, заняло в это время приморскую полосу и далеко продвинулось на запад, почти достигая нынешней территории г. Телави. Если это действительно было так, придется думать о существовании на территории нынешнего бассейна р. Иори какой-то, по крайней мере узкой полосы суши в виде полуострова, далеко вклинивающегося с запада или северо-запада на юго-восток.

Отсутствие в костеносных слоях признаков частой смены условий осадконакопления, возможно, свидетельствует о том, что образование квабейского «кладбища» — относительно кратковременный процесс. Иначе и не могло быть, так как трансгрессирующее акчагыльское море вскоре, по-видимому, затопило и эту полосу суши, которая существовала в среднеакчагыльское время. Это подтверждается и тем, что в верхних слоях костеносной толщи все реже и реже попадаются ископаемые остатки, а осадочный материал становится мелкозернистым, осаждавшимся в более или менее значительном отдалении от берега.

ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

ЧЕРЕПАХИ

441
 Раскопки квабейского местонахождения ископаемых животных (1965—1968 гг.) дали довольно богатый материал по ископаемым млекопитающим. Среди многочисленных остатков не было ни одной косточки пресмыкающихся, хотя их присутствие в квабейской фауне вполне можно было ожидать. И лишь весной 1968 г. был извлечен из породы почти полный пластрон черепахи, принадлежащей к наземным черепахам рода *Testudo*. Подвижное соединение в области гипоксифипластрального шва, утолщение пластрона в области межэпипластрального шва, форма пекторальных щитков и другие признаки, действительно, не оставляют сомнения в принадлежности квабейской черепахи к представителям рода *Testudo* L.

СЕМЕЙСТВО TESTUDINIDAE GRAY, 1825

ПОДСЕМЕЙСТВО TESTUDININAE GRAY, 1825

Род *Testudo* L., 1758*Testudo* sp.

Рис. 3, табл. I, фиг. 3

Материал. Почти полный пластрон (К-3018).

Описание. Пластрон хорошей сохранности (рис. 3): недостает лишь ксифипластрона, ингвинальной области гипопластрона и части левого гипопластрона. Судя по размерам пластрона (медиальная длина от переднего края эпипластронов до гипоксифипластрального шва равна 155 мм), можно думать, что описываемая черепаха была приблизительно такой же величины, как ныне живущая *Testudo ibera* Palas. Интергулярный выступ эпипластрона слабо выражен. Подмышечная вырезка относительно

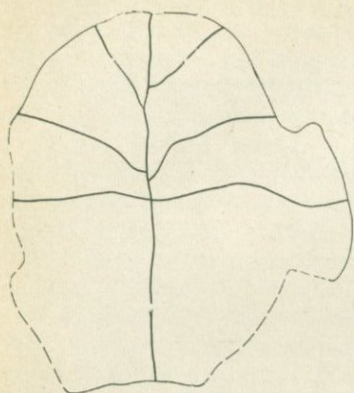


Рис. 3. *Testudo* sp. Пластрон

40 мм. Эпипластрон крупный, грушевидный, заднебоковые края его пересекает гумероPECTоральная борозда. Передний и задний края пекторального щитка изогнуты. Шов между гипо- и ксифопластрами совпадает с абдомено-феморальной бороздой и образует шарнир, который обеспечивал подвижность ксифопластронов. Пластрон, скорее всего, принадлежит самке, о чем свидетельствуют его плоская задне-медиальная часть (у самцов обычно пластрон на этом месте вогнут) и относительно крупные размеры.

Сравнение. Квабевская черепаха существенно отличается от мио-плиоценовой формы из Пикерми *Testudo marmorum* Gaudry по форме переднего края пластрона. У *Testudo* sp. из Квабеби передний край пластрона равномерно закруглен (совершенно отсутствует эпипластральный выступ) и, по-видимому, не выступает за карапакс, чем он отличается от сильно вытянутого вперед (удлиненного) пластрального края у *T. marmorum* (Годри, 1862). По тому же признаку наша форма сильно отличается от *T. bessarabica* Riab. У последнего передний край пластрона сильно выдается вперед, имеет угловатую форму и значительную вырезку посередине переднего края (Рябинин, 1918). Квабевская черепаха, пожалуй, наиболее близка по строению и форме пластрона к *T. iberica* Palas, хотя полного сходства признаков нет и между ними, что, возможно, объясняется довольно широкой индивидуальной изменчивостью в строении пластрона черепах рода *Testudo* L. вообще.

глубокая и широкая. Подмышечные щитки сравнительно слабо выражены. Интергулярные щитки треугольной формы и заходят на энтопластрон. Передний край эпипластронов ровный, без углубления в области межэпипластрального шва. Пластрон имеет массивное утолщение в области межэпипластрального шва, верхне-задний отдел которого в виде хорошо развитого выступа (карниза) несколько нависает над энтопластроном. Длина вдоль медиальной линии от переднего края эпипластронов до внутреннего края «карниза»

В квабебском местонахождении ископаемых млекопитающих обнаружен довольно хорошей сохранности таз крупных размеров, принадлежащий очень крупному ископаемому страусу. Присутствие страуса в Квабеби можно было предположить, так как всего в нескольких километрах от Квабеби, на территории Западного Азербайджана, на хребте Палан-Тюкан из акчагыльских и апшеронских отложений, описаны обломки скорлупы яиц, несомненно, принадлежащих какой-то крупной форме рода *Struthio*. Эти остатки скорлупы теперь относятся к тому же виду, что и описываемый таз из Квабеби (Бурчак-Абрамович, Векуа, 1971).

ОТРЯД STRUTHIONIFORMES (LATHAM), 1790

СЕМЕЙСТВО STRUTHIONIDAE VIGORS, 1825

Род *Struthio* L., 1758

Struthio transcaucasicus Bur. et Vek., 1971

Рис. 4, табл. I, фиг. 1, 2

Голотип. Таз (К-1055) (рис. 4); Квабеби (Восточная Грузия); коллекция Института палеобиологии АН Груз. ССР; акчагыль.

Диагноз. Таз весьма крупных размеров (по некоторым параметрам превосходит все до сих пор известные тазы ископаемых страусов рода *Struthio*, по некоторым, наоборот, уступает им, см. табл.). Диапофизы первого пояснично-тазового позвонка поставлены более полого, чем у рецентных *Struthio* и *S. wimani*. Бороздка, идущая вдоль нижнего края преацетабулярной части *ossis ilii* спереди от 2-го позвонка, отсутствует. Высота *pr. spinosus* 1-го позвонка относительно меньше, чем у других представителей рода *Struthio*, тогда как ширина таза на уровне 1-го позвонка значительно больше, чем у всех других видов рода *Struthio*. Вследствие этого преацетабулярная часть таза у него относительно низка и широка. Высота постацетабулярной части *ossis ilii* относительно ниже, чем у всех других ископаемых и рецентных видов рода *Struthio*. Преацетабулярная часть *synsacrum* относительно короче,

чем у *S. camelus*. Длинная ось ацетабулюм лежит более полого, т. е. образует относительно более острый угол с осью *synsacrum*, чем у *S. camelus*.

Скорлупа яиц толстая, в среднем 2,9—3,3 мм, значительно реже немного тоньше (2,6—2,9 мм). В поперечном сечении состоит из трех слоев, как и у всех остальных представителей рода *Struthio*, но особенности расположения и форма мелких пор отличны.

Степень сохранности. Прежде чем дать описание таза (голотипа), остановимся на его сохранности. *Synsacrum* в преацетабулярной части сохранился полностью, в задней части обломан через задний край 2-го тазово-хвостового позвонка. *Pars glutaea* подвздошной кости (*os ilium*) обломан приблизительно на уровне середины тела 1-го позвонка (тазово-поясничного). *Crista spinosa* сохранилась полностью начиная от переднего гребня. Сзади *pars renalis ossis ilii* обломана на уровне заднего края 2-го тазово-хвостового позвонка. От обеих седалищных костей (*os ischium*) сохранились лишь базальные части длиной до 80 мм (правая) и до 63 мм (левая). Левая *os pubis* обломана у переднего края *foramen obturatum*, правая — сзади от него, вследствие чего *f. obturatum dextrum* сохранилось полностью. От *incisura ilio-ischiadica* с обеих сторон остались лишь передние части, прилегающие к стенке, отделяющей ее от *acetabulum*. Все поверхности переломов старые, закрытые зеленоватым суглинком. Это свидетельствует о том, что таз был захоронен в местонахождении уже в таком обломанном состоянии. Таз в значительной степени деформирован — левая вертлужная впадина немного более вытянута по продольной оси

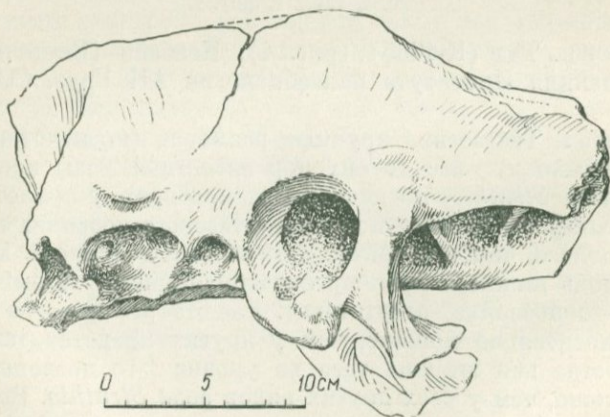


Рис. 4. *Struthio transcaucasicus* Bur. et Vek. Таз сбоку

по сравнению с правой вертлужной впадиной. Правая половина таза со всеми его элементами немного скошена кверху (дорсально) по сравнению с левой половиной, что лучше всего заметно по положению сохранившихся оснований левой и правой седалищных и лобковых костей, по левому и правому латерально-вентральному ребру нижней части тел позвоночного столба преацетабулярной части таза. Кроме того, эта же часть позвоночного столба вместе с диапофизами заметно сдвинута в левую сторону, что наилучше выражено в области 1 и 2-го поясничных позвонков. Так, если смотреть на 1-й позвонок спереди, то сразу же бросается в глаза сильная степень искривленности позвонка. Вся левая половина его приподнята по сравнению с правой половиной кверху, тогда как его *pr. spinosus* остался в общей вертикальной плоскости всей *crista spinosa*, в связи с чем он здесь может служить мерилom определения степени деформации тела позвонка. Левая половина передней части тела 1-го позвонка вместе с его *facies vertebralis cranialis*, по-видимому, вследствие давления, стала заметно уже (тоньше) правой половины (толщина *f. vertebralis cranialis* слева около 20 мм, справа около 27 мм). Все пустоты в тазе были заполнены зеленоватым суглинком. При препаровке таза были частично повреждены некоторые из отростков (диапофизы, парапофизы). Однако в преацетабулярной части стенки некоторых диапофизов срединных люмбальных позвонков были повреждены в период захоронения кости. Перелом таза сзади произошел явно в одной плоскости, лежащей по отношению к длинной оси таза наискось арнио-вентрально. Все поверхности переломов костей задней части таза (подвздошных, седалищных, правой лобковой и позвоночного столба) лежат в указанной плоскости. Возможно, по этой плоскости в породе после отложения в ней таза прошла трещина, по которой таз был разделен на две части. Если это действительно так, то придется отказаться от нашего первого предположения о том, что таз до захоронения уже был обломан. Вторая система трещин (поверхностей разлома) поставлена под близким к прямому углом к первой системе поверхностей. Обе системы пересекаются на уровне передней трети ренальной части таза. Вторая плоскость второй системы трещин, по-видимому, прошла через основания обеих лобковых костей, оторвав от таза оба пектинеальные отростка. Дефектность таза спереди, в области вершинной части остистого отростка 1-го позвонка и передних частей обеих *pars glutea*, по-видимому, обязана погрызам каких-то крупных хищников. Здесь вершина и передний край остистого отростка, оба передние края подвздошных костей усеяны выемками, весьма сходными с вдавлениями зубов средней величины хищного зверя. Вдавления вдоль края кости одно над другим. Диаметр таких вдавлений до 3 мм, редко больше.

Преацетабулярная часть. Сохранилась полностью начиная от первого позвонка. Наблюдается некоторая степень ее деформации, некоторые диапофизы правой половины люмбальных позвонков дефектны. Границы между телами позвонков слились, но они угадываются по положению парных диапофизов. *Facies articularis vertebralis cranialis* 1-го синсакрального позвонка гетероцельных очертаний (выпуклы сверху вниз) и сильно вогнуты поперечно в горизонтальной плоскости. Наименьшая высота *facies articularis* по срединной сагиттальной плоскости 19 мм, наибольшая в латеральной части 26 мм (правая) и около 23 мм (левая). Разница в высоте обеих половинок обусловлена деформацией кости. Глубина вогнутости суставной поверхности около 7 мм. *Foramen vertebrale craniale* поперечноовальное (высота около 9 мм, поперечная ширина около 27 мм). Оба презигапофиза сохранились полностью. Их суставные фасетки поставлены дорсо-медиально под углом около 45°. Форма округлоовальная с большей медико-вентральной осью, равной около 20 мм, и поперечной 14,5 мм. Парапофизы у 1-го позвонка не сохранились, но имеются сочленовые ямки для ребер. Диапофизы лежат свободно, т. е. не доходят до подвздошной кости на 3 мм. У *Struthio transcaucasicus*, по-видимому, то же самое. У него сохранились оба диапофиза в виде плоской пластинки, отходящей от верхней части тела позвонка латерально (слегка назад и вверх), однако верхняя поверхность пластинки диапофиза немного наклонна вверх и вперед. Пластинка сверху слегка выпукла (спереди назад) и почти плоская снизу. Длина диапофиза около 61 мм, наименьшая ширина посередине (спереди назад) 22 мм, толщина в том же пункте (сверху вниз) 9 мм. На латеральном конце диапофиза утолщение 12,5 мм. У рецентного *Struthio* диапофизы 1-го позвонка округлоовального сечения с более короткой передне-задней осью. Так, у большего скелета *Struthio camelus* L. передне-задний диаметр диапофиза равен 14 мм, у меньшего скелета — 10 мм, верхне-нижний диаметр 11,8 и 13 мм. У большего скелета диапофиз поставлен несколько наклонно кранио-дорсально, т. е. в этом отношении он отчасти схож с диапофизом ископаемого *Struthio transcaucasicus*. Индекс отношения передне-заднего диаметра диапофиза 1-го позвонка к верхне-нижнему диаметру равен у ископаемого *S. transcaucasicus* 2,44, у большего скелета *S. camelus* — 11,1, у меньшего — 0,77. Таким образом, диапофиз 1-го позвонка у ископаемого *S. transcaucasicus* относительно наиболее уплощен и расширен спереди назад, у рецентных *S. camelus* он близок к округлому в поперечном сечении. *Processus spinosus* 1-го позвонка составляет с последующими остистыми отростками *crista spinosa*, но границы между ними явственно вид-

¹ Для сравнения нами использованы литературные данные и экспонаты — два таза (большой и маленький) современного *Struthio camelus* из коллекции музея МГУ.

ны вследствие утонченности костной перемычки между ними, а между 1 и 2-м отростками — из-за ряда вертикально расположенных отверстий диаметром в несколько миллиметров. Высота острого отростка 1-го позвонка над невральным каналом больше 106 мм (верхняя часть отростка обгрызена). Ширина (спереди назад) отростка по верхнему гребню 1 мм. Наибольшая толщина (поперечно) вершинного гребня острого отростка 18,5 мм, толщина отростка посередине его высоты 12 мм. Тело 1-го позвонка посередине нижней поверхности вогнуто продольно. Вогнутость продолжается кзади на телах 2, 3, 4-го позвонков, на 5-м она совсем мелкая и оканчивается на границе с 6-м позвонком. В передне-нижне-наружном углу передней поверхности тела 1-го позвонка (справа и слева) находится по треугольной площадке с шероховатой поверхностью, служащей для сочленения с рудиментарным ребром. Наибольшая поперечная ширина треугольника 21 мм, передне-задняя ширина 13 мм. Тела всех позвонков синсакрума срослись, и границы между ними могут быть установлены по отходящим латерально парапофизам и диапофизам и заметным расширениям нижней поверхности тела в области соединения с соседним позвонком. Наиболее сильно выражено такое расширение на границе между 1 и 2-м позвонками (ширина около 35 мм) по сравнению со срединным сужением нижней поверхности тела 1-го позвонка (28 мм) и аналогичным сужением 2-го позвонка (18 мм). Расширение нижней поверхности тел между 2 и 3-м позвонками равно 25 мм. Сужение тела 3-го позвонка 20 мм. Расширение внизу тела между 3 и 4-м позвонками равно около 25 мм. Дальше кзади границы между позвонками по нижней поверхности их тел не различаются.

Преацетабулярная часть *columnae vertebrales* таза *S. transcaucasicus* относительно более короткая, чем у сравниваемых с ним тазов *S. camelus*. Длина таза *S. transcaucasicus* (от переднего бокового края тела 1-го позвонка до передней боковой стенки ацетабулюма) равна 13 мм, большего таза *S. camelus* 133 мм, меньшего таза страуса 153,5 мм.

Позвонки 2-й. Сохранился только левый парапофиз. Правый был разрушен, по-видимому, еще до отложения в породе. Расположен парапофиз вентрально от диапофиза. Между ними находится отверстие с поперечным диаметром (медно-латерально) 18 мм, вертикальным 15 мм. Базальной частью парапофиз присоединяется к передне-нижнему участку тела позвонка, а своим верхне-медиальным концом подходит снизу к середине медиального основания диапофиза. Наружный конец парапофиза так же, как и диапофиза, прикрепляется к латеральной пластинке подвздошной кости. Длина парапофиза 2-го позвонка по переднему краю около 60 мм, ширина через медиальное основание 21 мм, наименьшая ширина посередине длины 9 мм, толщина (спереди назад) 6,5 мм. Пластинка парапофиза своей длинной осью направлена наружу,

слегка изгибается кверху и вперед. Вследствие этого передняя поверхность парапофиза слегка вогнута, задняя слегка выпукла. Диапофизы (оба) 2-го позвонка в общем сходны с диапофизами 1-го позвонка, но короче (длина около 37 мм), наименьшая ширина (спереди назад) 19 мм, ширина через медиальное основание около 29 мм. Направление пластинки диапофиза 2-го позвонка — наружу, слегка кверху, положение плоскости пластинки слегка наклонное вентро-краниально. У современного двупалого страуса (мат. МГУ) диапофизы относительно менее широкие (спереди назад) и в меньшей степени уплощенные. Так, у большего скелета ширина (наименьшая) 1,2 мм, у меньшего скелета 1 мм, верхняя толщина соответственно 7 и 8 мм.

Диапофизы 1-го позвонка, вследствие деформации таза описываемого ископаемого страуса, лежат на разном уровне по отношению к остистому отростку. Левый диапофиз поднимается кверху под углом около 30° (по отношению к горизонтальной плоскости таза), образуя с остистым отростком угол около 60°. Правый диапофиз, наоборот, лежит почти в горизонтальной плоскости таза, образуя с остистым отростком угол немного больше прямого. Оба диапофиза таза *Struthio wimani* Lowe одинаково приподнимаются кверху под углом около 45° (см. Лоу, 1931, табл. 1, рис. 1), приблизительно так же, как и у рецентного *S. camelus*. Таким образом, у ископаемого *S. transcausicus* диапофизы 2-го позвонка, по-видимому, должны были лежать несколько более полого, чем у современного *S. camelus*, но в какой степени из-за деформации таза установить невозможно. У 2-го позвонка синсакрума парапофизы образуют на латеральных концах изогнутый книзу отросток, опускающийся почти вертикально (слегка наружу). Такие латеральные окончания парапофизов 2-го позвонка таза *S. transcausicus* обломаны. У 3-го позвонка парапофизы не сохранились. Оба диапофиза представлены широкой пластинкой, полого приподымающейся и слабо наклонной кранио-вентрально. Длина — около 23 мм, ширина (спереди назад) около 25 мм. Он заметно более широк, но тоньше (сверху вниз), чем у современного страуса. Так, у таза большего страуса ширина диапофиза около 11,5 мм, толщина около 7 мм, у меньшего таза соответственно 10 и около 6 мм.

У 4-го позвонка сохранился левый парапофиз и оба диапофиза. Парапофиз направлен каудально-латерально и резко кверху, у современного *S. camelus* направленность кверху более слабая. Диапофизы направлены кранио-латерально.

У 5-го позвонка сохранились оба парапофиза. Диапофизы плохо видны в глубине полости таза. Парапофизы 5-го позвонка лежат заметно более дорсально по сравнению с диапофизами 6-го позвонка, составляя разницу в высоте в 7—8 мм, тогда как у современного *S. camelus* эта разница не больше 4—5 мм. Парапофизы и диапофизы у ископаемого *S. transcausicus* и современного *S. camelus* лежат впереди от переднего края ацетабулюма.

У 6-го позвонка оба парапофиза лежат на уровне переднего края ацетабулюм, так же, как и у современного страуса. Диапофизы плохо видны в глубине между отростками.

Ацетабулярная часть. Образована слиянием 7—10 позвонков, расположенных в области вертлужных впадин и непосредственно сзади от них. Нижние поверхности тел 7—10 позвонков вместе составляют более или менее плоскую площадку, удлинненную по продольной оси. Площадка слегка вогнута поперечно и чуть выпукла продольно. У обоих тазов современного *S. camelus* указанная площадка в большей степени поперечно вогнута и продольно выпукла, чем у ископаемого страуса из Квабеби. Общее очертание площадки у квабебского страуса кажется более близким к квадратному, чем у современного *S. camelus*. Длина площадки 7—10 позвонков у *S. transcausicus* равна 45 мм, у большего таза *S. camelus* 40 мм, у меньшего 36 мм. Наименьшая ширина площадки на уровне 7-го позвонка соответственно 31, 27,5, 29 мм. У 7-го позвонка оба парапофиза расположены относительно более вентрально, чем у 6-го позвонка. Разница в высоте между ними у ископаемого *S. transcausicus* равна 10 мм, у современного африканского страуса разница несколько меньше (у большего таза 8—10 мм, у меньшего — около 5 мм). Передний склон парапофизов 7-го позвонка у ископаемого квабебского страуса более крутой (угол до 80°) по сравнению с более пологими склонами у современного африканского страуса. Перелом от переднего склона парапофиза на его вентральную поверхность у квабебской формы резкий, крутой, а у современного *S. camelus* постепенный, пологий. Граница между парапофизами 7 и 8-го позвонков намечается по углублению, заполненному у *S. transcausicus* породой, на месте которой должно находиться межпозвоночное отверстие. У 8-го позвонка сохранились оба парапофиза, у 9-го — лишь правый, левый дефектный. Диапофизы 6, 7, 8, 9, 10-го позвонков у современного страуса хорошо видны через вертлужное отверстие. У *S. transcausicus* они не сохранились вследствие их тонкости или были повреждены при препаровке таза. У современного страуса указанные диапофизы стоят почти вертикально, сближаясь с остистыми отростками. Направлены они круто вверх, немного краниально. Интересно то, что диапофизы истинных крестцовых позвонков также поставлены круто вверх, но немного каудально. Диапофиз 6-го позвонка у рецентного *S. camelus* плохо виден через ацетабулярное отверстие, так как он лежит чуть впереди от переднего края этого отверстия. Он относительно утолщен и округлый в сечении. Диапофиз 7-го позвонка лежит в передней части ацетабулюм, относительно тонок (у большего таза толщина 5 мм, у меньшего таза 1,2 мм), у 8-го диапофиза — 4,5 мм (большой таз) и 2 мм (меньший таз). У 9-го позвонка диапофиз тонкий, высотой 9 мм (большой таз), у меньшего таза вообще отсутствует. У 10-го позвонка диапофизы утолщены. У 10-го позвонка современного *S. camelus* парапофизы ко-

роткие (длина 5—6 мм), окачиваются свободно, направлены кра-нио-латерально. У *S. transcausicus* парапофизы 10-го позвонка не сохранились.

Истинные крестцовые позвонки. У рода *Struthio* 11 и 12-й позвонки входят в состав «истинных крестцовых позвонков». По внешнему виду на них весьма похожи и последующие два позвонка (13 и 14-й по счету). У них имеются парапофизы и диапофизы, тогда как у лежащих еще более кзади (15-й и т. д.) есть только по паре диапофизов. У всех четырех позвонков диапофизы направлены круто вверх и немного назад. Парапофизы более или менее перпендикулярны позвоночному столбу. Интересно то, что у более задних хвостовых позвонков (3, 4-го и т. д.) диапофизы поставлены круто вверх и немного назад, т. е. так же, как и у истинных сакральных позвонков и двух следующих за ними задних. Парапофизы на хвостовых позвонках (3, 4-м и далее назад) отсутствуют. У квабейского страуса, в отличие от современной формы из МГУ (два сравниваемых таза), имеются лишь три позвонка с парапофизами, направленными вверх и немного вперед. Глубже них лежат диапофизы, направленные вверх и немного назад, так же, как и у 4-го позвонка. У двух сравниваемых тазов *S. camelus* и таза *S. transcausicus* первые три позвонка имеют более или менее сближенные парапофизы, расположенные на общем костном основании, тогда как отростки 4-го позвонка более отдалены и более обособлены от соответствующих отростков трех предыдущих позвонков. Таким образом, в рассматриваемом отделе позвоночного столба синсакрума мы различаем два несомненных истинных сакральных позвонка и два более аборальных позвонка, по внешности в общем сходных с истинными сакральными позвонками, но по общепринятой схеме уже относящихся к хвостовым (1 и 2-му) позвонкам. Данный интересный вопрос морфологии требует отдельного рассмотрения и изучения на большой серии тазов современных и ископаемых страусов рода *Struthio*. В хвостовом отделе позвоночного столба у квабейского страуса сохранились, таким образом, два позвонка и самый передний участок тела 3-го. В описании таза *Struthio brachydactylus* (Бурчак-Абрамович, 1953, стр. 48) нами, исходя из внешнего морфологического сходства, отнесены к крестцовым позвонкам (*vertebrae sacrales*) три позвонка, полностью слившихся своими телами и имеющих диапофизы и парапофизы. По сути дела, здесь объединены по общепринятому разделению синсакрума два *vertebrae sacrales verae* и первый сакрально-хвостовой позвонки. На таком же основании можно было бы в ряде случаев и у тазов современных *S. camelus* объединить с двумя *vertebrae sacrales verae* первый, а то и первый, и второй сакрально-хвостовые позвонки вместе, настолько они по внешнему виду бывают похожи.

Лобковая кость (os pubis). От обеих лобковых костей остались лишь базальные части. *Proc. pectineales* вообще не сохранились.

Правый for. obturatum имеет продольный диаметр 43 мм, вертикальный 27 мм.

Седдалищная кость (os ischii). Сохранились базальные части обеих костей.

Подвздошная кость (os ilium). Обе подвздошные кости дефектны в передней и задней частях. Pars glutea сохранилась полнее, чем pars genalis. Спереди она обломана у левой кромки наискось от латерального края диапофиза 1-го позвонка до заднего угла вершины остистого отростка 2-го позвонка, у правой в несколько меньшей степени. Глютеальная часть вогнута аналогично тому, как и у современного двупалого страуса, с наибольшей степенью вогнутости на уровне вертлужной впадины. Margo inferior справа сохранился почти полностью, слева разрушен в передней части. Лоу (1931) упоминает о том, что у описываемого им таза *S. wimani* впереди от пункта соединения поперечного отростка 2-го пояснично-крестцового позвонка вдоль вентрального края преацетабулярной части подвздошной кости проходит вперед и вверх узкая борозда, имеющаяся также и у тазов современного *S. camelus*. У *S. transcaucasicus* борозды нет и, по-видимому, не было.

Одно из характерных отличий таза *S. wimani* от таза рецентного *S. camelus* Лоу усматривает в значительно большей высоте остистого отростка 1-го позвонка — 136 мм, тогда как у скелета *S. camelus* (juv.) из Гамбии (Брит. музей, № 356 В) — 122 мм. Зато ширина таза на уровне 1-го позвонка у обоих видов близка (82 мм — у *S. wimani*, 78 — у *S. camelus*). Однако, как дальше отмечает Лоу, разница в промерах таза *S. wimani* и указанного *S. camelus* из Гамбии иногда даже меньше, чем у некоторых скелетов *S. camelus* между собой. Затем Лоу отмечает бросающуюся в глаза более значительную разницу между высотой преацетабулярной части ossis ilii и шириной таза на том же уровне у *S. wimani* по сравнению с рецентным *S. camelus*. В промерах Лоу эти различия не показывает. В связи с изложенным интересно сопоставить указанные промеры преацетабулярной части таза *S. transcaucasicus* с тазом *S. wimani* и рецентного *S. camelus*. Если считать, что таз *S. transcaucasicus* в своей передней части недефектный, то тогда высота его остистого отростка у 1-го позвонка, равная 106 мм, будет заметно меньше, чем у *S. wimani*, тогда как промер ширины таза через нижние края обеих подвздошных костей на уровне 1-го позвонка у квабейского страуса значительно больше, чему у *S. wimani* и *S. camelus* (табл. 2). Из таблицы видно, что индексы отношения наибольшей ширины преацетабулярной части таза к высоте proc. spinosus 1-го позвонка у них разные: у *S. transcaucasicus* — 84, у *S. wimani* — 60,7, у *S. camelus* (Lowe, 1931) — 63,8. Указанный индекс у нашей формы из-за возможной некоторой степени деформации таза не претендует на точность. Однако если бы была доказана некоторая степень деформации таза *S. transcaucasicus*, то, судя по конфигурации, у нормального

таза этот индекс был бы еще большим. Впрочем, о некоторой деформации таза *S. wimani* пишет Лоу, отмечая, что у него правая часть немного сдавлена в направлении книзу и вперед. У тазов рецентных *S. camelus* и у *S. wimani* на наружной поверхности *pars glutaea* подвздошной кости проходит сверху вниз мускулистый гребешок. Начинается он вверху от *crista iliaca*, спускаясь вниз к верхне-переднему углу вертлужной впадины, затем переходит на преацетабулярный отросток и сливается с передним краем ацетабулюма. Указанный мускулистый гребешок каждой половинки таза слегка выпуклый назад. У таза *S. transcausicus* указанный гребешок не выражен, что, по-видимому, связано с какой-то степенью поврежденности наружной поверхности глутеальной части таза (только на левой половинке таза весьма слабо намечается срединная часть этого гребешка). У страусов рода *Struthio* *m. ambiens* прикрепляется к изолированному бугорку на наружной поверхности преацетабулярной части *ossis ilii*, лежащему впереди от *procc. rectinealis*. У таза *S. wimani* данный участок поверхности подвздошной кости не сохранился, но Лоу (1931), исходя из идентичности строения таза *S. wimani* и *S. camelus*, считает наличие этого бугорка у таза *S. wimani* несомненным и отсюда делает вывод о принадлежности последнего к двупальным страусам. У таза *S. transcausicus* указанный бугор для *m. ambiens* резкий, выражен хорошо, расположен вблизи нижнего края наружной поверхности *pars glutaea* на уровне между парапофизами 2 и 3-го позвонков синсакрума. На левой половине таза бугор более сильный и рельефный. Высота бугра около 37 мм, продольная ширина около 27 мм. У большего таза *S. camelus* (колл. МГУ) соответственно 32 и 18 мм. Срединный гребень между двумя пластинками подвздошных костей у *S. transcausicus* мощный и толстый (поперечно) по сравнению с тазами рецентных *S. camelus*. Передняя часть *pars glutaea* обеих подвздошных костей у *S. transcausicus* дефектная и поэтому не сравнима с тем же участком таза современного *S. camelus*. В сохранившейся части срединный гребень таза *S. transcausicus* на уровне переднего края остистого отростка 2-го позвонка значительно толще (шире), чем у рецентного *S. camelus*. У него ширина равна 29 мм, тогда как у обоих тазов *S. camelus* равна 5 и 13 мм. Наименьшая поперечная ширина срединного гребня (*crista iliaca anterior*) приблизительно на середине всей длины его равна у *S. transcausicus* 14—15 мм, у *S. camelus* соответственно 8 и 10 мм. У таза *S. transcausicus* *crista iliaca anterior* кзади опускается на *pars dorsalis renalis* по пологому склону гребня длиной до 25 мм. Высота указанного гребня над уровнем *pars dorsalis renalis* около 20 мм. У одного из тазов (меньшего) *S. camelus* уклон гребня менее значительный (высота около 9 мм) при длине склона гребня около 40 мм. У большего таза *S. camelus* склон гребня вообще не выражен. В обоих случаях между *linea iliodorsalis* и *crista iliaca anterior* с каждой стороны таза

находится продольная щель. У таза *S. transcaucasicus* щели уже нет, и на ее месте образовался сплошной костный мостик — возрастной признак. Гребень, идущий по границе задней части *agea dorsalis partes renalis*, у *S. transcaucasicus* нечеткий, тупой, с закругленными краями. У обоих тазов *S. camelus* *crista transversa* четкая, с приостренными краями, образующими узенький карнизик. Нечеткость гребня у *S. transcaucasicus*, по-видимому, в некоторой степени обусловлена дефектностью поверхности таза. *Proc. ilio-lateralis* у таза *S. transcaucasicus*, подобно гребню (см. выше), также нечеткий со сглаженными краями (результат дефектности). По-видимому, его нижний угол был более округленный и более широкий (спереди назад), чем у обоих сравниваемых тазов *S. camelus*. Гребень *cr. transverso* у обоих тазов *S. camelus* слегка вогнут, у таза *S. transcaucasicus*, наоборот, слегка выпуклый.

Антитрохантер (*antitrochanter*). У *S. wimani* (Lowe, 1931) оба антитрохантера расположены на разном высотном уровне. Правый антитрохантер вместе с правым супратрохантером лежат более или менее нормально, разве лишь немного более приподнято вверх и внутрь, что более ясно заметно у супратрохантера. Те же отростки левой половины таза расположены ненормально — они значительно сдвинуты вниз и наружу и слегка вперед. У таза *S. transcaucasicus* также наблюдается некоторая степень аномалии в расположении обоих антитрохантеров и супратрохантеров, несомненно, обусловленная явлением деформации от сдавливания. У него правые отростки заметно сдвинуты вниз и назад по сравнению с левыми отростками. С этим же явлением связан общий заметный наклон всей *agea dorsalis partes renalis* в правую сторону. У таза *S. brachydactylus* асимметрия в области обоих антитрохантеров не выражена. У *S. transcaucasicus* антитрохантер значительно более мощный, чем у обоих тазов (*S. camelus* из коллекции МГУ). Антитрохантер отстоит от вершины *proc. ilio-lateralis* больше, чем у обоих тазов *S. camelus*. Склон между указанными пунктами у таза *S. transcaucasicus* лежит круто вниз и наружу, тогда как у обоих сравниваемых тазов *S. camelus* этот склон в верхней половине направляется круто вниз, слегка латерально, затем переходит резко в почти горизонтальную площадку. У *S. transcaucasicus* описываемый склон, наоборот, не имеет резкого перегиба. Взаимное расположение на поверхности таза супратрохантера (*supratrochanter*, *proc. ilio-lateralis*) и антитрохантера (*antitrochanter*) у *S. transcaucasicus* такое, как у представителей рода *Struthio*, т. е. у них антитрохантер лежит несколько впереди от супратрохантера. Это же отмечает Лоу (1931, стр. 14) и для таза *S. wimani*. У других бескилевых птиц — *Rhea*, *Dromaeus*, *Casuaris*, — наоборот, супратрохантер немного выдвинут вперед от антитрохантера. Самая верхняя точка гребня антитрохантера у *S. transcaucasicus* лежит на 3—5 мм ниже уровня верхнего края ацетабулюма. У большого таза *S. camelus* верхняя точка антитрохантера приблизительно на уровне верх-

него края ацетабулюм, у меньшего таза той же коллекции на 2—3 мм выше верхнего края ацетабулюм. Таким образом, у таза *S. transcaucasicus* верхняя точка антитрохантера находится на более низком уровне, чем у *S. camelus*. Ширина (высота) spatium intervertebrale казди от антитрохантера между 3 и 4-м позвонками у таза *S. transcaucasicus* относительно больше, чем у *S. camelus*, что хорошо передает индекс отношения этой величины к высоте area lateralis partis renalis (табл. 2). У *S. transcaucasicus* этот индекс равен 71,2, у таза (большого) *S. camelus* 56,7, у меньшего таза той же коллекции 62,7. Задний склон антитрохантера у таза *S. transcaucasicus* наклонен к area lateralis partis renalis под относительно меньшим углом, чем у современного *S. camelus*. У *S. transcaucasicus* угол наклона 40°, у большого таза *S. camelus* угол до 60—70°, у меньшего таза около 90°. Задний край задней стенки ацетабулюм у таза *S. transcaucasicus* образует с нижним краем area lateralis partis renalis прямой угол, у таза современного *S. camelus* более круто опускается назад к антитрохантеру. У таза *S. transcaucasicus* антитрохантер относительно короче, чем у современного *S. camelus*. Так, длина его по передней стенке у таза *S. transcaucasicus* равна 56 мм (правого), у большого таза *S. camelus* 61 мм, у меньшего таза 54 мм. Ширина антитрохантера (сверху-вниз) по вершинному гребню у таза *S. transcaucasicus* около 45 мм, у большого таза *S. camelus* 47 мм, у меньшего таза 41 мм. Area lateralis partis renalis у *S. transcaucasicus* относительно узкая (низкая) — 66 мм, у большого таза *S. camelus* 68 мм, у меньшего таза около 51 мм. По общей форме антитрохантер таза *S. transcaucasicus* кажется значительно более мощным, чем у двух сравниваемых с ним тазов *S. camelus*. Особенно сильно утолщен антитрохантер *S. transcaucasicus* в поперечном направлении (медио-латерально); у *S. camelus* (оба таза) вершина антитрохантера образует гребень, идущий дорсо-краниально. Поперечная толщина этого гребня около 10 мм в верхней половине и около 20 мм в нижней. У *S. transcaucasicus* такого гребня нет и вершина антитрохантера представлена округлой, грубобугорчатой возвышенностью. Вогнутость наружной стенки антитрохантера у обоих сравниваемых тазов *S. camelus* резкая, с четкими боковыми (верхним и нижним) краевыми ребрами. У таза *S. transcaucasicus* вогнутость наружной стенки антитрохантера слабая, без краевых ребер.

Вертлужная впадина (acetabulum). У таза *S. transcaucasicus* обе вертлужные впадины, несмотря на некоторую степень деформации таза, имеют одинаковую форму, т. е. немного вытянуты по продольной оси в форме груши с заметным сужением в передней части. Нижнее внутреннее дно впадины лежит приблизительно на одном уровне с нижней поверхностью прилегающих к вертлужной впадине тел позвонков. По данным Лоу (1931, стр. 12), лобковый отросток (peduncle pubic) у таза *S. wimani* подставлен под значи-

тельным углом к оси синсакрума, тогда как у таза современного *S. camelus* он образует угол, близкий к прямому. У таза *S. transcaucasicus* данный угол, возможно, достигал до 45° . У таза *S. transcaucasicus* вертлужная впадина по длинной оси лежит более полого, чем у обоих тазов *S. camelus*. Так, длинная ось вертлужной впадины у таза *S. transcaucasicus* образует с линией нижней поверхности позвоночного столба (участка синсакрума кпереди от вертлужной впадины) угол у правой около 168° , у левой около 161° . У таза *S. camelus* (большого) 154° , у меньшего таза 150° . Угол вершиной обращен вперед. Измерения углов были выполнены небольшим гониометром, поэтому промеры, может быть, не вполне точны, но они все же передают общее положение правильно, свидетельствуя о более пологом положении длинной оси ацетабулюма у *S. transcaucasicus*, чем у рецентного *S. camelus*. С углом наклона ацетабулюм и отношением его длинной оси к анти-трохантеру связаны особенности прикрепления и деятельности бегающих мускулов, что создает при большем наклоне длинной оси ацетабулюма больший размах задних конечностей и, следовательно, лучшую способность к беганию. Данный интересный вопрос механизма движения нижней конечности двупалого страуса требует специального рассмотрения.

Вогнутость наружной поверхности базальной части *os pubis*, выходящая на передне-нижнюю выемку вертлужной впадины, у таза *S. transcaucasicus* значительно более резкая и четкая, чем у обоих тазов *S. camelus*. У таза *S. transcaucasicus* описываемая вогнутость сверху и снизу ограничена тупыми ребрами краев кости, у тазов обоих *S. camelus* ребер нет и здесь слабая вогнутость лобковой кости постепенно переходит в выпуклость.

Передне-нижняя выемка ацетабулюма у таза *S. transcaucasicus* относительно узкая, глубокая (ширина спереди назад 12 мм). Такая же приблизительно она и у меньшего таза *S. camelus*, у большего таза *S. camelus* выемка более широкая (около 17 мм), более мелкая и с пологими склонами. Задняя стенка вертлужной впадины у *S. transcaucasicus* поставлена по отношению к *columna vertebralis* более полого, чем у двух сравниваемых тазов *S. camelus*, т. е. у *S. transcaucasicus* задняя стенка в большей степени наклонена назад и вверх, образуя с верхней поверхностью *columna vertebralis* угол около 50° (вершина угла вперед), у обоих сравниваемых тазов *S. camelus* угол $70-80^\circ$. У таза *S. transcaucasicus* вертлужная впадина относительно более вытянута по длинной оси, в большей степени овальная, чем у таза *S. camelus*. Так, у *S. transcaucasicus* длинная ось ацетабулюм равна 81 мм (левая), короткая ось — 58,5 мм, индекс отношения короткой оси к длинной равен 72,2. У большего таза *S. camelus* соответственно — 71, 63 мм, индекс 90. У меньшего таза *S. camelus* 61, 56 мм, индекс 92. Кольцо *facies articularis* вертлужной впадины у *S. wimani* прерывается узкой бороздой в передне-нижней части. Наименьшая ширина бо-

розды около 4 мм. Борозда выходит непосредственно на широкое понижение латеральной поверхности основания лобковой кости. Наибольшая ширина кольца f. articularis у *S. transcaucasicus* в передне-заднем секторе около 37 мм, в задне-нижнем около 31 мм, наименьшая сзади около 17 мм. Кольцо facies articularis вогнуто по его ширине. Наибольшая степень вогнутости его вверху и внизу; сзади поверхность плоская. У таза *S. wimani* (Lowe, 1931) левый ацетабулюм расположен на несколько более низком уровне, чем правый ацетабулюм. В связи с этим левые лобковая и седалищная кости также опущены немного более книзу по сравнению с правыми этими же костями, а присоединение их к вентральной поверхности позвоночного столба происходит под разными углами (большим у правых, являющимся нормальным положением). У таза *S. transcaucasicus* положение обеих вертлужных впадин нормальное.

Постацетабулярная часть подвздошных костей (pars postacetabularis). Постацетабулярная часть таза у *S. transcaucasicus* характеризуется своей незначительной высотой (табл. 1, пром. 8), что не может быть объяснено явлениями деформации, так как никаких следов изменений от сжатия или сдавливания на area lateralis partis renalis не выражено. Лоу, описывая таз *S. wimani*, отмечает особенно значительную высоту его постацетабулярной части таза, равную 73 мм (Лоу, 1931). У таза ископаемого страуса *S. karatheodoris* эта же высота равна 72 мм, у скелетов *S. camelus*, по данным Лоу, колеблется в пределах 48—59 (шесть скелетов), и только у одного скелета *S. camelus* из Нигерии высота оказалась равной 70 мм, чем как бы заполнился пробел между тазами двух ископаемых видов страусов и современными. У ископаемого *S. brachydactylus* высота равна 64 мм, т. е. немного ближе к обоим видам ископаемых страусов. Таким образом, высота постацетабулярной части подвздошных костей таза *S. transcaucasicus*, учитывая его общие большие размеры, относительно меньше, чем у всех известных нам современных и ископаемых страусов рода *Struthio*. Эта особенность лучше всего может быть представлена индексом отношения указанной высоты к другим участкам таза (табл. 2). Так, например, индекс 1 : 2 — отношение наибольшей высоты pars renalis к ширине таза между обоими антитрохантерами (табл. 2, пром. 2) у *S. transcaucasicus* равен 29,2, у *S. wimani* — 34,5, у современных *S. camelus* равен 34,2—35,1. Также показательны и другие индексы (табл. 2). Все они имеют наименьшую величину у *Struthio transcaucasicus*.

У таза *S. transcaucasicus* обе area dorsalis partis renalis, как это мы уже отметили раньше, образуют сплошную костную поверхность, на которой уже отсутствуют границы с synsacrum. Такое же состояние отмечает Лоу (1931) и для таза *S. wimani* и *S. karatheodoris* в противоположность всем рассмотренным им тазам современных *S. camelus* (колл. Британского музея), у которых обе

area dorsalis оставались разделенными по средней сагиттальной линии гребнем из слившихся остистых отростков, при этом между area dorsalis каждой половины таза и остистым гребнем synsacrum находится продольная щель. Аналогичная щель у обеих половин постацетабулярной части таза наблюдается и у ископаемого *S. brachydactylus*, у которого еще сохраняются следы не вполне взрослого состояния (Бурчак-Абрамович, 1953). Следует думать, что полное срастание обеих area dorsalis в одно образование свойственно только взрослым, скорее даже старым особям, тогда как указанные продольные щели являются признаком более молодого возраста. Лоу (1931) считает, что это сращение носит возрастной характер и свойственно старым птицам. *Crista iliaca anterior* у таза *S. transcausicus* образует с поверхностью area dorsalis partis renalis тупой угол около $135-140^\circ$. У *S. camelus* этот угол близок к 180° (около 160° у большего таза *S. camelus* и около 175° у меньшего таза *S. camelus*). Другими словами, между *crista iliaca anterior* area dorsalis partis renalis у *S. camelus* угол перелома указанных величин значительный и они приближаются к расположению в одной плоскости, тогда как у таза *S. transcausicus* угол перелома меньше, вследствие чего плоскости указанных обеих величин поставлены друг к другу под крутым углом.

Скорлупа яиц. Впервые скорлупа яиц ископаемого страуса (*Struthio* sp.), в настоящей работе отнесенная нами к описываемому виду *Struthio transcausicus*, была собрана в большом количестве в 1952 г. в Западном Азербайджане во время палеонтологической экспедиции Естественно-исторического музея АН Азерб. ССР. В последующие годы такая же скорлупа была найдена в Боздагах на правом берегу р. Куры к западу от г. Мингечаура. Скорлупа встречается местами обильно в осынях по склону Боздагов и в коренном залегании в рыхлых песчаниках и супесях континентальных нижеапшеронских и, по-видимому, акчагыльских отложений. Обломки скорлупы обычно небольших размеров (не больше 3—5—8 мм), чаще мелкие, чем более крупные, с окатанными или угловатыми поверхностями переломов, но обычно старыми, что говорит о разрушении целого яйца еще до захоронения. Целых яиц пока не найдено, но такие находки не исключены. Судя по толщине, скорлупа принадлежит весьма крупному ископаемому страусу. Толщина скорлупы колеблется (Бурчак-Абрамович, 1952, 1953) в среднем от 2,9 до 3,3 мм, одиночно — немного тоньше (2,46—2,90 мм). Таким образом, по толщине скорлупы *Struthio transcausicus* принадлежит к одному из наиболее крупных видов ископаемых страусов рода *Struthio*. Скорлупа их яиц (*S. transcausicus*) превосходит скорлупу яиц других ископаемых страусов. У *Struthio* sp. из Хаджи-Абдул в Молдавии толщина 2,6—3,6 мм (Бурчак-Абрамович, Конькова, 1967), *Struthio* sp. из бассейна р. Или в Казахстане — 2,8—3,5 мм. *Struthio chersonensis* из сел. Семеновки Куйбышевской обл. — 3,4—3,5 мм.

Общие замечания. Находки ископаемых страусов на Кавказе немногочисленны, но известны в Закавказье, на Северном Кавказе, а также на прилегающих к Кавказу территориях. Наиболее давняя находка ископаемого страуса (*Struthio* sp.) относится еще к 1908 г. Здесь, в районе оз. Урмии и г. Мараги (Северный Иран), был констатирован крупный ископаемый страус (*Struthio* sp.) в составе нижнеплиоценовой гиппарионовой фауны. Описан Меккенемом (Mesquienet, 1908, 1924—1925) по единственному фрагменту 1-й фаланги 3-го пальца. Кость хранится в Париже. В. И. Громов (1937, 1948) упоминает о находке тибиотарзальной кости *Struthio* sp. в составе так называемой псекупской фауны верхов плиоцена на р. Псекупсе, у хутора Левченко к югу от г. Краснодара. Находка осталась неописанной и в военное время была утеряна.

Н. И. Бурчак-Абрамович (1952) описывает скорлупу яиц весьма крупного ископаемого страуса (*Struthio* sp.) из континентальных нижнеапшеронских или акчагыльских отложений Западного Азербайджана (южная часть хребта Палац-Тюкан). В последующие годы такая же скорлупа была найдена в большом количестве в рыхлых песчаниках и песках Боздагов к западу от г. Мингечаура. В настоящей работе скорлупа яиц ископаемых страусов из верхнеплиоценовых отложений Западного Азербайджана отнесена к описываемому новому виду ископаемого страуса (*Struthio transcasicus* Bur. et Vek.). Основанием для этого является одинаковый или очень близкий геологический возраст, непосредственная территориальная близость мест находки таза (голотип описания) и скорлупы яиц (около 50—70 км), что для такой бегающей птицы, как страус, является обычным районом кочевков. Крупные размеры описываемого таза и толщина скорлупы яиц также вполне соответствуют друг другу. Скорлупа яиц страуса из Западного Азербайджана хранится в Баку (Естественноисторический музей АН Азерб. ССР), в Тбилиси (Институт палеобиологии АН ГССР) и в Кировабаде (Краеведческий музей).

В 1958 г. Д. В. Гаджиев описывает в составе верхнесарматской гиппарионовой фауны Эльдара единственный фрагмент скорлупы яйца относительно мелкого ископаемого страуса (*Struthio* sp.).

В. С. Янькова (1958) описывает тибиотарзальную кость *Struthio* sp., найденную ею в песчаном карьере окрестностей сел. Ливенцовки возле Ростова-на-Дону вместе с множеством костей ископаемых млекопитающих. Фауна ливенцовских песчаных карьеров относится к «псекупскому комплексу», датируемому верхами плиоцена и, по-видимому, одновозрастному или близкому к аналогичной фауне с р. Псекупс, откуда также был указан ископаемый страус (Громов, 1937, 1948). Кость страуса хранится в Краеведческом музее Ростова-на-Дону.

Наконец, наиболее новая находка — таз крупного ископаемого страуса из акчагыльских отложений местности Квабеби в Кахе-

тии — описывается в настоящей работе. Данная находка таза ископаемого страуса для Грузии вообще является первым доказательством существования в прошлом на территории Грузии страусов, а для всего Закавказья первой находкой его костных остатков, так как до сих пор там были известны только скорлупы страусиных яиц (Западный Азербайджан).

Вообще было известно пять находок тазов или их фрагментов ископаемых страусов рода *Struthio*. Описываемый таз *S. transcaucasicus* является шестым. Впервые таз ископаемого страуса *Struthio kartheodoris* F. Major описан с о-ва Самос в 1894 г. (Martin Rudolf, 1894, стр. 201—208). Происходит он из того же местонахождения, откуда был описан голотип вида (femur). В значительной степени дефектный таз хранится в музее Венского университета. Таз второй находки принадлежит *Struthio wimani* Lowe (1931). Происходит он из Шанси в КНР. По данному тазу в 1931 г. был описан новый вид ископаемого страуса (Лоу, 1931). Таз хранится в музее г. Упсалы в Швеции. Третий весьма крупный таз *Struthio oldawayi* Lowe (1933) был найден в раннеплейстоценовых отложениях Танганьики в Центральной Африке в местности Oldaway. Четвертый таз (голотип) *Struthio brachydactylus* Bur. (1953) принадлежит меотической гиппарионовой фауне сел. Гребеники Одесской обл. на юге Украины. Это был относительно некрупный страус. Сохранность таза лучше предыдущих. Таз хранился в Геологическом музее АН УССР в Киеве, но, по-видимому, погиб в военные годы. Пятая находка *Struthio* sp. происходит из карстовых пещер (так называемых одесских катакомб) Одессы. Описан фрагмент передней части 1-го позвонка синсакрума (Бурчак-Абрамович, 1953).

Закавказский ископаемый страус (*S. transcaucasicus*), существовавший в верхнем плиоцене в Восточной Грузии и Западном Азербайджане, — хорошо выраженный самостоятельный вид, который нет основания отождествлять с другими ранее описанными видами страусов. Территориально ближе всего к нему *Struthio* sp. из Северного Ирана (марагинский страус, описанный Меккененом, 1908, 1924—1925). Однако значительная разница в геологическом возрасте (марагинский — нижнеплиоценовый) не позволяет их отождествлять, да и остатки марагинского страуса слишком фрагментарны (только один фрагмент фаланги пальца ноги). Марагинского страуса скорее всего можно объединить с одновозрастным с ним нижнеплиоценовым *S. kartheodoris* с о-ва Самос, так как и территориально они не так уже значительно удалены друг от друга. Еще меньше оснований для отождествления закавказского ископаемого страуса с южноукраинскими и молдавскими верхне-сарматскими, меотическими и нижнеплиоценовыми страусами: мелким *S. brachydactylus*, крупными *Palaeostruthio sternatus* Bur., *Struthio novorossicus* Alex., *Struthio* sp. из с. Новой Эметовки возле Одессы и всеми другими находками указанного возраста. К како-

му-то другому, по-видимому, новому виду принадлежит относительно мелкий верхнесарматский *Struthio* sp. из Эльдара, пока известный только по единственному фрагменту скорлупы яйца. Близки по геологическому возрасту (немного более поздние) *Struthio* sp. с р. Псекупс (Громов, 1937, 1948) и Ливенцовского песчаного карьера (Янькова, 1958) из самых верхов плиоцена. Оба пункта находок (Северный Кавказ и Центральное Закавказье) отстоят далеко друг от друга, их разделяют такой непроходимый для страусов барьер, как Главный Кавказский хребет, который тогда уже существовал, и относительно небольшие различия в геологическом возрасте; все это говорит в пользу того, что это были, скорее всего, разные виды страусов — северокавказские, тяготеющие к южноукраинским страусам, и закавказский, принадлежащий к переднеазиатской группе страусов.

Среднеплиоценовый ископаемый страус (*Struthio* sp.) из одесских карстовых пещер является крупным страусом, может быть, не уступающим по размерам закавказскому страусу из Квабеби, но они слишком удалены пространственно и существенно разнятся по геологическому возрасту: средний плиоцен (Одесса) и верхи плиоцена (Квабеби), в связи с чем их объединение в один вид было бы необоснованным. Одесский ископаемый страус, скорее всего, окажется каким-то новым видом ископаемых страусов.

Struthio chersonensis (Brandt), или *Struthiolithus chersonensis* Brandt, описан в 1873 г. по целому яйцу, не имеющему точной геологической датировки, но, по-видимому, происходившему из верхов плиоцена или низов плейстоцена. Исходя из возможного геологического возраста, яйцо струтиолитуса следует сопоставить со страусом с р. Псекупс и песчаных карьеров Ливенцовки, которые тождественны или близки по возрасту и отстоят друг от друга не так уж далеко (Херсонщина на юге Украины — Северный Кавказ). Во всяком случае *Struthio chersonensis* (Brandt) нельзя отождествлять ни со среднеплиоценовым *Struthio* sp. из Одессы, ни с *S. transcaucasicus* из Закавказья (акчагыл). Для уточнения систематического положения, установления новых видов и слияния старых, при изучении ископаемых страусов Кавказа, Передней Азии и юга Украины, будет иметь большое значение детальное изучение (макроскопическое, и особенно микроскопическое) скорлупы яиц, находки которой встречаются чаще, чем костей страусов. Уже накопилось много скорлупы яиц *Struthio transcaucasicus*, *Struthio* sp. из одесских пещер, *Struthio* sp. из Новой Эметовки и многих пунктов юга Украины, а также из Казахстана и др. Бродкорб (Brodkorb, 1963) в своем «Каталоге ископаемых птиц» признает шесть видов ископаемых страусов: нижнеплиоценовый *asiaticus* Milne-Edwards, нижнеплиоценовый *chersonensis* (Brandt), нижнеплиоценовый *wimani* Lowe, нижнеплейстоценовый *S. pannonicus* Kretzoi, нижнеплейстоценовый *S. oldaway* Lowe, верхнеплейстоценовый *S. anderssoni* Lowe. Под названием *S. chersonensis*

(Brandt) Бродкорб объединяет два рода — *Struthiolithus* и *Palaeostruthio*, пять видов — *Struthiolithus chersonensis* Brandt, *Struthio karatheodoris* F. Major, *S. novorossicus* Alex., *S. brachydactylus* Burchak-Abramovich, *Palaeostruthio sternatus* Burchak-Abramovich. Мы не можем согласиться с систематическими выводами Бродкорба в отношении объединения всех ископаемых страусов юга Украины, Греции, о-ва Самос, Передней Азии, Египта и Казахстана в один вид *Struthio chersonensis* (Brandt). Это невозможно в связи с огромной территорией, охватывающей все находки остатков страусов, различиями в анатомическом строении, величиной и большой амплитудой геологического возраста отдельных находок: от верхнего сармата, даже среднего сармата (Молдавия), до низов плейстоцена. Бродкорб (1963), по-видимому, был введен в заблуждение незнанием геологического возраста отдельных находок ископаемых страусов, так как всех их он относит к нижнему плиоцену (паннону) и в связи с этим в сноске на стр. 197 делает замечание: «Более чем один вид страуса, существующий в раннем плиоцене, не может быть обоснован».

Таблица 1
Промеры таза (в мм)

№	Промеры	<i>S. transcaucasicus</i>	<i>S. wimani</i> (Lowe, 1931)	<i>S. brachydactylus</i>	<i>S. karatheidoris</i>	<i>S. camelus</i> (Lowe, 1931)	<i>S. camelus</i> ЗИН, Киев
1	Продольный диаметр ацетабулюма	ок. 70	65	54	62	52—63	55
2	Вертикальный диаметр его же	ок. 64	60; 63	53	—	51—61	46,5
3	Длина прос. spinosus 1-го позвонка (от основания до соединения с os ilium)	ок. 116	114	—	—	97	—
4	Длина прос. spinosus 1-го позвонка (от основания до вершины невраль-ного гребня)	ок. 138	ок. 136	—	—	122	88
5	Наибольшая ширина преацетабулярной части таза на уровне 1-го позвонка	ок. 116	82	—	—	78	94,5
6	Расстояние от вентральной поверхности тела 2-го позвонка до невро-спинального или подвздошного гребня	ок. 154	164	—	—	121—157	—
7	Глубина os ilium (расстояние от вершины сг. spinosa до центра верх-него края ацетабулюма)	108	110	78	—	75—107	—
8	Глубина (высота) ацетабулярной пластинки os ilium (от латерально-го края area dorsalis до нижнего края pars renalis)	ок. 58	73	64	72	48—70	—

Таблица 1 (окончание)

№	Промеры	<i>S. transcaucasicus</i>	<i>S. wimani</i> (Lowe, 1931)	<i>S. brachydactylus</i>	<i>S. karatheidoris</i>	<i>S. camelus</i> (Lowe, 1931)	<i>S. camelus</i> ЗИИ, Киев
9	Ширина таза через супратрохантер	146	175	107	130	103—140	115
10	Расстояние супратрохантер — crista neurospinalis каждой половины таза	ок. 80	74	—	65	55—79	—
11	Ширина таза через антитрохантер	ок. 198	ок. 200	—	—	148—199	173
12	Ширина таза (os ilium) на уровне pr. transversi 2-го позвонка	ок. 105	80	—	—	52—74	ок. 157
13	Ширина таза через основание антитрохантера	65	54	—	—	36—48	—
14	Длина columna vertebralis от переднего края тела 1-го позвонка до тела 1-го хвостового	ок. 205	—	—	—	—	—
15	Вентральная длина 2 vert. sacrales verae (по сагиттальной линии)	ок. 52	—	—	—	—	—
16	Наименьшая ширина таза между обоими ацетабулюмами	89	—	—	—	—	—
17	Ширина таза между дорсальными краями ацетабулюма	ок. 118	—	92	—	—	—
18	Наибольшая высота таза в преацетабулярной части	165	—	—	—	—	—

Таблица 2

Промеры (в мм) и индексы таза

№	Промеры	<i>S. transcaucasicus</i>	<i>S. wimani</i> (Lowe, 1931)	<i>S. brachydactylus</i>	<i>S. camelus</i> (Lowe, 1931)	<i>S. molybdophanes</i> ad. (Lowe, 1931)	<i>S. camelus</i> Крупный экз. колл. МГУ	<i>S. camelus</i> Мелкий экз. колл. МГУ	<i>S. syriacus</i> (Lowe, 1931)
1	Высота pars lateralis пост-ацетабулярной части таза	58	73	64	70	59	—	—	52
2	Ширина таза через оба антитрохантера	198	200	—	199	172	194	176	190
3	Высота pars glutaea ossis ilii над ацетабулюмом	108	110	78	107	86	—	—	76
4	Вертикальный диаметр ацетабулюма	64	62	53	61	53	—	—	52
5	Ширина spatium intervertebrale между 1-м и 4-м позвонками	52	—	—	—	—	38	32	2
6	Высота area lateralis partis renalis через proc. ilio-lateralis	73	—	—	—	—	67	51	—
7	Наименьшая ширина таза в преацетабулярной части	—	—	—	—	—	72	70	—
8	Наибольшая высота proc. spinosus 1-го позвонка	ок. 138	136	—	122	—	—	—	—
9	Наибольшая ширина таза через нижнее основание преацетабулярной части обеих ossis ilii на уровне 1-го позвонка	ок. 116	82	—	78	—	—	—	—
	Индексы:								
	1 : 2	29,2	34,5	—	35,1	34,3	—	—	34,6
	1 : 3	54,6	66,3	82	65,4	68,6	—	—	68,4
	1 : 4	92,0	11,7	120	110	110,1	—	—	110
	5 : 6	71,2	—	—	—	—	56,7	62,7	—
	7 : 2	—	—	—	—	—	37,1	39,7	—
	9 : 8	84	60,7	—	63,8	—	—	—	—

ОТРЯД CARNIVORA. ХИЩНЫЕ

ПОДОТРЯД FISSIPEDIA BLUMENBACH, 1791

СЕМЕЙСТВО CANIDAE GILL, 1872

Род *Nyctereutes* Temminck, 1838

Nyctereutes megamastoides (Pomel)

Рис. 5, 6; табл. II, фиг. 1, 2; табл. III, фиг. 1—6

1842. *Canis megamastoides*. Pomel., Bul. Soc. géol. Fr., p. 38.

1859. *Canis borbonicus*. Gerv., Zool. et Pal. Fr., 2^e édit.

1889. *Canis megamastoides*. Boule, Bull. Soc. géol. Fr., t. XVII, N 4, p. 321, pl. VII, f. 1—3.

1954. *Nyctereutes megamastoides*. Viret, Nouv. archives du Museum d'Hist. Nat. de Lyon, f. IV, p. 331, pl. I, f. 1—5.

1958. *Nyctereutes megamastoides*. Hooijer, Bull. British Mus. (Nat. History), vol. 3, N 8, p. 268, pl. 34, f. 7.

Голотип. Фрагмент нижней челюсти (Помель, 1842); верхний плиоцен, Перрье, Франция.

Диагноз. Один из самых мелких представителей семейства Canidae. Лицевой отдел черепа относительно короткий и умеренно узкий; затылочный гребень относительно низкий. Длина P^4 значительно меньше длины $M^1 + M^2$. Нижняя челюсть низкая, угловой отросток и суставной валик расположены выше уровня альвеолярного края нижних коренных зубов.

Материал. Череп: 1) почти полный, в сочленении с нижней челюстью (K-233); 2) поврежденный череп (K-220), с обломанной левой скуловой дугой и частично разрушенной базальной частью; 3) неполный (K-215), с обломанными носовой частью и скуловыми дугами; зубы на черепе сильно повреждены; 4) неполный (K-249) с обломанными скуловыми дугами и поврежденной затылочной частью; 5) фрагмент черепа (K-217), от которого сохранилась лицевая часть с полным зубным аппаратом; 6) деформированный череп молодой особи; в черепе сохранились молочные зубы и постоянные P^4 ; 7) сильно поврежденный череп (K-222); от черепа сохранилась лишь мозговая капсула; 8) мозговой отдел черепа (K-219); 9) фрагмент верхней челюсти с $P^4 - M^2$ (K-809).

Нижняя челюсть: 1) правая ветвь с частично обломанным восходящим отделом; зубы (I_3-M_2) слабостертые (К-218); 2) левая ветвь хорошей сохранности (К-216); 3) левая ветвь (К-221) с обломанной восходящей ветвью и резцовой частью; 4) правая горизонтальная ветвь неполной сохранности (К-224); 5) сильно поврежденная правая горизонтальная ветвь (К-214); 6) фрагмент правой горизонтальной ветви (К-225); 7) фрагмент правой горизонтальной ветви (К-230).

Верхние изолированные зубы — 18 экз. Нижние изолированные зубы — 25 экз.

Кости конечностей. Плечевая кость: два дистальных конца (К-251, К-241). Лучевая кость: дистальный отдел с диафизом (К-923) и два проксимальных отдела (К-250, К-232). Локтевая кость: два проксимальных отдела (К-239, К-250) и один дистальный отдел в сочленении с кистью (К-245). Почти полная правая кисть (К-253): сохранились все кости запястья, метаподии и фаланги. Почти полная левая кисть (К-245) в сочленении с лучевой и локтевой костями. Фаланги трех пальцев (К-254), по-видимому, передней конечности. Незначительный фрагмент дистальной части бедренной кости (К-226). Большая берцовая кость без проксимального конца (К-810).

Описание и сравнение

Череп. В коллекции имеются несколько черепов относительно хорошей сохранности, позволяющие довольно точно охарактеризовать описываемую форму (рис. 5).

Череп мелких размеров, относительно узкий и чуть вытяну-

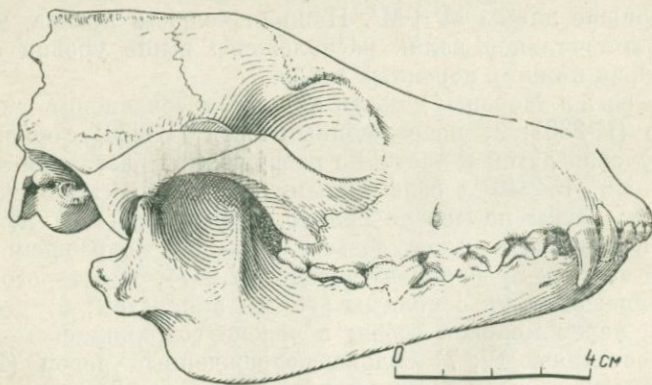


Рис. 5. *Nyctereutes megamastoides* Pomel. Череп с нижней челюстью.

тый в длину. По величине черепа *Nyctereutes megastoides* из Квабеби близок к *N. megastoides* из Перрье и уступает китайской *N. sinensis* (Пей, 1934), а также современной обыкновенной лисице (*Vulpes vulpes* L.), но, в свою очередь, немного превосходит современную *N. procyonoides* (табл. 3).

Лицевая часть черепа относительно укорочена и заметно сужена, хотя в меньшей степени, чем это наблюдается у лисиц.

Носовые кости клиновидные, с заметным расширением кпереди. Носовая вырезка узкая и относительно высокая. Верхнечелюстные кости заметно вдавлены перед глазами. Подглазничные отверстия (for. infraorbitale) высокие, узкие и имеют форму вытянутого в высоту овала.

Скуловые дуги относительно высокие, тонкие и слабо расходятся в стороны. Степень расхождения скуловых дуг у квабебской формы выражена, по-видимому, заметно слабее, чем у *N. megastoides* из Перрье, а также у современной *N. procyonoides*. Глазницы большие и почти круглые.

Лобная часть черепа в общем выпуклая, но по сагиттальной линии намечается слабая вогнутость. Заглазничный отросток (proc. postorbitalis) хорошо развит и имеет клювообразную форму. От заглазничных отростков берут начало довольно рельефные височные гребни, которые соединяются на уровне венечного шва. У молодой особи (К-234) эти гребни почти незаметны. Сагиттальный гребень относительно короткий и довольно низкий.

Мозговая коробка черепа относительно короткая и почти шарообразно выпуклая. Затылочная часть черепа относительно высокая, заметно вогнута и имеет менее треугольную форму, чем у современных волков и лисиц. Затылочные гребни сильно развиты и частично нависают над затылочной поверхностью. Затылочное отверстие (for. magnum) почти круглое. Мышечки относительно широкие и низкие.

Слуховая камера (bullae tympani) хорошо развита и имеет сферическую форму. Боковой затылочный отросток (proc. paroccipitalis) довольно широкий у основания, сплюснутый спереди назад и имеет шиловидную головку, выступающую за нижний уровень слуховой камеры. Отросток непосредственно примыкает к слуховой камере.

Наружный слуховой проход относительно маленький, округло-го сечения и направлен перпендикулярно к продольной оси черепа. У современной еотовидной собаки он имеет овальную форму и направлен в сторону затылочного гребня (Новиков, 1956, стр. 80).

Основная затылочная кость почти на всех образцах повреждена, но нетрудно заметить, что она имеет удлиненную форму и почти плоскую поверхность. Переднесуставное отверстие маленькое, треугольной формы. Сонный канал щелеобразный. Овальное отверстие слабо развито.

Сочленовная ямка имеет форму узкого поперечного желобка. Послесочленовный отросток слабо развит.

Нёбные кости узкие и относительно длинные. Резцовые отверстия узкие, длинные и расположены впереди клыков. Диастемы между третьим резцом и клыком, а также между клыком и премоляром очень незначительны.

Нижняя челюсть (рис. 6). Обращает на себя внимание изящное строение нижней челюсти в целом и наличие очень высокого венечного отростка. Горизонтальная ветвь челюсти относительно низкая, тонкая, с незначительным утолщением на уровне $P_4 - M_1$. Высота горизонтальной ветви постепенно увеличивается к последнему моляру. В задней части горизонтальной ветви, ниже углового отростка, развит широкий крыловидный выступ округлой формы, отсутствующий почти у всех представителей сем. Canidae, за исключением рода *Nyctereutes*, у которого, вероятно, этим и обусловлено заметно высокое расположение углового и сочленовного отростков.

Подбородочные отверстия маленькие: переднее из них расположено на уровне P_1 , а заднее на уровне P_3 . Нижний край горизонтальной ветви почти прямой, и только симфизарная часть (впереди P_2) слегка приподнята.

Восходящая ветвь составляет прямой угол с горизонтальной ветвью. По этому признаку квабебская форма, как и типичный *N. megastoides*, отличается не только от других представителей подсем. Canidae, но и от современного *Nyctereutes procyonoides*. Исключение, возможно, составляет *Canis cancrivorus* (Буль, 1889), у которого восходящая ветвь поставлена более или менее вертикально.

Сочленовный отросток (proc. condyloideus) расположен заметно выше уровня коренных зубов. Угловой отросток (proc. angularis) довольно широкий, угловатой формы, относительно короткий,

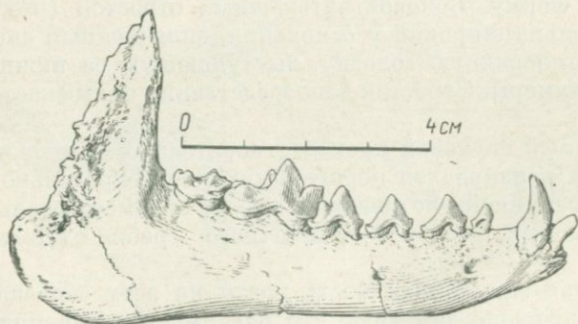


Рис. 6. *Nyctereutes megastoides* Pomel. Нижняя челюсть.

расположен довольно высоко: его верхний край находится выше уровня ряда коренных зубов и даже верхушки клыка.

О своеобразном строении и расположении углового отростка нижней челюсти *Nyctereutes* пишут почти все исследователи (Буль, 1888—1889, стр. 325; Новиков, 1956, стр. 80; Хойер, 1958, стр. 268; Яновская, 1962, стр. 202, и др.), и по этому признаку легко отличить род *Nyctereutes* от других родов семейства Canidae.

Ямка жевательной мышцы (*fossa masseterica*) широкая и глубокая. Все шероховатости для прикрепления мышц очень рельефные, что свидетельствует о сильном развитии соответствующих мускулов.

Зубы. *Верхние зубы.* В коллекции имеются несколько черепов с полной серией зубов, включая резцы и клыки. Резцы расположены вполукруг. Диастема между крайним резцом и клыком очень маленькая (до 5 мм). Почти такая же диастема имеется между клыком и первым премоляром.

Вообще следует отметить, что, в отличие от *N. cf. sinensis*, описанной Вангенгеймом (1966а, стр. 44), у квабевской формы премоляры (за исключением P⁴) не примыкают тесно друг к другу, а разделены небольшими диастемами. По расположению зубов вообще и премоляров в частности квабевская форма очень схожа с *N. megastoides* из Перрье (Буль, 1888—1889, стр. 323).

На одном черепе (К-233) сохранились все шесть резцов, а на другом (К-217) недостает только крайнего резца с левой стороны.

I¹ маленький, долотообразный, с незначительным расширением к жевательной поверхности. Резец с обеих сторон снабжен едва заметными зубчиками.

I² почти такой же величины, как I¹. Схожи они и по строению коронки. Разница только в том, что на I¹ боковые зубцы расположены почти на одном уровне, а на I² внутренний зубец заметно выше наружного.

I³ отличается от других резцов как по размерам, так и по строению. Этот резец заметно шире предыдущих, выше и лишен боковых зубцов. Кончик резца имеет уплощенную спереди назад коническую форму.

Резцы *N. megastoides* почти неизвестны. Поэтому мы лишены возможности сравнения нашего материала с голотипом. Верхние резцы современной *N. procyonoides* почти неотличимы от резцов квабевской формы. И хотя Новиков (1956, стр. 81) отрицает наличие на верхних резцах енотовидной собаки боковых зубцов, на просмотренных нами черепах *N. procyonoides* из коллекции Зоологического института в Ленинграде все резцы имеют боковые зубцы. Правда, они очень мелкие, но тем не менее на слабостертых резцах хорошо заметны.

Верхний клык относительно короткий, чуть уплощен с боков и имеет тупой округленный передний и острый режущий задний края.

Pd⁴. В одном черепе (K-234) над прорезывающимися P⁴ сохранился и его молочный предшественник. Pd⁴ относительно маленький, треугольной формы. Этот молочный зуб по расположению элементов и развитию воротничка частично уподобляется M¹.

P¹ очень маленький, с уплощенной внутренней стенкой. В передне-внутренней части зуба развит едва заметный бугорочек. Диастема от клыка до первого премоляра едва составляет 2 мм.

P² заметно крупнее предыдущего зуба, относительно выше, острее и имеет коническую форму. У задней стенки зуба развит маленький добавочный конус в виде бугорка. Расстояние от P¹ до P² не менее 3 мм.

P³ по величине почти не отличается от P², разве только незначительно длиннее. Зуб сидит в альвеоле чуть косо по отношению к передним премолярам. Строение главного конуса и его расположение такое же, как у P².

P⁴ относительно короткий и толстый. Длина зуба составляет около 72% длины M¹ + M². Высота главного конуса незначительно больше высоты соответствующего конуса P³. Паракон развит сильнее других элементов. Метакон относительно низкий и режущий. Протокон в виде обособленного незначительного конуса, расположен в передне-внутренней части зуба и слабо выдается вперед. Воротничок хорошо развит на передне-наружной стенке, и особенно на внутренней стенке зуба.

M¹ очень широкий и относительно длинный. По длине коронки этот зуб только незначительно уступает хищническому зубу. Ширина зуба больше его длины. Внутренняя часть зуба слабо суживается, чем и отличается от *Canis lupus* L. Паракон и метакон одинаково развиты, хотя первый незначительно выше последнего. Гипокон довольно хорошо развит и имеет гребневидную форму. Базальный воротничок окаймляет почти со всех сторон коронку зуба.

M² тесно примыкает к первому моляру. Он короткий и широкий. Паракон и метакон слабо представлены. Гипокон слабее, чем на M¹. Воротничок хорошо развит, особенно на внутренней стороне зуба.

Нижние зубы. В коллекции имеется несколько челюстей с полной серией коренных зубов. Резцы сохранились только в одной челюсти (K-233).

По размерам, строению и расположению нижние резцы мало чем отличаются от верхних. Разница состоит только в том, что, в отличие от верхнего крайнего резца (I³), нижний тесно примыкает к клыку и диастема между ними отсутствует. Кроме того, с внешней стороны у основания I₃ имеется маленький зубец, отсутствующий на верхнем.

Нижний клык относительно маленький, заметно загнутый назад и слегка уплощенный с внутренней стороны.

Pd₄ маленький, узкий и расположен непосредственно перед M₁, который только прорезался и не несет следов стирания. По общей конфигурации и расположению элементов молочный четвертый премоляр очень похож на M₁ в миниатюре. Все конусы молочного зуба остры и расположены в том же порядке, как и на M₁.

P₁ очень маленький, уплощенный с боков. Конус острый, но относительно низкий. Между описываемым зубом и клыком имеется диастема в 4 мм.

P₂ почти в два раза крупнее предыдущего премоляра как по длине, так и по высоте коронки. Главный конус относительно высокий, острый и чуть уплощенный с боков. Впереди главного конуса, у основания коронки, намечается маленький бугорок. Зуб имеет довольно крутые острые передний и задний края.

P₃ по строению, и даже по величине, почти неотличим от P₂ (отметим лишь наличие, возможно, более четко выраженного переднего дополнительного бугорка).

P₄ крупнее других премоляров в челюсти и имеет более сложное строение. Главный конус высокий, острый и менее уплощенный, чем на других премолярах. Впереди главного конуса, у его основания, имеется маленький добавочный конус. С задней стороны к главному конусу примыкает умеренно развитый добавочный конус с острым кончиком. Талонид относительно широкий, низкий.

M₁ длинный и высокий. Параконид несколько короче и заметно ниже протокониды. Протоконид высокий, незначительно уплощенный с боков и с острым передним килем. Метаконид хорошо развит и по высоте не уступает паракониду. Гипоконид и энтоконид представлены хорошо развитыми конусами. При этом гипоконид относительно крупнее энтокониды. Гипоконулид имеется в виде зачаточного бугорка. Между метаконидом и энтоконидом развит дополнительный бугорок. Воротничок хорошо представлен в задне-наружной части зуба.

M₂ короткий и сравнительно широкий. Параконид и протоконид одинаково развиты и представлены в виде низких, не особенно острых конусов. Метаконид слабее протокониды. Воротничок в передне-наружной части зуба образует заметное утолщение.

M₃ расположен непосредственно у основания восходящей ветви. Фактически можно сказать, что этот зуб с его единственным корнем сидит не в горизонтальной ветви челюсти, а уже в восходящей ее части. Зуб маленький, круглый и окаймлен воротничком.

Кости конечностей. Имеется несколько фрагментов костей конечностей и почти полная передняя кисть в сочленении (запястные, пястные и все три звена фаланг). Трубочатые кости *N. megamastoides* из Квабеби не обнаруживают заметных отличий от тех же костей современного *N. procyonoides* и от *N. megamastoides* из Перрье ни по размерам, ни по строению.

Плечевая кость (humerus) представлена лишь двумя нижними концами (К-241, К-251). Кость довольно изящная и стройная (табл. 7). Диафиз в нижней половине заметно сплюснен с боков. По передней поверхности диафиза развит хорошо выраженный гребень. Медиальный надмыщелок и гребень латерального надмыщелка сильно развиты. Суставной блок довольно мощный; медиальный гребень блока высокий и острый; сагиттальный желобок широкий и относительно глубокий. Связочные бугры хорошо выражены.

Лучевая кость (radius). В коллекции нет полной лучевой кости, но имеющиеся проксимальные и дистальные части с фрагментами диафиза дают полное представление о строении лучевой кости.

Проксимальная часть лучевой кости представляет собой чашеобразную суставную впадину. Лучевая бугристость слабо выражена. Диафиз кости стройный, тонкий, с выпуклой передней поверхностью и хорошо заметным продольным гребнем на задней стороне. Дистальная суставная часть заметно расширена. Шиловидный отросток развит в виде гребня. Фасетка для локтевой кости имеет лентовидную форму. Передне-медиальный желобок широкий.

Локтевая кость (ulna). От локтевой кости сохранились лишь два проксимальных конца и один дистальный отдел со значительной частью диафиза в сочленении с лучевой костью (К-245).

Полулунная вырезка локтевой кости относительно высокая, но узкая. Лучевая вырезка глубокая, а фасетка для лучевой кости низкая. Диафиз относительно тонкий и угловатой формы.

Большая берцовая кость (tibia). Большая берцовая кость представлена дистальным концом со значительной частью диафиза (К-810). Диафиз кости скорее треугольной формы, чем круглой, что обусловлено сильно развитыми продольными гребнями. В дистальной части сильно развита медиальная лодыжка. Связочные бугры рельефные.

Кости запястья, пястные и все три звена фаланг представлены в сочленении в виде полной кисти. Пястные кости относительно длинные, тонкие и стройные (табл. 7). Размеры и строение пястных и других костей кисти вполне соответствуют таким же костям *N. procyonoides*.

Из описаний черепа, нижней челюсти и зубного аппарата *Nyctereutes megastoides* из Квабеби явствует, что наша форма почти ничем не отличается от типичного *N. megastoides* из Перрье, Руссильона и других виллафранкских местонахождений Европы.

Квабебская форма от китайской *N. sinensis* отличается в основном относительно мелкими размерами и иным расположением пре-моляров, особенно в нижней челюсти.

N. megastoides из Квабеби резко отличается от нижнеплейстоценовой *Canis tengisii* из Ахалкалаки (Векуа, 1962, стр. 30) более мелкими размерами и характерным только для рода *Nyctereutes* строением нижней челюсти.

Общие замечания. *Nyctereutes megamastoides* из Квабеби животное очень мелких размеров со сравнительно короткой и узкой мордой и, судя по строению зубного аппарата, возможно, более плотоядное, чем близкие к нему собачьи плейстоцена.

При описании черепа квабебской *N. megamastoides* мы отметили, что наружный слуховой проход у него, в отличие от слухового прохода современной еотовидной собаки, имеет круглое поперечное сечение и направлен перпендикулярно к продольной оси черепа. Такое положение слухового прохода, как известно (Громова, 1941; Соколов, 1953, и др.), свидетельствует о развитии у животного острого слуха, что, в свою очередь, возможно, связано с его приспособлением к жизни в относительно открытых стациях.

О более хищническом образе жизни ископаемых форм, чем рецентных еотовидных собак, можно судить по строению коренных зубов с относительно сильно развитыми у них конусами и, вероятно, по обширной и глубокой ямке для прикрепления жевательных мускулов, а также других мест для височных и крыло-видных мышц, свидетельствующих о сильном развитии жевательного аппарата у ископаемого животного.

О родственных связях *N. megamastoides* трудно сказать что-либо определенное. Вире (1954, стр. 34) отмечает близость *N. megamastoides* к *Canis etruscus*, но нам кажется, что это сходство поверхностное, так как разница между этими формами значительно существеннее.

Часто высказывается мнение об относительной близости *N. megamastoides* к обыкновенной лисце (Буль, 1888—1889, стр. 327 и др.). Наши наблюдения не подтверждают этого. Строение черепа, и особенно нижней челюсти у представителей рода *Vulpes* L., совершенно иное, чем у *N. megamastoides*.

Основные отличия между *Nyctereutes* и *Vulpes* сводятся к несомненно более крупным размерам *Vulpes*, наличию у последнего широко расставленных скуловых дуг, сильному сужению лицевой части черепа и отсутствию свойственного представителям рода *Nyctereutes* своеобразного строения нижней челюсти.

Существенны отличия между сравниваемыми формами и в строении зубного аппарата. Так, у *Vulpes* клыки развиты несравненно сильнее, чем у *Nyctereutes*, а на верхних молярах внутренняя часть зубов заметно сужена, что придает им, в противоположность широким и округленным молярам *Nyctereutes*, субтреугольную форму.

Мы не находим сходства также между *N. megamastoides* и ушастой собакой (*Otocyon megalotis* Desm.). Сходство между этими формами, по М. Булю (1888—1889), выражается в почти одинаковом строении нижней челюсти. Нам кажется, что *O. megalotis* имеет совершенно иное, чем у *Nyctereutes*, строение нижней челюсти, а сходство с ним ограничивается лишь относительно высоким положением сочленовного валика.

Остатки *N. megamastoides* довольно часты, но они представлены обычно фрагментами и приурочены к отложениям среднего и чаще верхнего плиоцена.

О широком расселении *N. megamastoides* во второй половине плиоцена Европы свидетельствуют многочисленные местонахождения его остатков на территории Франции (Буль, 1888—1889), Испании (Вилалта, 1952), Израиля (Хойер, 1958), Румынии (Боломей, 1965), Италии (Вире, 1954), Советского Союза (Алексеева, 1961) и др.

Стратиграфическая привязанность *N. megamastoides* к верхам среднего плиоцена и верхнему плиоцену очевидна.

Canis sp.

Табл. III, фиг. 7

М а т е р и а л. Фрагмент правой ветви нижней челюсти со среднестертыми M_1 и M_2 (К-260).

Описание и сравнение. Нижняя челюсть, судя по имеющемуся фрагменту, очень маленькая, хрупкая и низкая (высота челюсти позади M_2 11,5 мм, толщина горизонтальной ветви 5 мм, длина M_1 13 мм, длина тригониды 9,1 мм, длина талонида 3,5 мм, ширина зуба в области талонида 5 мм, длина M_2 6 мм, ширина его же 4 мм). Нижний край горизонтальной ветви на уровне M_2 закруглен, обнаруживая тем самым определенное сходство с нижней челюстью псовых, но сильно отличается от нижней челюсти представителей рода *Nyctereutes*. Последние своеобразным строением нижней челюсти резко отличаются не только от мелкой собаки из Квабеби, но и от других представителей семейства Canidae.

M_1 очень маленький, относительно низкий, с уплощенной внутренней стенкой. Параконид маленький, низкий с уплощенной лингвальной и слабовыпуклой лабиальной поверхностями. Протоконид заметно выше параконида. Он чуть загнут назад и имеет отвесно спадающую плоскую заднюю стенку. У задне-лингвальной части протокониды развит маленький и низкий метагонид. Гипокинид и энтогонид слабо развиты и расположены в задней части зуба. Ворончик отсутствует.

По строению и расположению конусов на M_1 квабебская мелкая собака существенно отличается от другого представителя псовых из Квабеби — *Nyctereutes megamastoides*. Эти отличия сводятся к следующему: 1) M_1 описываемой собаки значительно мельче того же зуба *N. megamastoides*; 2) протогонид у *Canis* sp. из Квабеби заметно отогнут назад, а у *N. megamastoides* он поставлен вертикально; 3) метагонид у *Canis* sp. из Квабеби расположен на уровне задней стенки протокониды, сливаясь с которой, составляет сплошную и довольно плоскую внутреннюю стенку зуба. У *N. megamastoides* протогонид и метагонид четко обособлены друг от дру-

га; 4) метаконид заметно сдвинут назад по отношению к протокониду. Если на зуб смотреть с лабиальной стороны, то метаконид на M_1 *Canis* sp. целиком заслоняется протоконидом. В отличие от описанного зуба, у *N. megamastoides* на M_1 метаконид имеет относительно переднее расположение и он только частично закрыт протоконидом; 5) воротничок в задне-наружной части зуба у *Canis* sp. отсутствует, а у *N. megamastoides* он хорошо развит; 6) у *N. megamastoides* на нижнем хищническом зубе позади гипоконида развит едва заметный дополнительный бугорок, совершенно отсутствующий на том же зубе *Canis* sp. из Квабеби; 7) отношение длины талонида к длине тригонида на M_1 *Canis* sp. относительно меньше (около 38,4%), чем на M_1 *N. megamastoides* (около 40%).

Почти все указанные признаки в той или иной мере отличают *Canis* sp. из Квабеби и от других представителей рода *Canis* L.

M_2 маленький, относительно узкий, почти овальной формы. Параконид и протоконид расположены на одном уровне, причем второй из этих конусов крупнее и выше первого. Перед протоконидом, на лабиальной стороне зуба, имеется воротничковое утолщение. Метаконид низкий, относительно слабо развитый.

Общие замечания. Принадлежность описанного фрагмента нижней челюсти представителю семейства Canidae не вызывает сомнений. Об этом свидетельствуют, в частности, общая форма зубов, а также строение и расположение их конусов. Мы попытались показать, что квабейская форма не может быть полностью отождествлена с каким-либо из известных нам представителей Canidae. Все же мы находим возможным отнести ее, правда с некоторой оговоркой, к роду *Canis*, воздерживаясь пока из-за фрагментарности материала от более точного определения.

Таблица 3

Промеры (в мм) и индексы черепа

№	Промеры	<i>Nyctereutes megastoides</i> Квабеби			
		K-249	K-215	K-220	K-233
1	Основная длина	127	—	128	122
2	Длина твердого нёба	—	—	65	63
3	Длина мозгового отдела	—	54	53	63
4	Длина лицевого отдела	86	—	80	78
5	Длина носовых костей	—	—	—	39
6	Скуловая ширина	—	86	—	86
7	Ширина носовых костей	—	—	—	10
8	Высота черепа в затылке	—	41	—	40
9	Ширина мозговой коробки	—	48	46	50
	Индексы:				
	3 : 1	—	—	41,4	45
	4 : 1	67,7	—	62,5	66,4
	6 : 1	—	—	—	70,5
	8 : 1	—	—	—	32,7

Таблица 4

Промеры (в мм) и индексы нижней челюсти

№	Промеры	<i>Nyctereutes megastoides</i> Квабеби				
		K-216	K-218	K-224	K-221	K-233
1	Длина нижней челюсти	102	100	—	—	110
2	Высота челюсти позади P ₃	14	13	12	12	13
3	Высота челюсти впереди M ₁	14	14	14	14	13
4	Высота челюсти позади M ₂	21	22	20	22	21
5	Высота в величном отростке	57	—	—	—	54
	Индексы:					
	3 : 1	16,6	18	—	—	15,4
	5 : 1	55,8	—	—	—	49,1

Таблица 5

Промеры (в мм) и индексы верхних зубов

№	Промеры	<i>Nyctereutes megamastoides</i> Квабеби			
		К-249	К-220	К-233	К-217
1	Длина ряда коренных (P ¹ — M ²)	51	50	52	55
2	Длина премоляров (P ¹ — P ⁴)	34	34	35	37,5
3	Длина моляров (M ¹ — M ²)	17	16	18	18
	длина	—	5	6,5	5
	ширина	—	3,5	—	4
	высота	—	12	12	12
P ¹	{ длина	5	4	4,5	5
	{ ширина	3	3	—	3
P ²	{ длина	7	6	7,5	7
	{ ширина	3,2	2,5	—	3
P ³	{ длина	7	7	8,5	7
	{ ширина	3,2	3	—	3
P ⁴	{ длина	12	12	—	13
	{ ширина	7	6	—	7
M ¹	{ длина	10	11	11	11
	{ ширина	12	13	—	13
M ²	{ длина	8	7	7,5	7
	{ ширина	10	10	—	10

Таблица 6

Промеры (в мм) и индексы нижних зубов

№	Промеры	<i>Nyctereutes megastoides</i> Квабеби			
		К-218	К-216	К-122	К-221
1	Длина ряда коренных (P ₁ — M ₃)	54	58	58	57
2	Длина премоляров (P ₁ — P ₄)	30	32	30	30,5
3	Длина моляров (M ₁ — M ₃)	27	28	28	27,5
C	{ длина ширина высота	5,5	5	—	—
		4	5	—	—
		10,5	9	—	—
P ₁	{ длина ширина	4	4,5	—	—
		2	2	—	—
P ₂	{ длина ширина	7	7,5	7	7
		3	3	3	2,5
P ₃	{ длина ширина	8	8	8	7,5
		3	2,7	3	3
P ₄	{ длина ширина	9	10	9	8
		4	4,2	4	3,5
M ₁	{ длина ширина	15	16	16	15
		7	7	7,5	7
M ₂	{ длина ширина	8,5	9	8,5	8,5
		8	8	7	7
M ₃	{ длина ширина	—	5	4,5	5
		—	4,5	4	4

Таблица 7
Промеры костей скелета (в мм)

№	Промеры	<i>Nyctereutes megastoides</i> Крабеби	№	Промеры	<i>Nyctereutes megastoides</i> Крабеби
Плечевая кость			мс I		
1	Ширина диафиза	8	1	Наибольшая длина кости	14
2	Ширина нижнего конца	21; 22	2	Ширина верхнего конца	4
3	Передне-задний диаметр там же	18; 18	3	Ширина нижнего конца	4
Локтевая кость			мс II		
1	Наибольшая ширина верхнего суставного конца	10	1	Наибольшая длина кости	41
2	Передне-задний диаметр там же	17	2	Ширина верхнего конца	5
3	Ширина диафиза	6,5	3	Ширина нижнего конца	5,5
4	Ширина дистального конца	6	мс III		
Лучевая кость			1	Наибольшая длина кости	45
1	Ширина верхнего конца	12; 13	2	Ширина верхнего конца	5
2	Передне-задний диаметр там же	8,5; 9	3	Ширина нижнего конца	5
3	Ширина диафиза	8,5; 8	мс IV		
4	Ширина нижнего конца	15; 15	1	Наибольшая длина кости	46
5	Передне-задний диаметр там же	10; 9	2	Ширина верхнего конца	4
Большая берцовая кость			3	Ширина нижнего конца	5,5
1	Ширина диафиза	10	мс V		
2	Передне-задний диаметр там же	9	1	Наибольшая длина кости	38
3	Ширина нижнего конца	18	2	Ширина верхнего конца	7,5
4	Передне-задний диаметр там же	12	3	Ширина нижнего конца	5,5

Род *Ursus* L., 1758*Ursus arvernensis* Cr. et Job.

Рис. 7, табл. IV, фиг. 1, 2

1927. *Ursus minimus*. Deveze de Chabr. et Bouill., Essai géol. et minér. sur la Montagne de Boulade, p. 75, pl. XIII, f. 1, 2.
1828. *Ursus arvernensis*. Cr. et Job., Recher. oss. foss. Puy-de-Dome, p. 188, pl. I, f. 3—4.
- 1848—1842. *Ursus minutus*. Gerv., Zool. et Pal. Fr., 2^e éd., p. 206, pl. VIII, f. 1.
- 1867—1869. *Hyaenarctos insignis*. Gerv., Zool. et Pal. Générales, s. 1, p. 102.
1890. *Helarctos arvernensis* race *ruscinensis*. Dep., Mém. Soc. géol. Fr., p. 34, pl. III, f. 8, 9.
1892. *Helarctos arvernensis* race *pyrenaicus*. Dep., Mém. Soc. géol. Fr., p. 118, pl. XI, f. 1, 2.
1914. *Ursus arvernensis*. Freudenberg, Geol. und Pal. Abh., S. 526—531, tab. XI, f. 1, 2.
1953. *Ursus minimus*. Erdbrink, A review of fossil and recent Bears of the Old World, pp. 160—170, fig. 9—13.
1956. *Ursus arvernensis*. Рощин, Верхнеплиоценовая фауна юга Украины, Одесса, табл. I—IV.

Г о л о т и п. Неполный череп (Крузе, Жюбер, 1828); верхний плиоцен, Перрье, Франция.

Д и а г н о з. Плиоценовый медведь мелких размеров. Череп маленький, узкий, относительно низкий; морда сильно укорочена; стреловидный гребень слабый, затылочные гребни умеренно развиты; глазницы маленькие, почти круглые; носовая вырезка широкая и относительно низкая. Зубы тесно посажены; имеются все четыре премоляра; верхний хищнический сильно редуцирован.

М а т е р и а л. Череп (K-213) относительно полной сохранности в сочлении, с почти полной нижней челюстью. На черепе обломаны скуловые дуги, затылочные мышцелки и частично повреждены резцы I¹, I². Череп незначительно сжат с боков.

На нижней челюсти обломаны все резцы, правый клык и правый первый премоляр. Частично повреждены левый M₁ и правый P₁.

Описание и сравнение

Череп (K-213) почти полной сохранности. Насколько нам известно, сколько-нибудь хорошей сохранности череп плиоценовых медведей Европы неизвестен, что, естественно, лишает нас возможности детального сравнения квабейской формы с ископаемыми медведями плиоцена Европы. Чтобы частично восполнить этот пробел, мы подробно сравниваем нашу находку с тибетским *Ursus tibetanus* Сув., которого многие исследователи (Депере, 1890, стр. 118; Эрдбринк, 1953, стр. 116; Пивто, 1961, стр. 725, и др.) сближают с *U. arvernensis* Cr. et Job (1828) из плиоценовых отложений Франции.

Череп квабейского медведя относительно мелких размеров (табл. 8, рис. 7), очень узкий и сравнительно низкий. По величине черепа он незначительно уступает тибетскому виду, у которого к тому же череп отличается и относительно большей шириной скуловых дуг.

Лицевая часть черепа квабейской находки заметно укорочена. Мозговая часть незначительно длиннее лицевой: отношение длины лицевой части (расстояние от переднего края межчелюстных костей до линии, соединяющей концы заглазничных отростков) к длине мозговой части (расстояние от линии, соединяющей концы заглазничных отростков до затылочных мыщелков) составляет около 88%. Более укороченную лицевую часть черепа имеет тибетский медведь, у которого тот же индекс не выше 65%.

Морда относительно узкая и высокая: ширина черепа на уровне клыков (50 мм) чуть больше ширины (42 мм) на уровне подглазничных отверстий. Носовое отверстие имеет форму широкого овала и сильно наклонено назад.

Глазницы относительно маленькие, почти круглые; передний край глазницы расположен на уровне переднего края M^2 , а у тибетского вида он сдвинут вперед и расположен на уровне M^1 . Подглазничные отверстия щелевидные (высота отверстия 13 мм) и расположены на уровне переднего края M^1 . Верхнечелюстные кости умеренно выпуклые.

Лобная часть черепа почти плоская, без видимой выпуклости. Лобные кости непосредственно переходят в носовые, и профиль черепа почти прямой, в отличие от других форм, у которых на том же месте череп резко вогнут (в том числе и у *U. tibetanus* Cuv., у которого, кроме того, лобные кости заметно выпуклы и по линии сагиттального шва имеется широкий желобок, отсутствующий на черепе квабейского медведя).

Носовые кости узкие, короткие и чуть продольно выпуклые. Заглазничные отростки очень маленькие, тупые, слабо загнутые вниз. Заглазничные гребни слабо выражены и соединяются друг с другом в области наибольшего заглазничного сужения черепа. Затылочные гребни сильно выражены.

Скуловые дуги обломаны с обеих сторон, но судя по сохранившимся основаниям скуловых отростков, они были тонкие, относительно высокие и слабо расходящиеся. Слабое расхождение скуловых дуг характерно и для *U. tibetanus*.

Мозговая коробка слабовыпуклая, умеренно длинная и относительно высокая. Затылочная кость почти плоская, относительно узкая, со слабым сужением кверху. Слуховые камеры длинные и умеренно вздутые. Наружный слуховой проход круглый, сравнительно крупный и направлен наружу и чуть вниз.

У *U. tibetanus* слуховые камеры слабовыпуклые, почти не выдаются, относительно короткие. Слуховой проход длинный, почти круглый и направленный в сторону, немного вверх и вперед.

Твердое нёбо у квабейского медведя сравнительно длинное, простирающееся далеко назад за последний коренной зуб; задне-небная вырезка имеет форму полукруга. Резцовое отверстие длинное и узкое.

Зубы расположены почти на одной линии, тесно примыкают друг к другу; диастема между клыком и первым премоляром отсутствует. Зубной аппарат верхней челюсти состоит из трех резцов в каждой половине челюсти, клыка, четырех премоляров и двух моляров. При этом передние три премоляра отличаются простотой строения и слабым развитием. Следует отметить, что квабейский вид по количеству зубов в верхней челюсти, по их расположению и строению очень близок к *U. arvernensis* Gr. et Job. из плиоцена Франции, а также к тибетскому виду.

Нижняя челюсть (K-213) относительно короткая, высокая и умеренно массивная (табл. 9). Нижний край горизонтальной ветви почти прямой, с незначительным выступом в нижней части симфиза. Задняя часть горизонтальной ветви закруглена и слабо приподнята. Угловой отросток хорошо развит и расположен на уровне подбородочных отверстий (*for. mentalia*). Сочленовный отросток в виде поперечного валика. Расположен он заметно выше углового отростка, и его верхний край приходится чуть выше уровня коренных зубов. Вырезка нижней челюсти (*proc. articularis*) не особенно глубокая и совершенно открыта сзади. Венечный отросток относительно широкий и высокий.

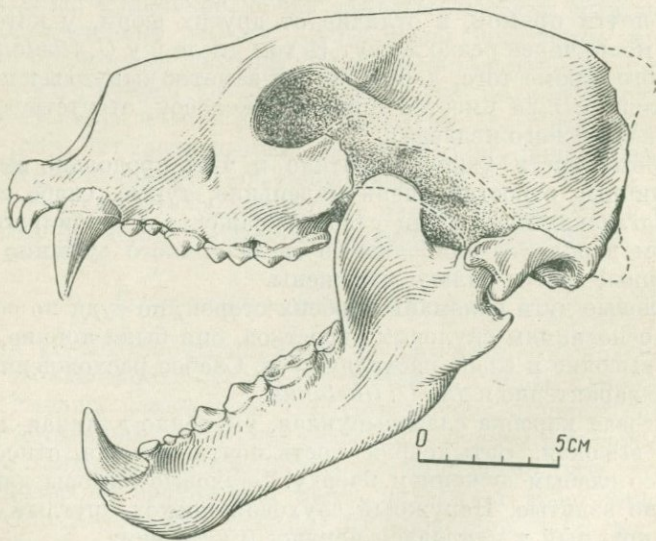


Рис. 7. *Ursus arvernensis* Gr. et Job. Череп с нижней челюстью

Лабияльная поверхность горизонтальной ветви почти плоская, с незначительным вдавлением выше подбородочных отверстий. Лингвальная поверхность той же ветви почти плоская в верхней половине и вогнутая в нижней. Восходящая ветвь довольно широкая и высокая. Ямка жевательной мышцы и широкая и глубокая. Она частично простирается и на горизонтальную ветвь нижней челюсти. Симфизная часть нижней челюсти относительно высокая, с выпуклой передней поверхностью.

Более укороченная и высокая, чем у квабейской формы, нижняя челюсть имеется у *U. tibetanus*, у которого, кроме того, угловой и сочленовный отростки расположены относительно выше, венечный отросток сравнительно ниже и ямка для жевательной мышцы глубже. Следует отметить также то, что горизонтальная ветвь нижней челюсти у *U. arvernensis* из Квабеби имеет параллельный альвеолярный и нижний края, тогда как у *U. tibetanus* они постепенно сходятся в резцовой части.

По форме нижней челюсти квабейский вид обнаруживает наибольшее сходство с *U. arvernensis* из Перпиньяна (Депере, 1892, стр. 118, табл. XI, рис. 2).

В зубном аппарате нижней челюсти все звенья представлены полностью: три резца, клык, четыре премоляра и три моляра. Нижние премоляры посажены не так тесно, как верхние.

Зубы. *Верхние зубы.* На черепе имеются все шесть резцов довольно хорошей сохранности. Только у I¹ и I² с правой стороны и у I¹ с левой повреждены передние стенки коронок.

I¹ очень маленький и низкий. Боковые зубцы относительно хорошо выражены и смещены назад, образуя довольно широкий ступенчатый выступ.

I² заметно крупнее предыдущего резца; основной конус острый с выпуклой передней и относительно плоской, ребристой внутренней сторонами. Боковые зубцы в виде вздутых подушек примыкают к основному конусу сзади.

I³ отличается от средних резцов как по величине, так и по строению. Он несравненно крупнее других (табл. 10), главный конус выше, острее и несет с внутренней стороны боковой зубец, отличающийся своей формой от боковых зубцов средних резцов. С внешней стороны боковой зубец отсутствует.

За третьим резцом следует небольшая диастема длиной в 4,5 мм. Это единственная диастема в верхней челюсти квабейского медведя.

Клык умеренных размеров, довольно толстый и заметно загнутый назад. Коронка клыка от острой вершины к корню резко увеличивается в передне-заднем направлении, слабо сжата с боков. У основания коронки клык имеет удлиненно овальную форму. Лингвальная и лабиальная поверхности заметно выпуклые. В передней части клыка, ближе к лингвальной стенке, развит киль. Такой же киль имеется и в задней части, но он расположен сагиттально и выражен рельефнее.

По форме и строению верхнего клыка квабеская форма близка к *U. arvernensis* из Перпиньяна (Депере, 1892, стр. 119, табл. XI, рис. 1), но отличается от *U. tibetanus* большей уплощенностью основания коронки и относительно сильнее выраженными кляями.

P^1 маленький, но крупнее двух последующих премоляров (P^2-P^3). Зуб имеет овальную форму и тесно примыкает к клыку. Единственный бугорок расположен почти посередине, чуть ближе к передней стенке. Бугорок низкий, и от него отходят слабый передне-внутренний и задний кили. Лабияльная стенка зуба заметно выпукла, а лингвальная чуть уплощена. Воротничок имеется только с лингвальной стороны коронки.

Описанный зуб почти неотличим от того же зуба *U. arvernensis* Cr. et. Job. (Эрдбринк, 1953, рис. 13), P^1 тибетского медведя относительно короче и выше квабеского экземпляра, но строение коронки у обоих видов почти идентичное.

P^2 очень маленький (табл. 10), низкий, однобугорчатый. Кили и воротничок развиты так же, как и на P^1 , но отличаются от него меньшими размерами и более округлыми очертаниями.

P^3 во многом напоминает P^2 . Почти одинаковы у них размеры и строение коронки. Этот зуб сильно стиснут смежными зубами с обеих сторон, вследствие чего он несколько смещен вовнутрь по отношению к линии расположения коренных зубов.

Из описания материала следует, что передние премоляры (P^1-P^3) квабеского медведя крайне редуцированы и отличаются простотой строения коронки. Аналогичное строение тех же премоляров наблюдается у этрусского вида (Шлоссер, 1899).

P^4 крупнее других премоляров в челюсти (табл. 10), но в целом зуб довольно короткий и остробугорчатый. Паракон сильно развит в виде высокой четырехгранной пирамиды, благодаря наличию с четырех сторон рельефных килей. Передний и задний кили сильнее боковых.

Метакон также сильно развит, но уступает по величине паракону. Лабияльная стенка метакона заметно выпукла, а лингвальная относительно плоская с круто поставленной стенкой. Кили спереди и сзади метакона хорошо выражены. Они вместе с кляями паракона образуют единый гребень.

Протокон маленький, низкий, тупобугорчатый и расположен на лингвальной стороне зуба на уровне стыка оснований паракона и метакона. В целом на зубе воротничок хорошо развит, и им окаймлено основание коронки со всех сторон.

Строение верхнего хищнического зуба (P^4) почти у всех верхнетретичных и четвертичных медведей одинаковое. Различия наблюдаются лишь в степени развития и в расположении протокона. У плиоценовых медведей (*U. arvernensis*, *U. etruscus*, *U. wenzensis*) протокон умеренно развит и расположен посередине лингвальной поверхности. Аналогичное строение P^4 наблюдается и у *U. boeckhi* (Шлоссер, 1899; Пилгрим, 1931).

Тибетский медведь по строению P^4 обнаруживает несомненное сходство с плиоценовыми формами, в частности с *U. arvernensis* (Эрдбринк, 1953), но у него этот зуб в целом отличается относительной островершинностью. У белого медведя на P^4 протокон слабо развит и заметно сдвинут назад, а у пещерного медведя все элементы зуба сильнее развиты и резко обособлены.

M^1 трапецевидной формы, с широкой лабиальной стенкой и относительно узкой передней. Для описываемого зуба характерны относительно низкие, граненые бугры, расположенные попарно. Их четыре, и развиты они относительно хорошо. Более крупные паракон и метакон занимают лабиальную часть коронки, а менее развитые протокон и гипокон лингвальную. На стыке слияния оснований всех четырех бугров имеется маленькая, но довольно глубокая ямка, а между парными буграми узкие желобки.

Паракон представлен в виде четырехгранной пирамиды. Грани образуются благодаря киям: слабыми лингвально и лабиально и резко выраженными передним и задним. Впереди паракона заметно небольшое утолщение, по-видимому, зачаточный парастиль. Метакон по строению и величине почти не отличается от паракона. Позади метакона имеется слабый добавочный бугорок.

Протокон и гипокон представляют собой низкие, несколько удлиненные бугры, равные по величине и близкие по строению. Между протоконом и гипоконом имеется зачаточный дополнительный бугорок. Коронка зуба в средней части сужена поперечным пережимом. Воротничок развит в виде лентовидной каймы, особенно на лабиальной стороне.

Сравнивая M^1 квабеского медведя с тем же зубом плиоценовых и современных медведей, мы получаем следующую картину. Если отбросить в сторону размеры этого зуба, обнаруживающие в пределах даже одного вида довольно широкую вариацию, по характеру строения и общей конфигурации первого моляра квабеская форма почти не отличима от *U. arvernensis* и *U. etruscus*. Сходны эти формы между собой тупобугорчатостью зуба и простотой строения жевательной поверхности (отсутствие или слабое развитие добавочных бугров).

В отличие от *U. arvernensis* и близких к нему форм *U. spelaeus*, *U. arctos* и даже *U. tibetanus* имеют более сильно развитые добавочные элементы на M^1 .

M^2 длинный и низкий, с длинным и относительно широким талоном. Зуб по сложности строения жевательной поверхности как бы разделен на две части: передняя с четырьмя более или менее хорошо развитыми буграми и задняя довольно обширная площадка талона, лишенная бугров.

Передне-лабиальную часть зуба занимают невысокий, удлиненной формы паракон и сравнительно слабее развитый метакон. На уровне стыка оснований названных бугров коронка зуба сужена пережимом. В передне-лингвальной части помещены более низкие

и удлинённые протокон и гипокон. Других бугров на жевательной поверхности нет.

На уровне талона наружная стенка заметно скошена, вследствие чего зуб в задней части сужен. Задне-наружная часть талона заметно понижена и как бы отогнута вниз и наружу. Воротничок развит на передне-внутренней стенке зуба.

Сужение талона на M^2 у разных форм выражено по-разному. Оно представлено сильнее, чем у нашей формы, у *U. arvernensis*, *U. tibetanus* и *U. maritimus*; заметно слабее у *U. spelaeus*, но почти в такой же степени, как у квабебского медведя, у *U. arctos* L.

Нижние зубы. Клык незначительно уступает в размере верхнему, но сильнее загнут назад. Основание клыка слабо сплющено с боков и имеет удлинённоовальную форму. Передний киль умеренно развит и расположен в передне-внутренней части коронки. Задний же опускается от вершины к основанию сагиттально.

Нижний клык квабебского медведя ничем собственно не отличается от нижних клыков *U. arvernensis* (Депере, 1890, стр. 34, табл. III, рис. 9; 1892, табл. XI, рис. 2), *U. boeckhi* (Шлоссер, 1899, табл. XII) и *U. etruscus* (Эрдбринк, 1953, стр. 169, рис. 15). Для всех перечисленных форм характерны толстые, слабоуплощенные в основании клыки, с заметно загнутой назад коронкой.

P_1 чечевицевидной формы, относительно крупнее двух последующих премоляров и имеет один сравнительно низкий и широкий бугор, расположенный в передней части жевательной поверхности, ближе к передне-наружной стенке. От вершины бугра отходят короткий передний и длинный задний кили.

P_2 очень маленький (табл. 11), почти круглый, с одним бугроподобным возвышением посередине. Этот зуб отсутствует у многих современных форм (за исключением тибетского вида), а также у некоторых четвертичных медведей, но почти всегда имеется в челюсти плиоценовых *U. arvernensis*, *U. boeckhi* и *U. etruscus* (Депере, 1890, 1892; Шлоссер, 1899; Эрдбринк, 1953; Пивто, 1961, и др.).

P_3 мало отличается от предыдущего зуба. Разве только тем, что имеет скорее овальную, чем круглую форму. Так же, как и второй премоляр, этот зуб утерян у современных форм (за исключением тибетского медведя), но всегда имеется у плиоценовых медведей.

P_4 значительно крупнее других премоляров, двухкорневой и удлинённоовальной формы. На жевательной поверхности развит относительно высокий параконид, снабженный спереди и сзади хорошо выраженными киями. У передней стенки зуба, ближе к лингвальной стенке, расположен маленький дополнительный бугорок. Талонид слегка удлинён, но из-за повреждения зуба неясно, имелись ли на талониде дополнительные бугорки. Передняя стенка зуба относительно круче и короче, а задняя более пологая и длинная. Слабый воротничок имеется на передне-наружной стенке,

Строению описываемого зуба палеонтологи придают большое значение, считая его признаки важными для систематики подсемейства *Ursinae*.

В частности, обращают обычно внимание на степень наклона задней стенки главного конуса, а также развития базального воротничка (Депере, 1890, стр. 35; Шлоссер, 1899, стр. 112; Эрдбрик, 1953, стр. 171, и др.).

Названные исследователи отмечают, что у некоторых форм (*U. arvernensis* в широком понимании, *U. tibetanus*) задняя стенка P_1 круто опускается, переходя в талониде в горизонтальную плоскость. Таким образом, задний склон имеет прерывистую линию профиля. Наряду с этим на зубе слабо развит воротничок, который к тому же расположен в основном в передне-наружной стенке зуба.

U. etruscus Cuv. имеет совершенно иное строение P_4 . Задняя стенка этого зуба постепенно и полого опускается к основанию, она длиннее передней стенки, и линия профиля непрерывна. Воротничок хорошо развит преимущественно на задне-наружной стенке коронки зуба (Эрдбрик, 1953; Вире, 1954).

P_4 квабеевского медведя по профилю заднего склона главного конуса и развитию переднего добавочного бугорка почти не отличим от того же зуба *U. etruscus*, но по расположению и развитию базального воротничка он обнаруживает большое сходство с *U. arvernensis* из Руссильона и из Одессы.

Впрочем, мы не намерены придавать характеру заднего склона главного конуса P_4 столь важное значение. Больше того, возможно, что характер этого склона зависит от степени стертости данного зуба: на слабостертом зубе профиль склона почти прямой, а на сильностертом ступенчат.

M_1 удлинненный, узкий, особенно в передней части зуба. Талонид у него расширен. Последний довольно четко отделен от передней части зуба пережимом. У передней стенки зуба развит относительно высокий конической формы параконид, чуть смещенный в лингвальную сторону. За параконидом расположен сильно развитый протоконид. Он заметно сдвинут лабиально, уступает лингвальную часть зуба относительно менее развитому метакониду, примыкающему непосредственно к основанию протоконида.

Промежуточная долинка между передней парой бугров (протоконид, метаконид) и задней (гипоконид, энтоконид) относительно узка и лишена добавочных бугорков.

Гипоконид и энтоконид умеренно развиты, с конусоподобными вершинами, расположенными у задне-лабиальной (гипоконид) и задне-лингвальной (энтоконид) части зуба.

Квабеевский *U. arvernensis* по общей конфигурации и расположению основных элементов на M_1 почти не отличим от *U. arvernensis* и *U. etruscus*, но отличается от них в деталях строения этого зуба. Так, исследуемый зуб *U. arvernensis* из Перпиньяна, в

отличие от того же зуба *U. etruscus*, имеет ободок на задней кромке талонида, относительно укороченный тригонид, практически почти лишен добавочных бугорков и у него слабее развит воротничок.

Хищнический зуб квабеевского медведя имеет много общего (укороченный тригонид, отсутствие добавочных бугорков, слабый воротничок) с соответствующим зубом *U. arvernensis* из Перпиньяна, но отсутствие ободка у задней кромки талонида сближает его, скорее, с *U. etruscus*.

От упомянутых форм заметно отличается *U. boeckhi* Schlosser (1899) из среднего плиоцена Трансильвании (Эрдбринк, 1953, стр. 155), у которого относительно удлинен M_1 , превосходящий по длине даже M_2 , и сильнее развит метаконид.

M_1 *U. tibetanus* почти идентичен с тем же зубом *U. arvernensis*, и только отсутствие во многих случаях воротничка сближает его с нашей формой.

От *U. spelaeus* квабеевская форма отличается отсутствием добавочных бугорков на M_1 , а от *U. arctos* кроме того расширением талонида.

M_2 прямоугольных очертаний, чуть удлиненный. Длина коронки второго премоляра равна длине нижнего хищнического зуба (табл. 11). Коронка в средней части имеет поперечный пережим, четче выраженный с лабиальной стороны.

На жевательной поверхности сильнее других развит метаконид, расположенный в передне-лингвальной части зуба. Вершина метаконида зазубрена, образуя 2—3 зачаточные зазубринки. В переднелабиальной части зуба имеется довольно широкий в основании протоконид. Он очень сильно стерт и поэтому трудно судить о его форме и высоте. В задней части зуба гипоконид и энтоконид стерты до основания. Строение жевательной поверхности M_2 довольно упрощенное, что обусловлено отсутствием добавочных бугорков. Параконид утрачен. Базальный воротничок почти отсутствует.

Описанный зуб мало отличается от второго моляра *U. arvernensis* из Перпиньяна, Одессы и других мест (Депере, 1890; 1892; Роцин, 1956). От M_2 *U. etruscus* (Эрдбринк, 1953) он отличается отсутствием добавочных бугорков.

M_3 маленький, почти круглый, чашеобразно вогнутый, с незначительно приподнятым бордюром вокруг коронки. Бугорки на жевательной поверхности (если они имелись) основательно стерты.

По форме последнего моляра квабеевский *U. arvernensis* близок к *U. arvernensis* из Перрье, Одессы и Перпиньяна, а также к *U. wenzensis* из Венже и *U. etruscus* из Сант-Валке, но отличается от экземпляра *U. arvernensis* (*U. a pyrenaicus*) из Перпиньяна (Депере, 1890, 1892; Стах, 1953; Вире, 1954; Роцин, 1956).

Форма коронки нижнего последнего моляра часто используется для классификации медведей. Между тем мы убедились в том, что

этот признак не совсем надежен. Даже в пределах вида *U. arctos* L. М₃ обнаруживает большую вариацию формы коронки (от почти круглой до значительно удлиненоэллиптической). Мы имели возможность также просмотреть не менее двух десятков М₃ *U. spelaeus* из палеолитических стоянок Грузии, обнаруживающих довольно широкий диапазон изменчивости отмеченного признака.

Таким образом, сравнение квабейского медведя с плиоценовыми и четвертичными видами выявило большое сходство с *U. arvernensis* из плиоцена Европы. Имеющиеся незначительные отличия между квабейской формой и типичной *U. arvernensis* в строении черепа и зубов вполне уместаются в пределы внутривидовой изменчивости.

Общие замечания. Квабейский медведь — самый мелкий представитель плиоценовых медведей. Он обладает узким черепом и укороченной мордой. Зубной аппарат у него полный, но премоляры сильно редуцированы. Указанные в описании материала характерные черты квабейского медведя свидетельствуют об его относительной примитивности и о возможной близости к *U. boeckhi* из лигнитов Барот (Румыния).

Из плиоценовых отложений Европы и Азии описано несколько видов ископаемых медведей, близких друг к другу по общим размерам и характеру озубления. Систематическое положение и филогенетические взаимоотношения этих форм по сей день служат предметом спора. По этому вопросу высказываются порой совершенно противоположные взгляды. Здесь нелишне коснуться некоторых из них.

В 1823 г. из верхнеплиоценовых отложений долины Арно в Италии Ж. Кювье описал новый вид медведя под названием *U. etruscus* Cuv., характерной особенностью которого этот автор считал наличие четырех премоляров в челюсти. Более полная характеристика вида Кювье была дана Шлоссером (1899): корни клыков массивные, в челюсти присутствуют четыре премоляра, из них передние три редуцированы. Р₄ имеет пологий силовый задний склон главного конуса, на молярах почти всегда присутствуют два-три дополнительных бугорка.

Девез де Шабриоль и Буйе в 1827 г. на основании изучения ископаемых остатков (фрагмент черепа мелкого медведя) из Перрье выделили новый вид — *U. minimus* Dev. et Bouill., а всего год спустя, почти в тех же отложениях (близ Перрье) Круазе и Жюбер (1828) установили еще одну новую форму — *U. arvernensis* Cr. et Job.

В верхнеплиоценовых отложениях Монпелье Жерве (1848—1852) находит М₃ мелкого медведя, послуживший основанием для выделения нового вида — *U. minutus* Gerv., впоследствии отнесенного им же к *hyaenarctos insignis* (Жерве, 1867—1869).

В 1890 г. Ш. Депере в составе среднеплиоценовой руссильонской фауны установил существование *U. arvernensis* race *ruscinen-*

sis, характерной особенностью которого он считал общие мелкие размеры, наличие четырех премоляров, латерально уплощенную коронку клыка и ступенчатый профиль заднего склона главного конуса P_4 , а также упрощенные моляры. Депере хотя и писал об очевидной близости описанной им формы к *U. etruscus*, но находил, что расхождение между ними все же имелось. Он сближал руссильонскую форму с *U. arvernensis* Gr. et Job., выделив, однако, новую расу. Медведь из Монпелье *U. minutus* Gerv., по мнению этого автора, идентичен с руссильонским видом (Депере, 1890, стр. 35).

В 1892 г. тот же автор на основании нового ископаемого материала из Перпиньяна подтвердил существование в Руссильоне Франции овернского медведя, выделив на этот раз новую расу *U. arvernensis* race *pyrenaicus*. В последующих работах Депере упоминал только *U. rusciniensis* в качестве самостоятельного вида (Депере, Лиека, 1928). Характерными особенностями нового вида Депере считал следующие: зубы посажены в челюсти не так тесно, как у *U. arvernensis*; клык двухкилевой и латерально уплощенный; между клыком и первым премоляром отсутствует диастема; задний склон главного конуса P_4 ступенчатый с удлиненным талонидом; моляры простые с низкими основными буграми и без добавочных бугорков. M_3 овальной формы.

В Трансильвании близ местности Барот из лигнитовых слоев были извлечены остатки (клык и несколько нижних изолированных зубов) медведя, отнесенные Шлоссером (1899) к новому виду — *U. boeckhi*, характеризующемуся мелкими размерами, более

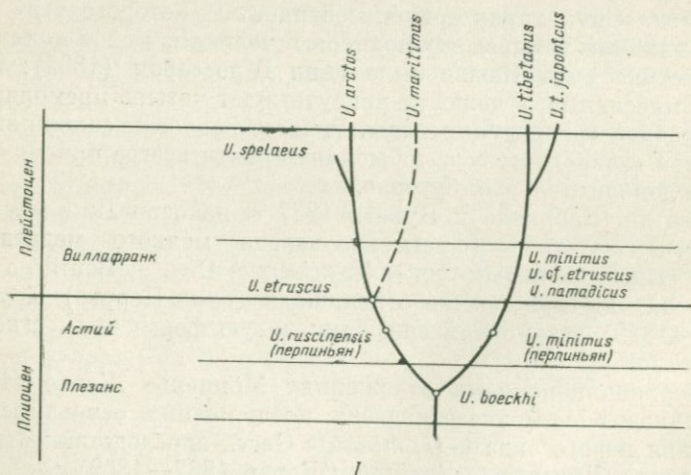


Рис. 8. Филогенетическая схема (I) *U. arctos* и *U. tibetanus* по Эрдбринку (1953)

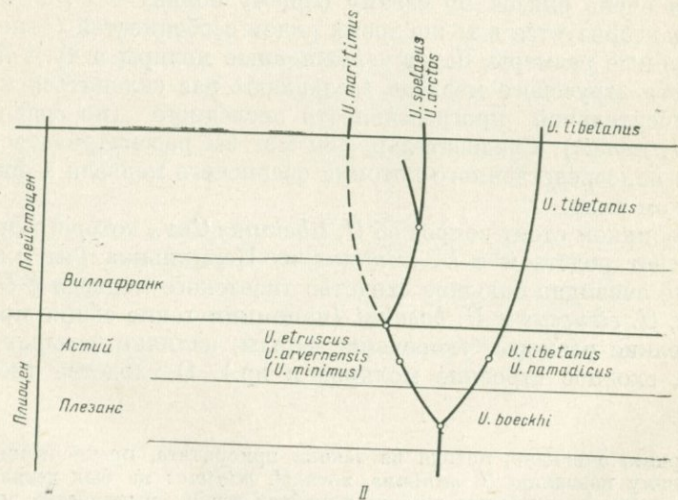
удлиненными по сравнению с M_2 , M_1 простыми молярами, лишенными добавочных бугорков, отсутствием параконида на M_2 и несколько иным, чем у других форм, положением M_3 в челюсти (в основании восходящей ветви). Вследствие этого жевательная поверхность последнего моляра расположена под некоторым углом по отношению к зубному ряду нижней челюсти.

Отложения Барот, содержащие *U. boeckhi*, на основании сопутствующей ему фауны (*Hipparion* sp., *Tapirus priscus*, *Anancus arvernensis*, *Parailurus anglicus* и другие) датируются Шлоссером (1899) понтом и сопоставляются с Пикерми.

Отнесение баротских лигнитов к понту справедливо оспаривается Эрдбринком (1953, стр. 155), который относит эти отложения к среднему плиоцену (плезансу).

Примечательно, что *Ursus boeckhi* рассматривается в качестве примитивной формы филогенетической линии рода *Ursus*, от которой происходят плиоценовые медведи не только Евразии, но и Северной Америки.

Ревизия ископаемых остатков итальянского плиоценового медведя *U. etruscus* Cuv. привело Ристори (1897), вслед за Вайтхофером (1889), к убеждению, что *U. etruscus*, с одной стороны, и *U. arvernensis*, *U. minutus* и *U. minimus* — с другой, — формы, совершенно идентичные и что в плиоценовое время во Франции и в Италии жил только один вид медведей — *U. arvernensis* Cr. et Job. Такого же мнения придерживается большинство более поздних исследователей (Рейхенау, 1906; Бернсен, 1932; Геллер, 1938; Пивто, 1961, и др.), в той или иной степени разделяющих точку



Филогенетическая схема (II) *U. arctos* по нашим данным

зрения Вайтхофера и Ристори о тождестве итальянских и французских плиоценовых медведей.

Другая группа исследователей (Депере, Луека, 1928; Тениус, 1947; Эрдбринк, 1953; Вире, 1954; Рошин, 1956, и др.), наоборот, утверждает, что *U. etruscus* более прогрессивная форма, чем *U. ruscinensis*, и что имеется существенная разница в озублении между *U. arvernensis* и *U. ruscinensis*, с одной стороны, и между *U. arvernensis* и *U. etruscus* — с другой.

Эрдбринк (1953), наиболее последовательный сторонник этой концепции, в своей капитальной работе допускает существование в Ренсильоне двух самостоятельных видов — *U. ruscinensis* Dep. и *U. minimus* Dev. de Chabr. et Bouil. С последним отождествляется *U. minutus* Gerv. и *U. arvernensis* Cr. et Job.¹

По Эрдбринку, в Перпиньяне бок о бок жили две близкие между собой формы — *U. ruscinensis* и *U. minimus*. Первая из них, по мнению этого автора, является промежуточной формой филогенетической линии *U. boeckhi* → *U. ruscinensis* → *U. etruscus* → *U. arctos*, а вторая — другой линии — *U. boeckhi* → *U. namadicus* → *U. tibetanus*. Мы сомневаемся, что такая последовательность могла существовать в природе.

Нам кажется, что все плиоценовые виды из Франции настолько близки друг к другу по характеру строения черепа и зубов, что естественнее всего объединить их под общим видовым названием *U. arvernensis*, как и предлагали в свое время Вайтхофер (1889), Ристори (1897), а в недавнем прошлом Пивто (1961) и др.

У нас нет, однако, такой полной уверенности в отношении возможности отождествления *U. arvernensis* с *U. etruscus*, который хотя и очень близок по своему общему облику с *U. arvernensis*, но характеризуется в то же время рядом особенностей (относительно крупные размеры, более усложненные моляры и др.). Эти особенности этрусского медведя заставляют нас склониться к мысли об относительной прогрессивности последнего (по сравнению с *U. arvernensis*). Следовательно, он мог бы рассматриваться в качестве непосредственного потомка овернского медведя в филогенетическом ряду.

Особняком стоит вопрос об *U. tibetanus* Cuv., которого Эрдбринк связывает родством с *U. minimus* из Перпиньяна (см. схему I). Вполне очевидно большое сходство тибетского медведя с *U. arvernensis*, *U. etruscus* и *U. boeckhi* (напомним такие общие признаки, как мелкие размеры, укорочение морды, наличие четырех премоляров, сходное строение моляров и др.). О сходстве тибетского

¹ Эрдбринк, очевидно, исходя из закона приоритета, предпочтение отдает видовому названию *U. minimus*, хотя *U. minimus* не был детально описан авторами, и прежде чем он приобрел право гражданства, появилась публикация с подробным описанием *U. arvernensis*, которая твердо укоренилась в литературе.

медведя с плиоценовыми формами Европы писали многие исследователи (Шлоссер, 1899; Эрдбринк, 1953; Пивто, 1961, и др.). В этом убедились и мы на основании сравнения тибетского медведя с квабебским. Но следует ли из этого, что тибетская форма берет начало непосредственно от *U. arvernensis* (*U. minimus*, по Эрдбринку). По нашему мнению, такой вывод лишен основания. Тем более что, как утверждает Эрдбринк (1953, стр. 120), остатки *U. tibetanus* найдены в синхронных с европейским виллафранком отложениях.

Очевидно другое: формы двух ветвей, отошедшие от одного исходного родоначальника (*U. boeckhi*), могли иметь много сходных черт, унаследованных от общего предка. Одна линия сохранила эти черты, пронеся их через всю историю развития группы (*U. boeckhi* → *U. tibetanus*), а другая, вероятно, под воздействием многообразия условий существования относительно быстро дифференцировалась, дав начало различным линиям развития урсин. Так, по-видимому, было с филогенетической ветвью *U. boeckhi* → *U. arctos*, от которой, возможно, в начале плейстоцена (схема II) отошло несколько боковых ветвей.

Таблица 8

Промеры (в мм) и индексы черепа

№	Промеры	<i>U. arvernensis</i> Квабеби	<i>U. tibetanus</i> рецент	<i>U. etruscus</i> по Вире (1954)
1	Кондилобазальная длина	ок. 235	300	315—320
2	Общая длина	ок. 240	307	ок. 358
3	Длина лицевого отдела (расстояние от prosthion до линии соединения надглазничных отростков)	125	132	172
4	Длина мозгового отдела (расстояние от линии соединения надглазничных отростков до basion)	142	199	208
5	Длина твердого неба	132	147	—
6	Ширина черепа в области слуховых проходов	88	129	137
7	Ширина черепа на уровне С	50	72	—
8	Ширина лба	63	96	112
9	Высота черепа в затылке	82	92	119
10	Ширина неба между М ¹	24	42	—
11	Высота носовой вырезки	38	43	—
12	Ширина носовой вырезки	34	43	—
	Индексы:			
	3 : 1	52,1	43	—
	4 : 1	59,2	64,8	—
	6 : 1	36,6	42,0	—
	8 : 1	26,2	31,2	—

Таблица 9

Промеры (в мм) и индексы нижней челюсти

№	Промеры	<i>U. arvernensis</i> Квабеби	<i>U. arvernensis</i> по рисункам Депере (1890)	<i>U. tibetanus</i> рецент
1	Длина нижней челюсти	171	214	209
2	Высота горизонтальной ветви на уровне Р ₁	42	48	53
3	То же на уровне М ₃	47	56	56
4	Ширина челюсти на уровне С	32	—	45
5	Ширина челюсти в суставных валиках	92	—	142
6	Наибольшая высота челюсти	97	110	126
7	Толщина горизонтальной ветви на уровне М ₁	13	—	15
8	Высота симфиза	ок. 44	—	77
	Индексы:			
	2 : 1	24,5	22,4	25,3
	6 : 1	56,7	51,4	60,3

Таблица 10
Промеры верхних зубов (в мм)

№	Промеры	<i>U. arvernensis</i> Квабеби	<i>U. arvernensis</i> по Эрдбри- ку (1953)	<i>U. arvernensis</i> по рисункам Пивто (1961)	<i>U. tibeta- nus</i> процент
1	Длина зубного ряда (P ¹ — M ²)	82	—	93	85,5
2	Длина премоляров (P ¹ — P ⁴)	32	—	47	38
3	Длина моляров (M ¹ — M ²)	50	—	44	48
I ¹	{ длина ширина	—	—	—	8
		5	—	—	5
I ²	{ длина ширина	8	5	—	7,5
		5,5	4,5	—	6,5
I ³	{ длина ширина	9	11	—	9
		7,5	6,5	—	8,5
C	{ длина ширина высота	20	20,5	—	23
		13	15,5	—	15
		32	—	—	36
P ¹	{ длина ширина	8	—	6,8	7
		6	—	3,7	6
P ²	{ длина ширина	6	—	4,4	—
		5	—	3,7	—
P ³	{ длина ширина	6,7	—	6,2	4,8
		5	—	3,7	7
P ⁴	{ длина ширина	15	14	15	13
		10	—	8,7	8,8
M ¹	{ длина ширина	20	17	18,7	19,8
		16,5	—	13,1	14,5
M ²	{ длина ширина	31	22	26,2	28
		17	—	15	15

Таблица 11

Промеры нижних зубов (в мм)

№	Промеры	<i>U. arvensis</i> Квабеби	<i>U. cf. efriuscus</i> Тейяр (1940)	<i>U. arvensis</i> по рисун- кам Депере (1890)	<i>U. arvensis</i> по ри- сункам Пивго (1961)	<i>U. tibetanus</i> рецент	<i>U. boeckhi</i> по Эрлбрин- ку (1953)	<i>U. arvensis</i> по Эрл- бринку (1953)
1	Длина зубного ряда (P ₁ — M ₃)	94	—	103	98,7	96,0	—	—
2	Длина премо- ляров (P ₁ — P ₄)	39	—	38	—	37	—	—
3	Длина моляров (M ₁ — M ₃)	55	57; 58	64	61,2	59	—	—
C	{ длина ширина высота	20	—	18	—	23	—	27; 22
		12	—	—	—	14,5	—	—
		28	—	32	—	31	—	36; 29
P ₁	{ длина ширина	9	—	—	—	7	—	6,5
		6	—	—	—	5	—	4,5
P ₂	{ длина ширина	6	—	—	—	5	—	4,5
		5	—	—	—	4	—	5
P ₃	{ длина ширина	7	—	—	—	4	—	5; 6,5
		5	—	—	—	5	—	4; 4,5
P ₄	{ длина ширина	12	—	12	13,7	10	12	12,5; 10
		7	—	8	7,5	6	5,5	8; 6
M ₁	{ длина ширина	22	20—22	24	23,7	21	20,5	24; 22,5
		11	9—11	12	11,2	9	10	12,5; 9
M ₂	{ длина ширина	22	20; 22	22	22,5	21,5	18	22; 20
		13,5	11; 12	14	14,4	12	11	14; 10,5
M ₃	{ длина ширина	15	14; 15,5	18	16,2	16	14	18,5; 14,5
		13,5	12; 13	13	13,7	12,8	10,8	13; 11

Род (?) *Therailurus* Piveteau, 1948

Рис. 9; табл. V, фиг. 1

Материал. Фрагмент правой ветви нижней челюсти (K-238).

Описание и сравнение. От нижней челюсти сохранилась лишь часть правой горизонтальной ветви со среднестертыми P_4 и M_1 . Судя по этому обломку, нижняя челюсть была относительно низкой и тонкой, в общем довольно стройной (высота челюсти позади M_1 32 мм; толщина ветви там же 12,5 мм; длина P_4 21 мм; длина M_1 25 мм).

По размерам фрагмента челюсти и коренных зубов (P_4 , M_1) экземпляр относится, скорее всего, к крупным кошкам в широком понимании. Довольно изящная форма, мягкие очертания, а также относительно мелкие (для крупных кошек) размеры челюсти исключают возможность ее отнесения к подсемейству Machairodontinae. Эти же признаки сближают квабебскую кошку с представителями подсемейства Nimravinae.

P_3 крупный, длинный, с незначительным утолщением в задней части зуба. Главный конус высокий, острый и заметно наклонен назад. Передний дополнительный конус хорошо представлен, но он заметно ниже главного конуса. Почти аналогичное строение и размеры имеет задний дополнительный конус, позади которого развит талонид.

M_1 относительно крупный, сравнительно плоский, с хорошо развитыми параконидом и протоконидом. На месте метаконида имеется незначительное утолщение, переходящее в задний режущий край протоконида. Разделяющая параконид и протоконид выемка широкая и глубокая. Коронка зуба относительно низкая (рис. 9).

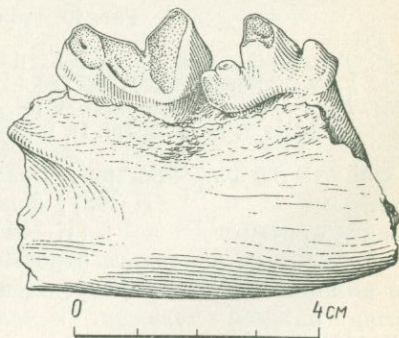


Рис. 9. (?) *Therailurus* sp. Фрагмент нижней челюсти с P_4 , M_1

Сравнивая описываемые зубы с соответствующими зубами квабейского саблезубого тигра, мы видим весьма значительную разницу между ними: P_4 описываемого хищника отличается от P_4 квабейского махайрода меньшими размерами, относительно уплощенными, менее развитыми дополнительными конусами и большей заостренностью главного конуса. На M_1 различия менее заметны, но все же относительно мелкие размеры и большая уплощенность конусов у квабейского хищника свидетельствуют о том, что образец не может принадлежать ни одному представителю подсемейства *Machairodontinae*.

Квабейский *Therailurus* сильно отличается также от современного тигра (*Panthera tigris*). Во-первых, у квабейской формы коронки P_4 , и особенно M_1 , более низкие, чем у настоящего тигра. Во-вторых, конусы у первой более заострены и уплощены, в отличие от более тупых и массивных у тигра, и, что особенно характерно, конусы на P_4 у квабейского хищника заметно наклонены назад, тогда как у тигра конусы стоят вертикально.

Почти те же признаки отличают квабейского *Therailurus* и от современного льва (*Panthera leo*).

Наибольшее сходство описанные P_4 и M_1 из Квабеби обнаруживают с соответствующими зубами представителей подсем. *Nimravinae* (Труссар, 1885), и в частности руссийонского *Therailurus*. Общими для сравниваемых хищников являются почти одинаковые размеры и пропорции нижней челюсти и коренных зубов (P_4 и M_1), а также сходство в их строении. Однако из-за недостатка материала находим предпочтительным воздержаться от окончательного отнесения нашей формы к роду *Therailurus*.

ПОДСЕМЕЙСТВО FELINAE TROUESSART, 1885

Род *Felis* L., 1758

Felis (Lynx) issidorensis Cr. et Job.

Рис. 10; табл. V, фиг. 2—4

1828. *Felis brevirostris*. Cr. et Job., Recher. oss foss. Puy-de-Dome, p. 165.

1890. *Felis* sp. Deperet, Mém. soc. géol. Fr., 3, p. 41, pl. III, f. 10.

1954. *Felis (Lynx) issidorensis*. Viret, Nouv. archives du Museum d'Hist. Nat. de Lyon, f. IV, p. 70, pl. II, f. 2—5, pl. 17, f. 9.

Материал. Фрагмент правой верхней челюсти, со средне-стертыми P^3 и P^4 (К-243); фрагмент левой верхней челюсти со среднестертыми P^3 и P^4 (К-244); правая ветвь нижней челюсти, с обломанным венечным отростком (К-242); фрагмент левой ветви нижней челюсти с поврежденным M_1 (К-241); фрагмент левой ветви нижней челюсти. В челюсти сохранились клык, P_3 и P_4 (К-240); лучевая кость хорошей сохранности (К-247); верхний

отдел второй пястной кости (К-248); верхний отдел пятой плюсневой кости.

Описание и сравнение. По материалам из Квабеби трудно что-либо сказать существенное о черепе животного. Имеющиеся в нашей коллекции фрагменты верхнечелюстных костей показывают, что лицевая часть черепа у него была относительно низкой. На уровне P^3 имеется довольно крупное подглазничное отверстие овальной формы.

Нижняя челюсть (рис. 10) имеет довольно высокую горизонтальную ветвь, незначительно выпуклую снаружи и заметно вогнутую изнутри, ближе к нижнему краю челюсти. Симфиз челюсти относительно глубокий и наклонен вниз и назад. Резцовая часть нижней челюсти сравнительно широкая. На уровне диастемы имеется маленькое подбородочное отверстие. Венечный отросток частично обломан, но заметно, что он был относительно высоким. Ямка для жевательной мышцы глубокая и широкая. Диастема между клыком и третьим премоляром заметно вогнута.

Зубы. *Верхние зубы*. P^3 относительно крупный (табл. 12) и имеет характерное для кошек строение. Главный конус высокий и острый. По передне-внутреннему краю главного конуса имеется довольно четко выраженный гребень. Позади него развит добавочный конус умеренной величины. Зуб в задней части незначительно утолщен, благодаря четко выраженному воротничку. P^4 по строению мало чем отличается от соответственного зуба современных рысей. Зуб трехдольчатый. Амфикон высокий с довольно острыми режущими краями. Впереди амфикона развит хорошо выраженный парастиль конической формы. Задний конус — метастиль имеет гребнеобразную режущую поверхность, занимающую одну треть длины всего зуба. Протокон образует самостоятельный конус и расположен на уровне переднего дополнительного конуса.

Нижние зубы. В челюсти из резцов сохранился лишь I_3 . Он очень маленький, относительно низкий, с чуть расширенной верхней коронкой.

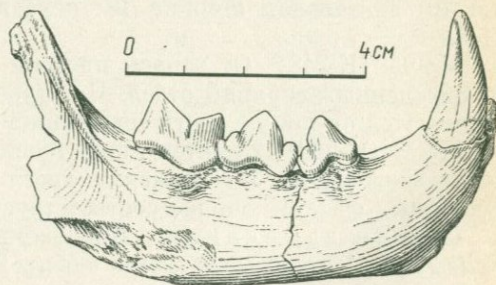


Рис. 10. *Felis (Lynx) issidorensis* Gr. et Job. Нижняя челюсть

Клык конической формы, незначительно сжат с боков, особенно у основания, и имеет продольные бороздки, характерные в основном для представителей подрода *Lynx*. Клык расположен чуть косо к продольной оси нижней челюсти; при этом передний край клыка направлен наружу, а задний внутрь.

P₃ относительно маленький (табл. 13), с высокой коронкой. Главный конус зуба занимает едва ли не всю длину коронки. Впереди этого конуса расположен едва заметный бугорок, а позади маленький низкий дополнительный конус и воротничок.

P₄ несравненно крупнее предыдущего зуба, имеет хорошо развитый главный конус, а также четко выраженные передний и задний дополнительные конусы. У задней кромки зуба имеется умеренно развитый воротничок.

M₁ по длине коронки незначительно больше последнего предкоренного зуба. Он относительно плоский и имеет высокие режущие передний и задний конусы; при этом передний конус чуть ниже заднего. Метаконид отсутствует.

По размерам и строению нижних зубов квабебская форма почти ничем не отличается от современных и ископаемых представителей данной группы кошек. Заметна лишь некоторая массивность нижней челюсти и, возможно, ее относительно большая высота у ископаемых форм.

Кости конечностей. *Лучевая кость* (K-247) стройная и длинная. Верхняя головка кости наклонена вовнутрь и отделена от диафиза маленькой шейкой. Диафиз луча почти прямой с чуть вышуклой передней и сильно вогнутой задней поверхностями. Лучевая бугристость сильно выражена и имеет форму вытянутого эллипса. Переход от диафиза к дистальному суставному концу резкий. На латеральной стороне дистального отдела имеется маленькая фasetка для сочленения с локтевой костью. На передней поверхности связочные бугры хорошо развиты.

Размеры лучевой кости (в мм): полная длина кости 186; ширина проксимального конца 16; передне-задний диаметр там же 14; ширина диафиза посередине 14; передне-задний диаметр там же 10; дистальная ширина 19; передне-задний диаметр там же 15,5.

Mc II (K-248). От второй пястной кости сохранился заметно поврежденный верхний отдел. По строению и размерам мало чем отличается от той же кости современной рыси.

Mt V (K-223). Имеется лишь проксимальный суставной отдел плюсневой кости. По размерам кости и расположению верхних суставных фasetок вполне соответствует современным формам.

Общие замечания. Ископаемые кошки, относимые к *Felis (Lynx) issidorensis*, очень близки к современным *Lynx lynx* L., и различия между ними в строении нижней челюсти и зубов почти незаметны. О большом сходстве ископаемых кошек этой группы с рецентными представителями *Lynx* писал еще Деперо

(1890, стр. 42). Отмеченные нами несколько бóльшая, чем у современных форм, массивность и высота нижней челюсти не могут служить надежным критерием для определения ископаемых форм. По-видимому, рыси не испытали существенных изменений с плиоцена до наших дней.

Таблица 12
Промеры верхних зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Felis (Lynx) issidorensis</i> Квабеби	по Деспере (1890)		<i>F. (Lynx) lynx</i> процент.	
			<i>F. perrieri</i>	<i>F. issidorensis</i>		
1	P ₃ {	длина	16; 15,5	—	12,5 *	15
		ширина	9; 9	—	—	—
2	P ₄ {	длина	22	—	18 *	20
		ширина	13; 13	—	10 *	—

* Вычислен по рисункам

Таблица 13
Промеры нижней челюсти и зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Felis, (Lynx) issidorensis</i>	<i>F. perrieri</i>	<i>F. issidorensis</i>	<i>F. (Lynx) lynx</i>	
		Квабеби			по Деспере (1890)	процент
1	Высота челюсти перед P ₃	21	—	17 *	18	
2	То же позади M ₁	22,5	—	18 *	21	
3	Длина диастемы (C—P ₃)	12	—	12	12	
4	Длина ряда (P ₃ —M ₁)	36	—	37 *	34	
5	Высота симфиза	27	—	—	25	
6	P ₃ {	длина	9	10	10; 10	9,5
		ширина	5,5	—	—	—
7	P ₄ {	длина	13	12	12; 12	12,5
		ширина	6	—	—	—
8	M ₁ {	длина	14,5	15	15; 14	14
		ширина	6	—	—	—
9	C {	длина	9	—	9 *	9
		ширина	7	—	—	6
		высота	21	—	18	20

* Вычислен по рисункам

Остатки *Felis (Lynx) issidorensis* хотя и не в большом количестве, но часто встречаются в местонахождениях руссильонского и виллафранкского возраста. Иногда их определяют как *F. brevirostris*, но чаще, особенно за последнее время, эту форму с полным основанием сводят в синонимику *F. (Lynx) issidorensis*. Стратиграфическое значение описываемых кошек весьма ограничено.

ПОДСЕМЕЙСТВО MACHAIRODONTINAE GILL, 1872

Род *Machairodus* Kaup, 1833

Типовой вид. *Machairodus aphanistus* Kaup (1833) верхний миоцен или нижний плиоцен; Эпшельсгейм.

Диагноз¹. Саблезубый тигр крупных размеров, с удлинённым и относительно узким черепом. Мозговая коробка относительно высокая, длинная и узкая; морда значительно удлинена; сагиттальный гребень сильно развит; скуловые дуги высокие, мало расходящиеся в стороны. Нижняя челюсть с глубоким симфизом и мощным подбородочным гребнем. Верхние клыки длинные, плоские, саблевидные, слегка загнуты назад, с режущими зазубренными краями; нижние клыки относительно слабые, овальные, с зазубренными краями. P_2^2 чаще всего отсутствуют; P_3^3 значительно редуцированы; P_4^4 с рудиментарным протоконом; P_4 с тремя загнутыми конусами; M_1 мощный, без метаконида; нижние резцы и клыки значительно возвышены над коренными зубами.

Сравнение. Прежде чем окончательно решить, к какому роду подсем. Machairodontinae отнести квабейскую форму, не мешает подчеркнуть, чем именно отличаются друг от друга поздне-неогеновые евразийские роды (*Machairodus*, *Homotherium*, *Meganttheron*, *Paramachairodus*) этого подсемейства.

Род *Machairodus* Kaup (1833) отличается от *Homotherium* Fabrini (1890) главным образом относительной узостью черепа, более изогнутыми и относительно узкими верхними клыками, меньшим расхождением скуловых дуг, очень глубоким симфизом и высоким положением резцовой части нижней челюсти по отношению к альвеолярному краю коренных зубов. Кроме того, виды *Homotherium* по абсолютным размерам, по-видимому, несколько уступают представителям *Machairodus*.

Имеется и много общего между *Machairodus* и *Homotherium*. Это прежде всего почти одинаковая длина зазубренных верхних клыков, сильная редукция предкоренных зубов и значительная длина диастемы. Впрочем, два последних признака в той же сте-

¹ Составлен по данным Буля (1901), Метью (1929), Пилгрима (1931), Каупа (1933) и др.

пени свойственны и представителям рода *Meganthereon* Cr. et Job. (1828), с чем и связана трудность, с которой часто сталкиваются исследователи при определении саблезубых кошек неогена и плейстоцена по фрагментарному материалу.

От *Meganthereon* род *Machairodus* отличают относительно крупные размеры последнего, более удлиненная морда, отсутствие подбородочного апофиза на нижней челюсти, а также более широкие и зубчатые верхние клыки, в противоположность более узким, лишенным зазубренности клыкам у *Meganthereon*.

Как уже отмечено выше, сходство между *Meganthereon*, *Machairodus* и *Homotherium* в основном выражается в наличии на нижней челюсти у них довольно длинной и вогнутой диастемы и в значительной редукции P_3 , имеющего иногда вид однокорневого одноконусного зубчика. Впрочем, не у всех видов *Meganthereon* наблюдается такая сильная редукция P_3 . По мнению Метью (1929, стр. 505), сильная редукция третьего предкоренного зуба не характерна для *Meganthereon*, а является, скорее всего, индивидуальной особенностью.

Существенно отличается род *Machairodus* от *Paramachairodus* Pilgrim (1913), от которого он разнится относительно длинной мордой, более мощными верхними клыками, возвышающимся резцовым отделом нижней челюсти над уровнем коренных зубов, длинной диастемой и более глубоким симфизом.

Ввиду очевидности отличия представителей *Machairodus* Каур от других, более древних, а также американских саблезубых тигров их сравнение с последними представляется излишним. Как будет видно из дальнейшего описания материала, правильное всего квабеского саблезубого тигра отнести именно к роду *Machairodus*.

В пользу такого решения могут быть приведены следующие соображения.

1. Квабеский саблезуб, так же как и все представители рода *Machairodus*, имеет довольно длинный, узкий, с удлиненной мордой череп.

2. Скуловые дуги мало расходятся в стороны.

3. Верхний клык длинный, плоский, саблеобразно загнутый и имеет острые зазубренные края.

4. Нижний клык по размерам значительно меньше верхнего и уподобляется резцам, хотя относительно крупнее последних.

5. Нижний клык и резцы расположены значительно выше уровня альвеолярного края нижних коренных зубов.

6. Нижняя челюсть имеет довольно глубокий симфиз и относительно мощный подбородочный гребень.

7. P_2^3 отсутствует.

8. M_1 лишен метаконида.

Все перечисленные признаки весьма характерны для представителей рода *Machairodus* и включены в его диагноз.

Общие замечания. Систематика махайродонтин, в том числе и рода *Machairodus*, основательно запутана. Несмотря на ряд серьезных работ (Годри, 1863; Буль, 1901; Метью, 1929; Пилгрим, 1931, и др.), посвященных саблезубым тиграм, важнейшие вопросы филогении и систематики этой своеобразной группы хищных остаются пока не решенными. Так же обстоит дело и с объемом рода *Machairodus*.

В литературе намечаются в основном две тенденции: одни исследователи объединяют всех саблезубых кошек под общим родовым названием *Machairodus* Каур (Громова, 1962, частично Метью, 1929, и др.); другие же (Кретцой, 1929) становятся на путь умножения новых родовых и видовых названий махайродонтин, усложняя в еще большей степени систематику этой группы ископаемых кошачьих. Попытка Пилгрима (1931) создать для европейских саблезубых кошек более или менее естественную классификацию также осталась безрезультатной.

Наиболее удовлетворительной нам представляется все же классификация махайродонтин, предложенная Симпсоном (1945), которой мы и придерживаемся.

Machairodus davitašvili sp. nov.

Рис. 11—16; табл. VI—VIII, фиг. 1—3

Голотип. Череп. Квабеби, акчагыл, колл. Института палеобиологии АН Груз. ССР (К-14).

Диагноз. Саблезубая кошка крупной величины, с довольно длинным, узким и относительно низким черепом (основная длина черепа 257 мм); скуловые дуги массивные, слабо расходящиеся в стороны; сагиттальный гребень сильно развит, нижняя челюсть относительно высокая и массивная; симфиз глубокий; диастема длинная и сильно вогнутая. Верхний клык длинный, плоский, загнутый, с зазубренными режущими краями. P_2^2 отсутствуют; P значительно редуцированы; M_1 без метакона.

Материал. Череп (К-14) сравнительно хорошей сохранности: незначительно повреждены скуловые дуги и сагиттальный гребень; с левой стороны обломаны клык и P^3 , а с правой только P^4 . Оба зуба сильно стерты, особенно P^4 . Череп незначительно сплюснен с боков.

Нижняя челюсть (К-9) представлена только неполной левой горизонтальной ветвью и полным резцовым отделом. В челюсти сохранились P_3 — M_1 и все шесть резцов; изолированный сильно стертый правый M_1 (К-801); плечевая кость полной сохранности (К-1059); проксимальный конец лучевой кости и обломок локтевой кости в сочленении с лучевой (К-803); проксимальный конец бедренной кости (К-805) и дистальный отдел большой берцовой кости (К-2025).

Череп крупных размеров. По величине черепа квабевский саблезубый тигр очень близок к *M. aphanistus* из Тараклии, описанному Рябининим (1929, стр. 110—111), но уступает китайскому *M. palanderi* (Чан, 1957).

Череп относительно длинный и узкий (табл. 14, рис. 11, 12). Лицевая часть черепа, хотя незначительно сплюснута с боков, довольно узкая. Носовые кости узкие и умеренно длинные. Носовая вырезка относительно высокая. Верхнечелюстные кости заметно вздуты, что связано с сильным развитием клыков. Подглазничные отверстия (*foramina infraorbitalia*) большие, овальной формы.

Скуловые дуги мощные, высокие и слабо расходящиеся в стороны. Расхождение скуловых дуг у квабевского махайрода слабее, чем у тараклийского и китайского (табл. 14).

Лобная часть черепа относительно узкая. По относительной ширине лба квабевская форма значительно уступает всем представителям рода *Machairodus*.

Глазницы большие, продольноовальных очертаний. Заглазничный отросток (*proc. postorbitalis*) широкий и умеренно длинный. Сагиттальный гребень местами обломан, но сохранившаяся часть свидетельствует о его сильном развитии.

Мозговая коробка черепа довольно узкая и длинная. Теменные кости слабо выпуклы. Затылочная часть черепа незначительно повреждена, но заметно, что она довольно высокая. Затылочные гребни резко выражены. Затылочное отверстие (*for. magnum*) круглое, значительной ширины. Затылочные мышечки широкие и высокие. Основная затылочная кость относительно короткая, заметно суживающаяся кпереди.

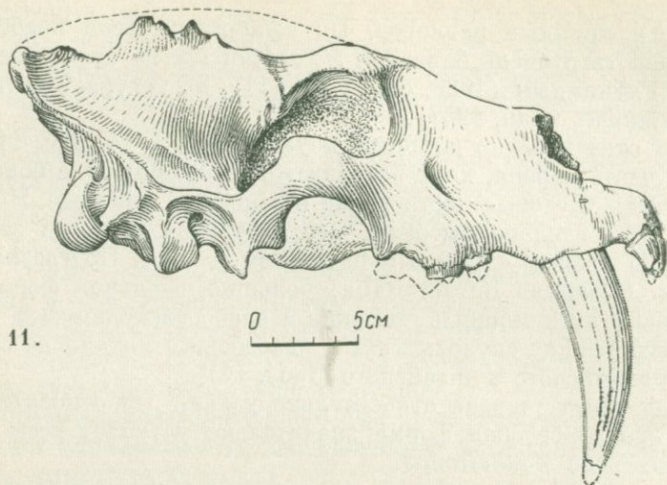
Слуховая камера (*bulla tympani*) сохранилась только с левой стороны. Она имеет четырехгранную форму и незначительно вогнута снизу.

Яремное отверстие (*for. lacerum posterior*) узкое и непосредственно примыкает к слуховому барабану. Сочленовная ямка в виде поперечного широкого желобка хорошо сохранилась с правой стороны черепа, а с левой значительно повреждена.

Нёбные кости относительно узкие и короткие. Резцовые отверстия длинные и узкие. Форма заднёнбной вырезки овальная; ее передний край расположен на уровне задней части P^4 .

Диастема между клыком и P^3 относительно короткая, а между S и I^3 очень длинная. По длине диастемы квабевская форма резко отличается от других представителей рода.

Нижняя челюсть (рис. 13). Несмотря на сильное повреждение нижней челюсти ($K-9$), все же сохранившаяся часть левой ветви и довольно полный резцовый отдел дают возможность получить полное представление о ее строении.



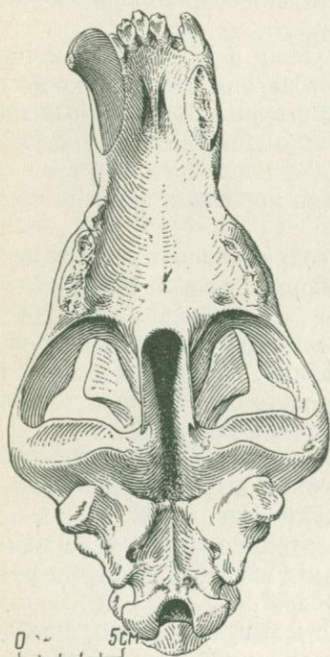
11.

0 5cm

Рис. 11. *Machairodus davitašvili* sp. nov.
Череп сбоку

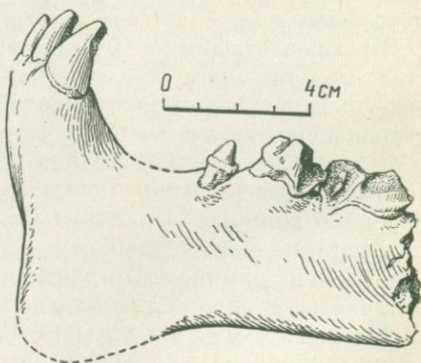
Рис. 12. *Machairodus davitašvili* sp. nov.
Череп снизу

Рис. 13. *Machairodus davitašvili* sp. nov.
Нижняя челюсть сбоку



12.

0 5cm



13.

0 4cm

Нижняя челюсть относительно высокая и массивная (табл. 15). Лабиальная поверхность горизонтальной ветви незначительно вогнута, а лингвальная выпукла. Нижний край челюсти на уровне P_4 значительно вогнут.

Резцовая часть челюсти резко приподнята и расположена почти под прямым углом к продольной оси горизонтальной ветви. Симфиз очень глубокий; подбородочный апофиз, судя по поврежденному нижнему краю челюсти, по-видимому, отсутствовал, и на его месте развит довольно рельефный гребень.

Диастема длинная, но короче, чем на нижней челюсти *Machairodus tingii*. В области диастемы челюсть сильно вогнута и сужена.

Зубы. Верхние зубы. На черепе сохранились пять резцов (недостает левого второго резца), правый клык, сильно разрушенный P^4 с левой стороны и стертый почти до основания P^3 с правой стороны.

I^1 конической формы, с расширенной средней частью коронки. Расширение коронки резца происходит с обеих сторон за счет довольно хорошо выраженных зубцов. У резцов корни длинные и продольно уплощенные.

I^2 имеет аналогичное с I^1 строение. Разница состоит лишь в том, что второй резец незначительно шире и крупнее первого и поставлен чуть косо. Передняя поверхность резца равномерно выпукла, а задняя уплощенно вогнута.

I^3 несравненно крупнее первых двух резцов и существенно отличается от них по строению коронки. Этот зуб имеет клыкообразную форму и отличается от нижнего клыка разве только тем, что имеет с внутренней стороны маленький зубец. Коронка описываемого резца представляет собой заостренный, довольно массивный конус с округлым сечением. С внутренней стороны, почти у основания, развит маленький зубец. Передняя поверхность заметно выпукла, а задняя округло вогнута. Резец умеренно загнут назад, наподобие клыка.

Судя по промерам, квабевский махайрод обладал довольно мощными массивными резцами (табл. 16), превосходя в этом отношении более крупные по абсолютным размерам виды саблезубов.

О форме верхнего клыка квабевского махайрода можно судить по хорошо сохранившемуся на черепе правому клыку. Он очень крупный, высокий, (табл. 16), сильно уплощен с боков и поэтому почти плоский. Клык сильно изогнут продольно и имеет режущие, заметно зазубренные передний и задний края. Зазубренность на переднем крае прослеживается на $\frac{2}{3}$ высоты коронки. Нижняя $\frac{1}{3}$ коронки заметно уплощена по сравнению с остальной частью и лишена зазубринок. Задний край клыка зазубрен почти до основания коронки.

Судя по выпуклому следу корня клыка на верхнечелюстной кости, можно думать, что он не уступает по размерам коронке зуба.

По высоте верхнего клыка квабейский саблезубый тигр превосходит всех представителей рода *Machairodus*. Почти таких же размеров верхний клык имеет лишь китайский понтический *M. palanderi* Zdansky (1924), но у квабейского махайрода все же клык несколько выше, чем у китайской формы, уступая ей только в ширине и длине.

P^2 отсутствует, и, по-видимому, этого зуба не было в челюсти вообще.

P^3 заметно редуцирован и состоит из двух маленьких конусов. Коронка зуба очень низкая и, по-видимому, двухкорневая.

Обычно у представителей рода *Machairodus* P^3 почти в два раза короче длины P^4 и редко имеет менее 50% длины хищнического зуба. У квабейской же формы длина P^3 едва составляет 30% длины P^4 . Сильную редукцию третьего подкоренного зуба отмечают и у *Homotherium nichovanensis* Teil. et Piv. (1930).

P^4 , к сожалению, разрушен, поэтому трудно судить о характере строения этого, важного в зубном аппарате хищников, зуба. Можно лишь сказать, что зуб был довольно крупный (длина 37 мм), хотя и уступал в этом отношении соответствующему зубу других представителей рода.

Не совсем ясно, имел ли квабейский саблезубый тигр M^1 . Дело в том, что позади P^4 нет места, где бы мог поместиться первый моляр. Скорее всего, этого зуба не было вообще.

Нижние зубы. На нижней челюсти сохранились все шесть резцов, левый клык, P_3 , P_4 и M_1 . В коллекции имеется также изолированный правый M_1 , несомненно, принадлежащий к этой же нижней челюсти.

I_1 маленький, относительно низкий. С внешней стороны резец снабжен хорошо выраженным зубцом.

I_2 почти в два раза крупнее I_1 , конической формы. С обеих сторон имеются у него маленькие зубцы. При этом внутренний зубец расположен выше внешнего зубца, который к тому же сильнее развит.

I_3 гораздо крупнее двух предыдущих резцов, имеет конусообразную коронку и маленький зубец с внутренней стороны.

Клык по форме и размерам уподобляется скорее резцам, особенно крайним. Он лишь немного крупнее третьего резца и имеет относительно низкую конусообразную коронку. Режущие края клыка зазубрены, по крайней мере, задний край (о переднем судить трудно, из-за стертости).

При описании верхних зубов мы отмечали, что у квабейского махайрода наблюдается заметное укрупнение резцов. Это подтверждается и на нижних резцах, которые превосходят соответствующие резцы других форм как по своим абсолютным, так и относительным размерам (табл. 17). С этим связано несомненно наблюдаемое у квабейского саблезубого тигра значительное расширение резцового отдела.

P_2 отсутствует.

P_3 редуцирован до однокорневого одноконусного зубчика. Перед главным конусом, у основания коронки, имеется маленькое утолщение в виде символического бугорка, а позади него едва намечается конусовидное образование. Главный конус относительно высокий, острый, с зазубренными режущими краями. Не вполне ясно, мог ли функционировать этот зуб. Сомнение вызвано его относительно низким положением по отношению к другим кореным зубам, а также тем обстоятельством, что в описываемой челюсти при относительно сильной стертости P_4 и M_1 , P_3 абсолютно не тронут стиранием. Мы склонны думать, что он не функционировал. Такое предположение подкрепляется и тем, что этому зубу не противопоставлен в верхней челюсти соответствующий зуб.

P_4 крупный, заметно удлинённый. Главный конус довольно массивный, занимает больше трети длины зуба. Передний дополнительный конус сильно развит, но заметно уступает по высоте и длине главному конусу. Задний дополнительный конус хорошо выражен, но все же слабее переднего.

У задней стенки зуба имеется еще один конус, который меньше других дополнительных конусов и имеет форму талонида. В целом зуб довольно массивный, но заметно мельче того же зуба у других представителей рода.

M_1 крупнее других в челюсти. Он разделен внутренней глубокой выемкой на две половины (параконид и протоконид). Обе эти половинки массивные, незначительно уплощенные с внутренней стороны, с режущими, острыми краями. Метаконид отсутствует. В целом коронка зуба сравнительно низкая.

Кости конечностей. *Плечевая кость* (К-1059) полной сохранности. Кость относительно крупных размеров (табл. 18, рис. 14). Диафиз кости отличается стройностью. Суставная головка сферической формы, заметно отогнута назад и нависает над диафизом. Большой бугор очень рельефный, чуть загнут медиально и расположен выше относительно менее развитого малого бугра. Гребень большого бугра хорошо выражен. Диафиз кости в верхней части уплощен с боков, а в нижней — спереди-назад. Дистальная часть кости широкая с сильно развитыми надблоковыми латеральным и медиальным мышцелками. Локтевая ямка широкая, высокая и глубокая. Надмышцелковое отверстие щелевидной формы. Надблоковое отверстие отсутствует.

От *лучевой кости* (К-803) имеется лишь проксимальный конец, сочлененный с фрагментом локтевой кости. Описываемые остатки предплечья настолько сильно повреждены, что не дают возможности подметить характерные черты его строения. Лучевая кость, если судить по ширине проксимального конца (около 39 мм) и диафиза (21,5 мм), по-видимому, довольно стройная.

Бедренная кость (К-805) представлена проксимальным концом и большей частью диафиза (рис. 15). Кость довольно крупная и

стройная. Головка бедра круглая, отдаленная от диафиза шейкой. Межвертельная ямка очень глубокая. Большой вертел круглый, расположенный на одном уровне с головкой кости. Малый вертел имеет шишкообразную форму. Диафиз кости почти круглый, с острым килем на задней стороне, вдоль продольной оси кости.

Размеры (в мм): ширина проксимального конца 75; диаметр головки 33; ширина диафиза 30; его передне-задний диаметр 24.

Большая берцовая кость (К-2025). В коллекции имеется лишь дистальный отдел большой берцовой кости со значительной частью диафиза (рис. 16). Кость относительно крупная, стройная. Диафиз кости угловатого сечения с заметным гребнем в передней поверхности. Нижний блок относительно широкий: отношение передне-заднего диаметра дистального конца к его ширине составляет около 83%. Медиальная лодыжка со значительным выступом.

Размеры (в мм): ширина диафиза 25,5; его передне-задний диаметр 24; ширина дистального конца 47; его передне-задний диаметр 39.

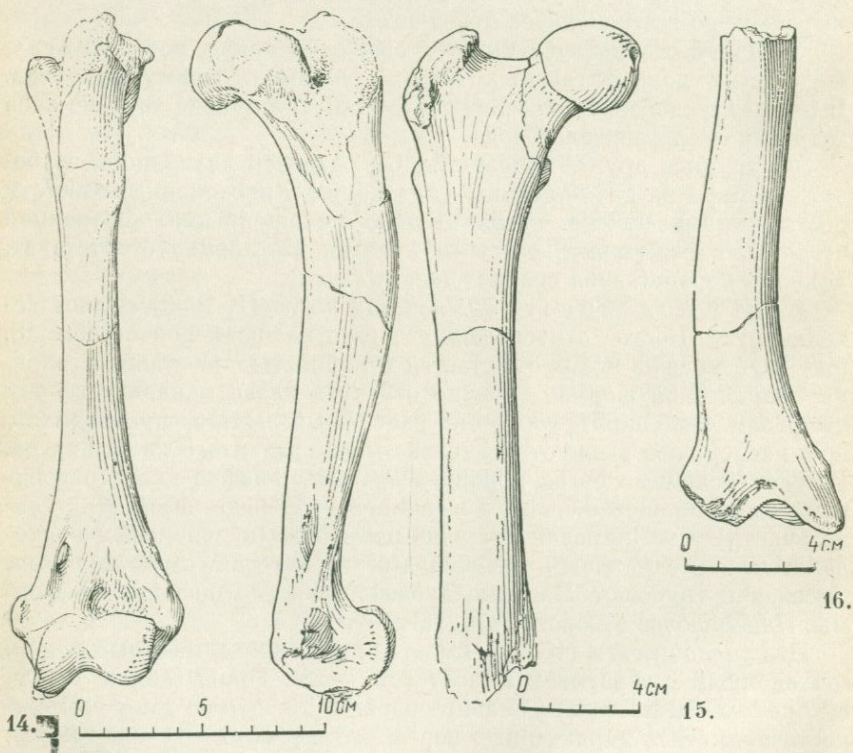


Рис. 14. *Machairodus davitašvilii* sp. nov. Плечевая кость

Рис. 15. *Machairodus davitašvilii* sp. nov. Бедренная кость

Рис. 16. *Machairodus davitašvilii* sp. nov. Большая берцовая кость

Общие замечания. Как явствует из описания, квабевский саблезубый тигр характеризуется средними размерами, сравнительно длинной мордой, относительно крупными резцами и соответственно этому расширением резцового отдела в целом, сильной редукцией коренных зубов, длинными плоскими зазубренными верхними клыками, относительно низкой, но массивной нижней челюстью, значительно приподнятым над уровнем коренных зубов резцовым отделом нижней челюсти, очень длинной и вогнутой диастемой.

Все перечисленные черты указывают на родственную связь квабевского саблезуба с *Machairodus aphanistus* и в то же время дальнейшую специализацию понтических махайродов, нашедшую свое выражение в квабевской форме. *M. dovitašvili* из Квабеби, по нашему мнению, последний представитель рода.

Трудно дать функциональное объяснение такого признака квабевского вида, как укрупнение резцов и расширение резцовой части, протекавшие у квабевской формы параллельно со значительной редукцией коренных зубов.

Все резцы, как верхние, так и нижние, включая резцоподобный нижний клык, составляют у квабевского махайрода как бы единый мощный аппарат, состоящий из отдельных конусообразных, незначительно загнутых назад и плотно смыкающихся резцов. Такой аппарат, возможно, усиливал способность челюстей захватывать и удерживать добычу. Такая тенденция будет вполне понятна, если учесть, что саблезубы в основном охотились за крупной дичью (им нередко приходилось, вероятно, удерживать в зубах и перетаскивать еще живую, после «кинжального удара», в два, три раза крупнее самого хищника, добычу).

Поэтому мы не согласны с С. Чаном (1957, стр. 197), утверждающим, что резцовый аппарат служил саблезубым тиграм и для разрывания добычи. Нижний клык, который фактически действует у махайрода как резец, не мог нести функцию разрывания.

Верхние клыки махайродонтин давно привлекают к себе внимание исследователей. Функциональное назначение этих длинных, саблеподобных клыков толкуется по-разному.

Едва ли заслуживает подробного рассмотрения мнение некоторых ученых, считающих верхние клыки саблезубых кошек бесполезными — гипертелическими образованиями. Настоящие саблезубые тигры известны, по крайней мере, с миоцена, а некоторые их представители дожили до позднего плейстоцена. В ходе эволюции этой долговечной группы ненужное, гипертелическое образование было бы быстро утрачено. В действительности не только не наблюдается редукция упомянутых клыков, а наоборот, один из самых поздних представителей рода *Machairodus* — квабевский саблезубый тигр — имел более длинный клык, чем все его предшественники, не говоря уже о том, что позднейший (плейстоценовый) представитель линии махайродонтин — *Smilodon* — обладал едва

ли не самыми длинными верхними клыками среди саблезубых хищных млекопитающих вообще.

Большинство исследователей (Метью, 1910; Шауб, 1934; Скотт, Джемсен, 1936; Ромер, 1939; Хоу, 1950; Куртен, 1952, и др.) сходятся на том, что длинные режущие верхние клыки служили саблезубым хищным активным боевым оружием в борьбе за существование, и придерживаются теории так называемого кинжального удара. Согласно этой теории хищник, нападая на жертву, мощным кинжальным ударом верхнего клыка прокалывал кожу и разрывал шейные артерии. При этом одни (Метью, 1910; Абель, 1912; Флеров, 1957; Чан, 1957; Ромер, 1966, и др.) допускают, что саблезубый хищник нападал на добычу с раскрытой пастью, а по мнению других (Абель, 1927; Маринелли, 1938, и др.), нападение осуществлялось с закрытой пастью, поскольку клык далеко выступал за нижний край нижней челюсти и мог поражать жертву и при закрытой пасти.

По мнению Б. Болина (1941), саблезубые кошки были трупоядными хищниками, уподобляясь в этом отношении гиенам.

Л. Дрекслер и Г. Цапфе (1956) решительно отвергают трупоядность саблезубов. Л. Ш. Давиташвили (1961, стр. 448) также высказывает сомнение в том, что эти ископаемые кошки могли быть узко специализированными трупоядами.

Еще более узкую специализацию, чем Болин в отношении образа жизни и пищи, приписывает саблезубым кошкам А. П. Быстров (1950). По мнению упомянутого автора, саблезубые тигры были трупоядными животными, при этом они верхними клыками вспарывали брюшную полость павших животных и вытаскивали с помощью тех же верхних клыков печень, которую и поедали.

Несостоятельность такой гипотезы довольно убедительно показана К. К. Флеровым (1957). Подробно останавливаясь на способе питания настоящих трупоядных хищных — гиен, этот автор заключает, что «гиены извлекают печень и другие внутренности, захватывая их резцами и клыками» (стр. 54). При этом отмечается что клыки у этих животных не режущие, как у саблезубов, а конические. В самом деле, при одинаковом способе питания у разных хищных должен был развиться и сходный зубной аппарат. Между тем, как известно, у гиен совершенно иное, чем у саблезубов, строение верхних клыков.

Пытаясь объяснить функциональное значение саблеподобных верхних клыков махайродонтин, прежде всего мы исходим из того неоспоримого факта, что всякий орган животного, выдержавший более или менее длительную эволюцию, есть орган несомненно полезный. В противном случае этот орган в ходе эволюции был бы быстро утрачен или повлек бы за собой гибель животного.

В действительности же у махайродонтин верхний саблевидный клык в ходе эволюции подсемейства на протяжении ряда геологических веков становится все более длинным и режущим, из чего

следует, что он был несомненно полезным органом, выполняющим какую-то важную функцию.

Мы отметили, что этой функцией не могло быть только нападение на добычу. Для таких крупных хищных, какими были саблезубые кошки, имевшие столь совершенные мощные резцы, способные наносить смертельные удары любому животному и разрывать добычу на куски, не было необходимости развивать длинные, довольно тонкие и хрупкие клыки, которые могли легко обламываться при нападении на крупную жертву.

Несомненно ближе к истине предположение Л. Ш. Давиташвили (1961) о преимущественно перигамическом значении саблеобразных клыков махайродонтии. В подтверждение своего предположения этот автор, как нам кажется, вполне справедливо ссылается на факты нахождения саблезубых кошек с прижизненной поломкой даже обоих верхних клыков. Получается, что саблезубые кошки не только не погибали после утраты верхних клыков, что, разумеется, было бы неизбежно, если бы эти клыки были жизненно важным органом в борьбе за существование, но даже доживали до старости.

Из сказанного не следует, однако, делать вывод, что верхние клыки совершенно не принимали участия в добывании хищником пищи. Развившись как перигамическое образование и выполняя в основном функцию воздействия на нервную систему самки, верхний клык в то же время мог быть полезным как в драке между самцами, так и в охоте на копытных: с его помощью хищнику удавалось, должно быть, наносить кинжальный удар жертве. Надо думать, однако, что применение клыков, в силу их своеобразия, было в значительной мере ограничено.

Вопрос о том, как применяли махайроды свои саблеподобные клыки при нападении на жертву, довольно спорный. Нам представляется правдоподобной гипотеза «кинжального удара», но при этом мы отдаем предпочтение той ее разновидности, которая допускает нападение на добычу с открытой пастью. Только таким образом хищник мог добиться наибольшего эффекта при нападении. По мнению Флерова (1957, стр. 54), хищник, бросаясь на крупных животных, легко прокалывал своими саблевидными клыками их толстую кожу и разрывал шейные артерии. Для этого у хищника имела достаточно сильно развитая шейная и челюстная мускулатура.

Это не означает, конечно, что саблезубы не могли применять других способов нападения, в частности сбоку или с брюшной стороны. В последнем случае хищник мог своими режущими клыками легко распороть живот добыче.

В зубном аппарате саблезубых тигров немаловажная роль принадлежала резцам (Хоу, 1950). Массивные конической формы резцы вместе с резцообразными нижними клыками плотно смыкаются и образуют у них довольно мощный хватательный ор-

Таблица 14
Промеры черепа (в мм)

№	Промеры	<i>Machajrodus davitasvillii</i> Квабеби	<i>M. aphanistus</i> по Рябинину (1929)	<i>M. palanderi</i> по Чан (1957)	<i>Homotherium nichovanensis</i> по Тейяр, Пивто (1930)
1	Кондилобазальная длина	286	285	336 *	230
2	Общая длина	257	—	306 *	—
3	Длина лицевого от- дела	208	—	258 *	—
4	Длина мозгового от- дела	102	—	108 *	—
5	Длина твердого нёба	121	—	158	—
6	Скуловая ширина	150	ок. 168	195 *	—
7	Ширина резцового отдела на уровне С	52	—	81 *	—
8	Ширина лба	ок. 80	92	114 *	—
9	Длина зубного ряда (P ³ — P ⁴)	ок. 51	68	63 *	—
10	Длина диастемы (I ³ — С)	9	—	13	—
11	Длина диастемы (С— P ³)	23	11,5	—	13; 15

* Вычислен по фотографиям.

Таблица 15
Промеры нижней челюсти (в мм)

№	Промеры	<i>Machajrodus davitasvillii</i> Квабеби	<i>M. aphanistus</i> по Рябинину (1929)	<i>M. tingii</i> по Чан (1957)
1	Высота челюсти впе- реди P ₃	42	33,5	52 *
2	То же позади M ₁	39	37	62 *
3	Высота симфиза	76	—	—
4	Ширина челюсти в об- ласти клыков	61	43,5	50 *
5	Длина зубного ряда (P ₃ — M ₁)	59	75,5	84 *
6	Длина диастемы (С— P ₃)	44	—	48 *

* Вычислен по фотографиям.

Таблица 16

Промеры верхних зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Machairodus davitashvili</i> Квабеби	<i>M. aphanistus</i> по Рябинину (1929)	<i>M. palanderi</i> по Чан (1957)	<i>M. tingii</i> по Чан (1957)	<i>Homothe- rium nicho- vanensis</i> по Тейяр, Пивто (1930)	<i>H. crenati- dens</i> по Тейяр, Пивто (1930)
1	I ¹ {						
	длина	11	7	8	—	—	—
	ширина	6	—	—	—	—	—
2	I ² {						
	длина	12	8	9	—	—	—
	ширина	8	—	—	—	—	—
3	I ³ {						
	длина	14	14	14	—	—	—
	ширина	9	—	—	—	—	—
4	C {						
	высота	110	72,5	105	94	—	—
	длина	31	32	36	—	28; 29	38
	ширина	15	13	13	—	—	—
5	P ³ {						
	длина	11	25	22	23	14; 10	10
	ширина	7	10,5	12	10	—	—
6	P ⁴ {						
	длина	ок. 37	45	42	42	31; 38	42
	ширина	—	18	17	18	—	—

Таблица 17

Промеры нижних зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Machairodus davitashvili</i> Квабеби	<i>M. aphanistus</i> по Рябинину (1929)	<i>M. tingii</i> по Чан (1957)	<i>Paramachairodus orientalis</i> по Пил- гриму (1931)	<i>Homothe- rium nicho- vanensis</i> по Тейяр, Пивто (1930)	<i>H. crenati- dens</i> по Тейяр, Пивто (1930)
1	I ₁ {						
	длина	8	4,5	—	—	—	—
	ширина	5	—	—	—	—	—
2	I ₂ {						
	длина	9	—	—	—	—	—
	ширина	7	—	—	—	—	—
3	I ₃ {						
	длина	10	—	—	—	—	—
	ширина	9	—	—	—	—	—
4	C {						
	высота	21	25	—	—	—	—
	длина	14	13	—	14	14	47
	ширина	10	—	—	9,5	—	—
5	P ₃ {						
	длина	9	18,5	21	14	9,5	6
	ширина	6	8,5	10	—	—	—
6	P ₄ {						
	длина	20	29	29	19	19	17
	ширина	10	11,5	12	—	—	—
7	M ₁ {						
	длина	26	30,5	33	22	24	32
	ширина	10	14,5	14	9,5	—	—

Таблица 18

Промеры плечевой кости (в мм)

№	Промеры	<i>Machairodus davitsvili</i> Квабеби
1	Полная длина кости	280
2	Проксимальная ширина	49
3	Передне-задний диаметр там же	77
4	Ширина дистального конца	70
5	Передне-задний диаметр	46
6	Диаметр медиального валика	36

ган, способный цепко держать добычу, а при надобности и рвать ее на куски.

Возникает вопрос, в чем же кроется причина вымирания саблезубых тигров, представлявших группу хорошо приспособленных к хищническому образу жизни фелид? Ответ на данный вопрос мы находим, как нам кажется, у Л. Ш. Давиташвили, который пишет, что: «если хищники были далеко не столь совершенны, как нынешние их родичи, то и фитофаги, на которых они охотились, стояли в общем значительно ниже современных фитофагических зверей в отношении быстроты и ловкости движений и совершенства реагирования на внешние раздражители» (1964, стр. 440).

Из сказанного следует, что фитофаги, на которых охотились саблезубы, вымерли и на смену им появились более совершенные формы, лучше приспособленные к открытым пространствам и поэтому менее доступные таким, в известной мере своеобразно специализированным хищникам, как саблезубые тигры. Тут они не могли серьезно конкурировать с более гибкими, быстрыми и менее специализированными настоящими крупными кошками, постепенно вытеснившими их. Поэтому, вероятно, не случаен факт, что саблезубы дольше сохранились в Северной Америке, где в плейстоцене не водились ни тигры, ни львы.

Квабебский саблезубый тигр, по-видимому, филогенетически связан с понтическим *M. aphanistus*, от которого он унаследовал довольно длинный череп, длинные и плоские зазубренные клыки и значительную редукцию премоляров.

В этом отношении квабебская форма заметно продвинулась вперед: у нее редукция премоляров выражена сильнее, чем у понтического вида.

Пока квабебский вид является самым молодым представителем рода и, возможно, им и заканчивается филогенетическая история рода *Machairodus*.

ОТРЯД RODENTIA. ГРЫЗУНЫ

СЕМЕЙСТВО HYSTRICIDAE BURNETT, 1830

ПОДСЕМЕЙСТВО HYSTRICINAE MURRAY, 1866

Род *Hystrix* L., 1758

Hystrix cf. *primigenia* (Wagner)

Рис. 17; табл. VIII, фиг. 4, 5

Материал. Изолированные верхний (К-806) и нижний (К-807) первые моляры.

Описание и сравнение. Правый M^1 хорошей сохранности: обломаны лишь корни, которых было три — один более массивный с лабиальной стороны и два маленьких, сосцевидных с лингвальной стороны. Зуб сильно стерт, поэтому на внешней стенке складки эмали не сохранились, и лишь на лингвальной поверхности зуба имеется вертикальный желобок, свидетельствующий о нахождении здесь входящей складки.

Форма зуба округло-четырёхугольная: с лингвальной стороны зуб имеет почти плоскую стенку, а с лабиальной закругленную. Передняя и задняя стенки слабовыпуклы. Передне-внутренний угол заметно выдается вперед. На передней стенке зуба имеется площадка соприкосновения с предыдущим зубом.

Об относительно сильной складчатости зуба свидетельствуют изолированные эмалевые островки на жевательной поверхности численностью семь. Большинство из них имеет продолговатую форму, иногда с пережимами. Сохранившаяся часть коронки, несмотря на сильную стертость зуба, довольно высокая, с заметной вертикальной вогнутостью на внутренней стороне.

Сравнение M^1 квабевского дикобраза с M^1 известных нам представителей Hystricinae выявило относительно большее сходство с плиоценовыми формами. По величине M^1 квабевский дикобраз незначительно уступает *H. primigenia* (Wagner) из Перпиньяна (Депере, 1890, стр. 45) и Венже (Сулимский, 1960, стр. 328) и близок к той же форме из Пикерми (Сулимский, 1960, стр. 221; табл. 19) и Тараклии (Рябинин, 1929, стр. 113), но превосходит все четвертичные и современные формы подсемейства (как африканские, так и евразийские).

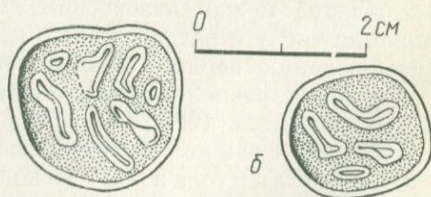


Рис. 17. *Hystrix* cf. *primigenia* (Wagner)

а — M^1 , б — M

Квабевский дикобраз несколько отличается от руссильонского вида более округлой формой M_1 , особенно закругленностью лабиальной стороны, в противоположность довольно резко угловатой и удлиненной у дикобраза из Перпиньяна. По этому признаку квабевский дикобраз, пожалуй, ближе к тараклийской форме и к *H. primigenia* из Венже (Польша).

Для систематики *Hystriidae* весьма важна степень складчатости эмали коронки зубов, выражающейся на средне- и сильностертых зубах тем или иным числом эмалевых островков.

А. Сулимский, сравнив ископаемые и рецентные формы *Hystriidae*, пришел к выводу, что на молярах современных видов число островков эмали никогда не бывает больше шести, тогда как на соответствующих зубах *H. primigenia* из Венже, Пикерми и Перпиньяна оно нередко достигает восьми и почти никогда не бывает ниже шести (Сулимский, 1960, стр. 326).

Квабевский дикобраз, имея на жевательной поверхности M_1 семь изолированных островков (рис. 17, а), приближается в этом отношении к *H. primigenia* из Венже, Пикерми (там же, стр. 325, 328) и Перпиньяна (Депере, 1890, стр. 45).

M_1 (К-807) сильно стерт. На эмалевой стенке нет и следа складчатости, но, судя по изолированным эмалевым островкам, коронка зуба было по меньшей мере среднескладчатой (рис. 17, б). Форма зуба удлиненноовальная с наибольшим поперечным диаметром. Следует отметить, что эта особенность весьма редко наблюдается у дикобразов. Обычно у представителей *Hystriinae* длина нижних, а также в меньшей степени верхних коренных превышает их ширину или реже равна ей.

Заметим, что правильная ориентация зуба не вызывает в данном случае сомнения: его передняя и задняя стенки несут треугольной формы четкие площадки соприкосновения со смежными зубами. Описываемый M_1 на жевательной поверхности имеет четыре изолированных островка, причем все удлиненные, а передний заметно изогнут и имеет срединный пережим.

По форме коронки первого моляра квабевский дикобраз отличается от ископаемых и современных представителей рода *Hystrix* L., а по числу эмалевых островков он уступает *H. primigenia* из Перпиньяна и Пикерми, но близок к тому же виду из Венже.

В заключение заслуживает, быть может, упоминания большое расхождение между квабевским дикобразом и *H. primigenia* из Венже по числу и расположению корней на M_1 . Судя по описанию и изображению первого моляра венженского дикобраза, он имел четыре корня, расположенных попарно в передней и задней частях зуба (Сулимский, 1960, стр. 324, рис. 4). Впрочем, эти различия едва ли имеют важное систематическое значение.

Общие замечания. Ископаемые остатки дикобразов довольно часто встречаются в третичных отложениях, но они почти всегда фрагментарны или представлены изолированными зубами.

Таблица 19
Промеры зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Hystrix cf. primigenia</i> Квабеби	<i>Hystrix primigenia</i> по Сулимскому (1960)			<i>H. cristata</i> рецент	<i>H. subcristata</i>	<i>H. bessarabica</i> по Рябинину (1929)
			Рус-ильон	Пи-керми	Венже			
1	M ₁ { длина ширина	9,5	11,2	10,0	11,0	7—8	7—7,4	9,0
		9,2	11,0	10,5	10,0	7—9	6,5—7,3	8,5
2	M ₁ { длина ширина	7,0	11,0	11,5	11,7	7,8—8,5	7,4—9,0	—
		8,2	10,0	10,0	11,2	7,0—8,0	6,0—8,0	—

Поэтому выяснение их систематического положения связано со значительными трудностями.

Из пикермийского и руссильонского местонахождений описан *H. primigenia* (Wagner). Эта форма характеризуется относительно крупными размерами, сравнительно сильной складчатостью эмали и прямоугольной формой коренных зубов (Вагнер, 1857, стр. 21; Депере, 1890, стр. 45).

В верхнем плиоцене иногда отмечают другой вид дикобразов — выделенный по фрагменту нижней челюсти — *H. reffossa* Gerv., который почти неотличим от *H. primigenia* из Пикерми и Перпиньяна. Несомненно был прав Депере, высказавший в свое время сомнение о видовой самостоятельности дикобраза из Перрье (Депере, 1890, стр. 47). По-видимому, близок к руссильонской форме и дикобраз из Валь д'Арно (*H. etrusca* Bosco), но из-за крайней фрагментарности относимых к нему ископаемых остатков этот вопрос остается открытым.

Из азиатских дикобразов наибольший интерес представляет *H. sivalensis* (Лидеккер, 1884), отличающийся от европейских плиоценовых форм относительно мелкими размерами.

По мнению Ш. Депере (1890, стр. 47), пикермийская форма существовала от верхнего миоцена (Пикерми) до конца плиоцена (Валь д'Арно), что, по-видимому, свидетельствует об ее относительной консервативности. Впрочем, следует учесть то, что плиоценовые находки дикобразов представлены, как правило, весьма фрагментарным материалом, что в большинстве случаев ставит под сомнение точность их определения. Естественно поэтому, что третичные дикобразы, а следовательно, и квабебская форма имеют весьма ограниченное стратиграфическое значение.

Современные дикобразы предпочитают скалистый ландшафт с умеренно теплым климатом. Исходя из анализа сопутствующей *H. primigenia* фауны, можно предположить, вслед за Сулимским (1960, стр. 331), что животное жило в условиях, близких к современным. Должно быть, прав исследователь, допуская, что для существования ископаемых дикобразов требовался более теплый климат, чем современный центральноевропейский.

ОТРЯД HIRACOIDEA. ДАМАНЫ

Раскопки в Квабеби весной 1965 г. доставили, наряду с многочисленными ископаемыми остатками парнокопытных, хоботных и других млекопитающих, нижнюю челюсть своеобразного, очень крупного дамана, который был выделен Л. К. Габуния и мной в новый род *Kvabebihyrax* семейства *Pliohipracidae* (Габуния, Векуа, 1966, 1967).

Последующие раскопки квабейского местонахождения позволили собрать весьма богатый материал по гираксам, подтверждающий, как это будет видно из дальнейшего, справедливость отнесения квабейского дамана к плиогирацидам и выделения его в особый род этого семейства.

Довольно неожиданная находка гигантского ископаемого дамана в позднем плиоцене Восточной Грузии представляет, на наш взгляд, значительный интерес для науки. Квабейский даман не только проливает свет на направление эволюции весьма своеобразной ветви вымерших жираков, но как позднейший реликт этой преимущественно миоценовой группы млекопитающих служит также яркой иллюстрацией дарвиновского положения, что окончательное вымирание какой-нибудь группы организмов есть обычно весьма медленный процесс.

По Симпсону (1945), *Hyracoidea* объединяет представителей трех семейств — *Procaviidae* Thomas, *Geniohyidae* Matsumoto и *Myohipracidae* Andrews. Эта классификация принимается Дешазо (1958) и Лавока (1955). Не вдаваясь в подробности систематики *Hyracoidea* в целом, мы склонны присоединиться к мнению Матсумото (1926) о целесообразности выделения ряда мио-плиоценовых родов (*Pliohiprax*, *Pachyhiprax*, *Sagatherium*, *Kvabebihyrax* и др.) в особое семейство *Pliohipracidae* Matsumoto, представляющее самостоятельную систематическую группу, резко отличающуюся от других, в том числе сближаемых с ней современных представителей семейства *Procaviidae*. Наличие у плиогиракса, квабейгиракса и, возможно, постсхизотерия и других форм *Pliohipracidae* ряда признаков своеобразной специализации, проявляющейся в общих пропорциях черепа и нижней челюсти, положении глазниц, в строении лобно-носовой части, зубов, свидетельствующих о совершенно ином, чем у *Procaviidae*, направлении эволюции, безусловно, исключает возможность более или менее тесного сближения между собой этих двух семейств. Поэтому установление *Pliohipracidae* как самостоятельного семейства *Hyracoidea* нам представляется вполне целесообразным.

Квабейский даман резко отличается от представителей всех других семейств, кроме *Pliohipracidae*. От *Geniohyidae* он отличается относительно коротким и высоким черепом, отсутствием на дорсальной поверхности черепа желобков и шероховатости, свойст-

венных представителям *Geniohyidae*, и лофоселенодонтными высококоронковыми коренными зубами, в отличие от бунодонтных, брахиодонтных зубов у *Geniohyidae*.

Не менее существенны отличия квабебигиракса от семейства *Myohyracidae*, представители которого характеризуются мелкими размерами и иным строением коренных зубов, особенно M^3 , который сильно редуцирован и мельче других моляров в челюсти (у квабебигиракса этот зуб крупнее других и имеет три полулуния).

О глубоких различиях между собой квабебигиракса и вообще *Pliohyracidae* и *Procaviidae* мы уже писали. Здесь заметим лишь, что квабебская форма, как и все представители плиогирацид, все же, несомненно, ближе стоит к *Procaviidae*, чем другим семействам (*Geniohyidae*, *Myohyracidae*) *Hyracoidea*.

Род *Kvabebihyrax* Gabunia et Vekua, 1966

Типовой вид. *Kvabebihyrax kacheticus* Gabunia et Vekua (1966, Квабები; акчагыл).

Диагноз. Череп относительно высокий и короткомордый, с очень мелкими, значительно выдающимися над плоскостью лба и обращенными в стороны глазницами. Сагиттальный гребень умеренно развит. Скуловые дуги широко расходящиеся, высокие, с двумя нижнелатеральными выступами. Нижняя челюсть высокая, с укороченным предкоренным отделом и глубокой симфизарной ямкой. Первые резцы верхней челюсти, возможно, с постоянным ростом, остальные резцы и клык уподоблены предкоренным зубам. Премоляры почти полностью моляризованы. Первый нижний резец с широкой лопатовидной коронкой; второй постоянно растущий, клыкообразный; третий полностью редуцирован. Клык премолярovidный. Коренные зубы, начиная с третьего премоляра, мезогипсодонтны или даже гипсодонтны.

Видовой состав. Известен только типовой вид.

Сравнение. Как было отмечено, *Kvabebihyrax* наибольшую близость обнаруживает к *Pliohyracidae*, особенно к миоценовому роду *Pliohyrax* (Годри, 1862; Майор, 1899; Шлоссер, 1899; Арамбур, 1933), с которым его связывает главным образом сходство в строении зубов. Однако квабевский даман сильно отличается от плиогиракса такими особенностями черепа, как возвышающиеся над лобной поверхностью и очень мелкие глазницы, более значительная высота и, возможно, более широкое расхождение скуловых дуг и более короткая морда. Имеются также весьма существенные отличия в зубах. У квабевского рода на коренных зубах имеется слой цемента, сильнее развит гипоконулид нижних моляров и заметно выше коронка зубов вообще.

Отличия квабевского дамана от других родов семейства *Pliohyracidae* более явственны.

От олигоценового *Pliohyrax* Schlosser и близко стоящего к последнему *Sagatherium* Andr. and Beard. квабевгиракс отличается несравненно более крупными размерами, более высоким черепом (по сравнению с *Sagatherium antiquum* Andr.) и гипсодонтными зубами (у олигоценовых форм зубы брахиодонтны). От *Prohyrax* Stromer и *Meröehyrax* Whitworth квабевский даман отличается крупными размерами и лофо-селенодонтным строением зубов, в отличие от лофодонтных у *Prohyrax* и бунодонтных у *Meröehyrax*.

От сравнения квабевгиракса с *Postschizotherium* мы сознательно воздерживаемся, так как он представлен весьма скудным материалом. Кроме того, за последнее время его отождествляют с плиогираксом (Вире, 1949; Вире, Тениус, 1952), что, как нам кажется, не лишено основания.

Г о л о т и п. Нижняя челюсть с обломанными восходящими ветвями (К-10); коллекция Института палеобиологии АН Груз. ССР; Квабеби (Восточная Грузия); акчагыл.

Д и а г н о з. Тот же, что и для рода.

М а т е р и а л. Череп молодой особи (К-11), у которого сильно повреждена вся левая сторона, обломаны левые I^1 , I^2 и P^1 , правые I^1 — I^3 , S и P^1 . На черепе M^3 еще не прорезался.

Череп старой особи (К-13) почти полной сохранности: незначительно повреждены глазницы сзади, обломана незначительная часть затылочного гребня, с левой стороны почти у основания обломаны коронки P^1 — P^3 , а с правой I^3 , несколько поврежден кончик правого клыкообразного I^1 и обломан посредине левый I^1 . В целом череп слабо деформирован: левая сторона затылочной и лобной частей чуть смещена вперед. Все зубы сильно стертые.

Череп (К-3010) молодой особи в сочленении с нижней челюстью. На черепе отбита часть мозгового отдела черепа, по-видимому, при раскопках. Полностью сохранился зубной аппарат. Все зубы слабо- или среднестертые, за исключением M^3 , который только прорезывается.

Фрагмент черепа (К-12) взрослой или старой особи. От черепа сохранились лишь часть лобного отдела, верхнечелюстные кости, задние концы носовых костей, правые M^1 — M^3 и левые P^3 — M^3 . Зубы сильно стертые.

Фрагмент черепа (К-3011) очень юной особи. Сохранились верхнечелюстные кости, резцовая часть черепа, молочные Id^1 — Id^3 , Cd , Pd^1 — Pd^4 и M^1 .

Нижняя челюсть хорошей сохранности (К-3012), найденная в сочленении с черепом. В челюсти весь зубной аппарат представлен полностью.

Нижняя челюсть (К-10) с обломанными восходящими ветвями. С левой стороны обломан P_2 .

Нижняя челюсть (К-3013) с обломанными восходящими ветвями и поврежденными нижними краями горизонтальных ветвей.

Изолированный M^3 (К-3014) слабой стертости, сильно поврежденный M^2 (К-3015), сильно стертые P^4 и M^1 (К-3016), внутриальвеолярная часть I^1 (К-3017).

О п и с а н и е. *Череп* (cranium). Размеры черепа крупные (основная длина 269 мм). Высота черепа в области глазниц довольно значительна (индекс высоты к основной длине 52).

Поверхность затылка в форме вертикальной, относительно плоской площадки, напоминает как бы срезанный вертикально затылок современных даманов. Затылочные мышечки относительно не крупные, умеренно выпуклые, заметно отогнутые вниз (табл. 20, рис. 18—20).. Предбугорье рельефное, резко очерченное.

В базикраниальной части черепа отчетливо выражены овальное отверстие, переднее и заднее разорванные отверстия и мышцелковое отверстие, явно соответствующие по положению тем же отверстиям на черепе современного дамана (*Heterohyrax siriacus* Schreber). Basioccipitale клиновидной формы, сильно суживающийся кпереди, продольно выпуклой формы. Глоточные бугры сильно развиты. Обращает на себя внимание также узость ушной области, о чем свидетельствует тесное сближение засуставного и яремного отростков. Засуставный отросток довольно массивный, длинный, чуть отогнутый вперед. Яремный отросток относительно плоский, широкий, слабо выступающий вниз за нижний край затылочных мышцелков. Наружный слуховой проход не сохранился, но можно думать, что он был коротким и узким. Слуховой пузырь соответственно узок и, по-видимому, слабо вздут. Затылочный гребень высокий, сжатый с боков.

Лобная поверхность относительно короткая, широкая, особенно в области глазниц. Она заметно вогнута в срединной части с постепенным возвышением к далеко отстоящим краям глазниц. Лоб резко суживается от глазниц кпереди и кзади, так что ширина лба заметно больше его длины. Поразительно мелкие глазницы (индекс продольного диаметра глазницы к основной длине черепа 9,3) сильно приподняты над поверхностью лба и обращены в стороны, при этом они вынесены в стороны далеко за пределы черепа. Верхне-медиальный край глазниц заметно утолщен, нависает над орбитой, как бы прикрывая ее сверху. Абортальный край глазниц также несет бугристое утолщение, откуда берет начало теменной гребень, который, направляясь назад и внутрь, соединяется с сагиттальным гребнем. Последний отчетливо выражен. Теменная область черепа сильно укорочена, в отличие от теменной области всех современных даманов, и слабовыпукла. Она составляет дорсальный свод мозговой коробки. Височные впадины короткие и широкие. Сверху они ограничены стреловидным гребнем, а сзади более резко выраженным затылочным.

Скуловые дуги высокие, значительно расходящиеся в стороны, особенно в передней части. В нижне-передней части, приблизительно на уровне середины глазницы, они образуют сильно отогнутый вниз и латерально-выступ, а на уровне слияния теменных гребешков — выдающийся наружу небольшой нижний отросток. Лицевой отдел черепа относительно узкий и по сравнению с плиогираксом несколько укороченный (индекс расстояния от $prosthion$ до заднего края нёба к основной длине черепа у квабебигиракса 65, у плиогиракса около 70). Начало лицевого гребня, который умеренно развит, находится на уровне середины P^4 . Предглазничная область заметно вогнута. Предглазничное отверстие расположено на уровне заднего края P^3 и на высоте 22 мм от альвеолярного края. Верхнечелюстные кости высокие. Носовые кости обломаны, но, судя по сохранившейся части левой носовой кости, они,

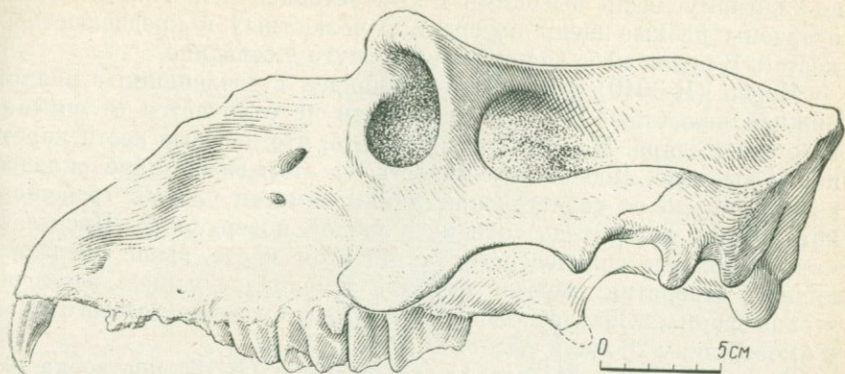


Рис. 18. *Kvabebihyrax kacheticus* Gab. et Vek. Череп сбоку

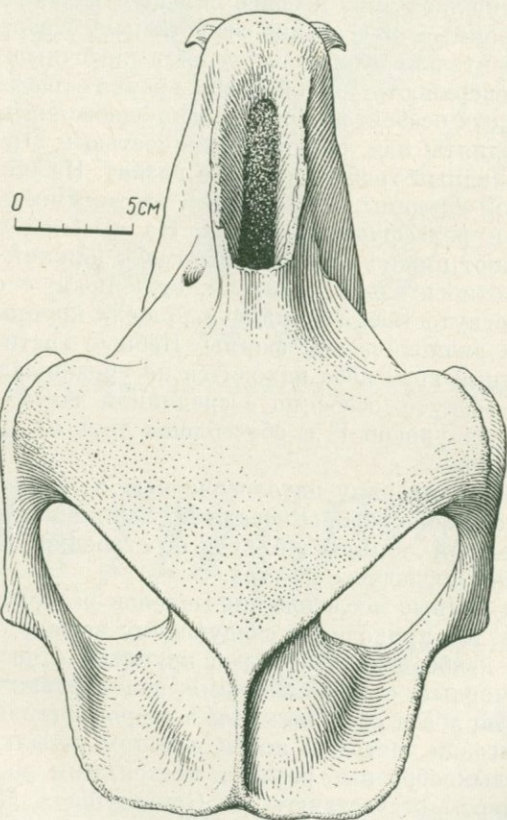


Рис. 19. *Kvabebihyrax kacheticus* Gab. et Vek. Череп сверху

по-видимому, были высокими и относительно короткими. Четко очерчены нёбные щели на границе челюстных и предчелюстных костей. В целом нёбо значительно вогнуто в середине.

Череп (К-3010) молодой особи найден в сочленении с полной нижней челюстью. По строению почти не отличается от описанного экземпляра. Можно лишь добавить, что носовые кости короткие и высокие. Лобная поверхность на этом экземпляре сильнее вогнута, и по ее сагиттальной линии заметен слабый гребешок, который не доходит до середины лобной поверхности. Предглазничная область сильнее вогнута. На этом месте, выше предглазничного отверстия, имеется крупная этмоидальная щель эллиптической формы. Она расположена в 25 мм от лобно-носового края и имеет длину 26 мм, а высоту 16 мм.

Затылочная область черепа старой особи (К-13) построена наподобие уже описанных черепов, но выделяется все же большей бугристостью затылочной поверхности, сильной отогнутостью затылочных мышцелков вниз и более сильным развитием затылочного гребня. Яремные, и особенно засуставные отростки более массивные. Относительно слабее выступают глоточные бугры.

Лобная поверхность у этой особи сравнительно шире, чем на черепах молодых особей, и относительно слабее вогнута. Глазницы сильно приподняты над лобной поверхностью и выступают в стороны. Стреловидный гребень сильнее развит. На широкой поверхности височной впадины, в ее средней части, имеется относительно длинный и рельефный гребешок. На высокой скуловой дуге резко выступают ниже-передний выступ и нижний отросток. Лицевой отдел относительно короткий, суженный, с сильной предглазничной вогнутостью. Этмоидальные щели крупные, продольно-овальной или эллиптической формы. Нёбные кости относительно короткие. Задний край нёба находится на уровне заднего края M^3 . Нёбо сильно вогнуто, особенно в срединной части. Нёбные щели расположены на уровне I^2 и обособлены друг от друга гребнеобразным выступом.

Следует отметить одну патологическую особенность описываемого черепа: с левой стороны позади M^3 лежит почти горизонтально расположенный лишний зуб, судя по строению и крупным размерам, двойник последнего моляра.

Суммируя данные исследования черепов разного индивидуального возраста, мы приходим к следующему выводу о характерных особенностях квабегигиракса: череп крупный, относительно высокий, короткомордый, с очень мелкими, значительно выдающимися над плоскостью лба и обращенными в стороны глазницами, с укороченной мозговой частью и почти плоским затылком; зубы гипсодонтные, клыкообразные резцы с постоянным ростом.

Все эти черты отсутствуют у *Geniohyidae*, *Myohyracidae* и *Procaviidae* и не развиты или относительно слабо выражены у других родов *Pliohyracidae*.

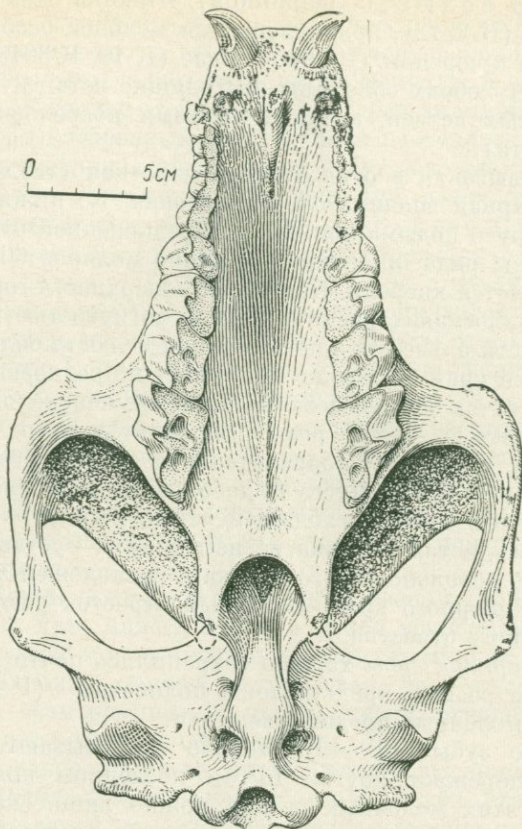


Рис. 20. *Kvabebihyrax kacheticus* Gab. et Vek. Череп снизу

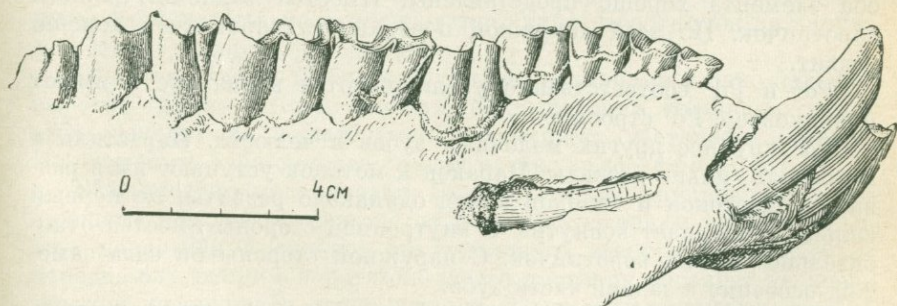


Рис. 21. *Kvabebihyrax kacheticus* Gab. et Vek. Нижняя челюсть сбоку

Нижняя челюсть (mandibula). Имеется одна полная нижняя челюсть (K-3012), принадлежащая молодой особи, найденная в сочленении с черепом (K-3010) и две (K-10, K-3013) сильно поврежденные (у обеих обломаны восходящие ветви и нижние края горизонтальных ветвей, а также местами повреждены нижнечелюстные кости).

Челюсть высокая и относительно короткая (табл. 21; рис. 21, 22). Симфизарная впадина очень глубокая. Ее нижний край кпереди от P_4 круто подымается вверх. Предкоренной отдел укорочен (индекс длины ряда премоляров к длине моляров 60—63,9) и заметно суживается кпереди. Наружная поверхность горизонтальной ветви почти плоская, с незначительной вогнутостью под премолярами. В области альвеолы клыка нижняя челюсть сильно выпукла. Альвеолярный край несколько приподнят в предкоренной области. Восходящая ветвь очень высокая, широкая, с шероховатой наружной поверхностью. Ветвь резко вздымается вверх за последним моляром, создавая с горизонтальной ветвью угол, близкий к 90° . Ямка жевательного мускула довольно мелкая, расположенная в самой верхней части восходящей ветви. Задний край челюсти округлен. Сосудистая вырезка не намечается. Суставной отросток развит в виде довольно узкого валика и расположен заметно выше уровня альвеолярного края. Венечный отросток расположен чуть выше суставного отростка.

Зубы. *Верхние зубы* хорошо сохранились почти на всех черепах. Верхние резцы представлены полностью ($I^1 - I^3$) и даже имеются их молочные предшественники.

Молочные зубы: $Id^1 - Id^3$ только прорезываются, при этом несколько опережает другие Id^1 , и последним появляется Id^3 . У строения этих молочных резцов можно лишь сказать, что их задние поверхности лопатообразно вогнуты, а передние выпуклы.

Pd^1 маленький, с относительно низкой коронкой. Зуб вполне моляроподобный. Парастиль и мезостиль относительно сильно развиты. Протокон сильнее гипокон выступает вовнутрь. В общем оба элемента хорошо представлены. Имеется задне-внутренний воротничок. По всей наружной поверхности воротничок хорошо развит.

Pd^2 и Pd^3 соответственно увеличиваются в размере и имеют одинаковое с Pd^1 строение.

Pd^4 крупнее других молочных зубов в челюсти. Парастиль и мезостиль сильно развиты. Паракон и метакон уступают им в развитии. Протокон и гипокон почти одинаково развиты, но первый сильнее выступает вовнутрь. С внутренней стороны имеется относительно слабый воротничок. С наружной стороны он едва заметен, особенно в задней части зуба.

Постоянные зубы. Резцы верхней челюсти сохранились на двух черепах, а на третьем видны лишь альвеолы. У животного функционируют все три пары резцов.

I¹ крупный, клыкообразный, постоянно растущий, без корня. Он дугообразно изогнут и имеет сходящиеся спереди боковые поверхности. Передняя поверхность резца выпукла, а задняя вогнута. Передняя и задняя стенки округлые, без видимой заостренности. Концы клыкообразных резцов слабо расходятся в стороны. Внутренняя и наружная поверхности несут довольно заметные пологие и широкие продольные желобки. Зуб сзади лишен эмали. У альвеол резцы широко расставлены друг от друга, и расстояние между ними равно 9—11 мм. В это пространство входит первая пара нижних резцов. Таким образом, при смыкании челюстей верхний первый резец (I¹) одновременно соприкасается с нижним лопатообразным I₁ и клыкообразным I₂. В силу этого на жевательной поверхности I¹ получают две площадки: задне-внутренняя от стирания об I₁ и задне-наружная от стирания об I₂.

I² отделен от I¹ значительной диастемой (расстояние от I¹ до I² по альвеолярному краю 15—27 мм). Это единственная диастема в верхней челюсти. Остальные зубы тесно примыкают друг к другу. I² маленький, относительно высокий, с заостренной вершиной; слабо- или немоляризованный. На наружной поверхности воротничок отсутствует.

I³ по размерам сходен с предыдущим резцом (коронка последнего, пожалуй, чуть ниже). Резец с явной тенденцией моляризации. На наружной стенке имеется слабый воротничок.

Клык в большей степени моляризован, чем описанные резцы (I² — I³). Он чуть крупнее I³, двухкорневой, относительно высокий и с умеренно развитым воротничком.

P¹ относительно крупный, двухкорневой, высокий, явно моляризованный (табл. 22). Наружная стенка зуба слабовыпуклая. Эмаль покрыта слоем цемента. Воротничок хорошо выражен.

P² почти вдвое длиннее клыка. Парастиль у него слабо выражен, мезостиль заметно выступает наружу. Слившиеся внутренние концы протолофа и металофа образуют замкнутую марку приблизительно посередине жевательной поверхности зуба. Коронка умеренной высоты, мезогипсодонтного типа. Воротничок на наружной стенке хорошо представлен.

P³ отличается от P² более крупными размерами и явно большей высотой коронки. Слой цемента, покрывающий внешнюю стенку зуба, доходит до жевательной поверхности. Металофы слились. Из элементов зуба сильнее других развит мезостиль (К-10).

P⁴ полностью моляризован. Будучи заметно крупнее предшествующего зуба, он отличается от него присутствием вполне развитого парастиля и сильнее выступающего мезостиля. Сливаясь с передне-внутренним воротничком, его протокон образует на жевательной поверхности двулопастную фигуру, по-видимому, свойственную среднествертым зубам плиогирацид (Дешазо, 1958, стр. 328, рис. 13). Гипокон сливается не только с метаконом, но и с метастилем, образуя замкнутую заднюю марку зуба.

M^1 крупный, высокий, заметно дугообразно изогнутый. Парастиль и мезостиль сильно развиты. Марки замкнуты. Внутренний воротничок обособлен от гипокона.

M^2 отличается от M^1 большими размерами, большей относительной длиной коронки и несколько большей ее высотой (индекс высоты слабостертого M^2 190), а также относительно сильно выступающим мезостилем и парастилем.

M^3 заметно крупнее других в челюсти, с сильно развитым талоном. Форма зуба удлиннотреугольная, обращенная острой вершиной аборально. Марки замкнуты. Парастиль и мезостиль резко выступают, чем на других зубах. По форме и строению M^3 квабебигракса очень похож на M^3 плиогиракса из Самоса (Дешазо, 1958, рис. 13).

Нижние зубы. На трех нижних челюстях почти полностью представлен зубной аппарат (табл. 23, рис. 22).

1. Первые нижние резцы имеют довольно простое строение. Их умеренной высоты коронки резко расширяются кверху, приобретая лопатообразную форму. На лингвальной стороне имеются четко выраженные мятины (более глубокая медиальная и мелкая латеральная). Корень очень длинный, замкнутый в основании, постепенно переходящий в коронку и покрытый эмалью. На его лабиальной поверхности заметен неглубокий срединный желобок. Площадка стирания слабо вогнута посередине, скошена латерально и несколько обращена вперед.

Клыквидный I_2 относительно очень крупный, дугообразно изогнутый, с выпуклостью, обращенной вниз и вперед. Довольно тесно примыкает к I_1 . Имеет форму неправильного пятигранного цилиндра, с широкими и почти параллельными между собой наружной и внутренней поверхностями. Из более узких задних граней внутренняя несколько шире наружной, с которой она сходится под острым углом, образуя заднее лезвие зуба. Такой же острый угол и соответственно передний режущий край зуба образуют между собой его передне-наружная и внутренняя грани. Все грани плоские. Внутримальвеолярная часть зуба незамыкающаяся, глубоко сидящая в челюсти (ее основание достигает уровня переднего края P_4). Поверхность I_2 несет неглубокие продольные бороздки и слабо выраженные струйки нарастания. На его лингвальной стороне видна слабо очерченная, слегка скошенная латерально и вогнутая поперечно площадка стирания. Более четко ограничена небольшая площадку стирания, расположенная на верхушке зуба и обращенная в медиальную сторону и несколько назад. Небольшая диастема (4—5 мм) отделяет от клыковидного I_2 маленький, по-видимому, однокорневой I_3 , у которого слабо или почти не намечается тенденция моляризации.

К описанному резцу тесно примыкает премоляроподобный клык. Очень сходен с ним по строению P_1 . Оба они двухкорневые, имеют относительно низкую коронку, сильно стертые и явно менее

моляризованы, чем остальные премоляры. Тригонид на этих зубах слабо развит. Воротничок высокий.

P_2 и P_3 вполне моляризованы. Коронка средней высоты, покрыта цементом. Воротничок высокий, развит на всех сторонах зуба. Полулуния округлых очертаний, почти равные по ширине (на P_3 тригонид чуть короче талонида).

P_4 мало отличается от P_3 , но мы задержимся на нем, так как его слабая стертость позволяет коснуться особенностей строения нижних коренных квабегиракса вообще. Мы имеем в виду среднюю часть зуба, где происходит слияние обоих полулуний. Как видно на этом зубе, метаконид и метастилид несколько сращены у квабегиракса, образуя довольно широкую и почти плоскую стенку, представляющую как бы коленобразно изогнутое продолжение тесно примыкающей к ней задней ветви переднего полулуния. Передний же конец заднего полулуния примыкает не непосредственно к метаконид-метастилиду, а к стенке переднего полулуния. Такое строение средней части нижних коренных свойственно, между прочим, некоторым палеотериям, в частности представителям рода *Plagiolophus*.

M_1 и M_2 отличаются от премоляров заметно большими размерами, несколько большей высотой коронки и присутствием зачаточной третьей лопасти, особенно явственной на M_2 (в сечении она имеет форму треугольника с вогнутой внутренней

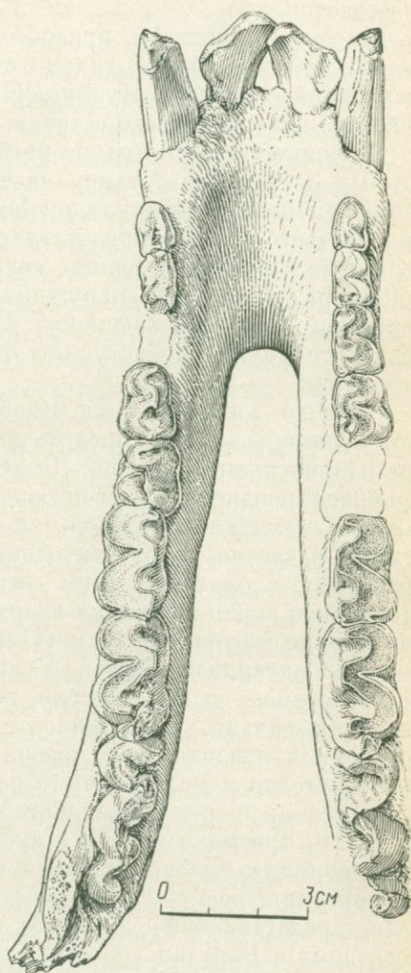


Рис. 22. *Kwabebihyrax kachethicus* Gab. et Vek. Нижняя челюсть сверху

стороной и обращенной наружу вершиной). Она лучше заметна на слабостертых зубах, так как к основанию коронки постепенно суживается.

M_3 очень крупный и превосходит в размере другие зубы в челюсти, чем квабебский гиракс существенно отличается от представителей семейства *Myohyracidae*, у которых этот зуб редуцирован до однолопастного остатка.

Строение третьего моляра квабебигиракса в основном такое же, как P_4 , особенно в средней части. Переднее полулуние, сдавливаемое спереди гипоконулидом M_2 , явно короче заднего. Гипоконулид третьего моляра представляет собой вполне оформленное третье полулуние, состоящее на слабостертом зубе из двух половинок, разделенных с наружной стороны неглубокой срединной бороздкой, ступевающей к основанию коронки. По длине третье полулуние не уступает двум передним, но несколько уже них.

Общие замечания. Квабебигиракс связан близким родством с плиогираксами, представляя как бы терминальную форму ветви плиогирацид вообще. На это указывает, по нашему мнению, крайнее проявление у квабебского дамана признаков, развитие которых наметилось у *Pliohyrax* еще в конце миоцена. Мы имеем в виду, в частности, относительное уменьшение у плиогиракса по сравнению с олигоценовыми сагатериями (*Sagatherium*) глазниц и заметное перемещение их кверху (Майор, 1899, рис. 1), а также увеличение высоты коронки (Годри, 1862, табл. II, рис. 1) и развитие клыковидных резцов. У квабебигиракса указанные особенности черепа и зубов достигли, действительно, крайнего развития: глазницы сильно уменьшились и стали заметно возвышаться над дорсальной поверхностью черепа; зубы, по крайней мере четвертый премоляр и моляры, приобрели почти гипсодонтную коронку, а клыковидные резцы выработали в обеих челюстях постоянный рост. Эти признаки черепа и зубов, связанные у квабебигираксов с дальнейшим приспособлением к каким-то своеобразным условиям обитания, возможно, способствовали их переживанию на Кавказе, представлявшем в конце плиоцена, по-видимому, одно из последних в Евразии убежищ для гигантских жираков. Своеобразие адаптации квабебигираксов заключается, на наш взгляд, в сочетании таких особенностей, как присутствие мезогипсодонтных или даже гипсодонтных коренных зубов и постоянно растущих клыковидных резцов, с одной стороны, и развитие возвышающихся над дорсальной поверхностью черепа глазниц — с другой. Обращает на себя внимание некоторая несогласованность между собой этих признаков: относительно высококоронковые зубы, указывающие обычно на пережевывание жесткой растительной пищи, свидетельствуют об условиях более или менее сухой обстановки, а выдающиеся вверх глазницы наводят на мысль о гипсопотаомидном образе жизни, неразрывно связанном с водой.

Мы склонны думать, что отмеченное оригинальное сочетание особенностей у квабегиракса указывает на его своеобразную адаптацию к жизни возле рек и озер, среди заболоченных зарослей лесных чащ. К такому выводу приводит внимательное рассмотрение его зубов, и прежде всего первой пары резцов и клыковидных резцов нижней челюсти. Косые площадки стирания обеих пар резцов нижней челюсти образуют сплошной, приблизительно W-образный режущий край. Расположение этих площадок на верхушечной и передней сторонах коронки клыковидных резцов свидетельствует о частичном противостоянии верхних и нижних клыковидных резцов. Это хорошо видно на сочленении черепа с нижней челюстью; при этом стирание нижних «клыков» происходило о задне-латеральную поверхность верхних. Отмеченные черты строения резцов квабегиракса позволяют предположить, что это животное захватывало и одновременно разрезало первыми резцами нижней челюсти и клыковидными резцами обеих челюстей какие-то болотные травы, поедая как их листья и стебли, так и мясистые корневища и клубни. Естественно, что при вытягивании клыками растений из почвы должно было происходить быстрое стирание этих резцов не только друг о друга. Корневища растений не могли не шлифовать задние стороны поверхности клыковидных резцов, особенно во время боковых движений головы, связанных с обрыванием трав. На такое же стирание у квабегиракса указывает, должно быть, присутствие отмеченных при описании этих зубов поперечных задних вмятин клыковидных резцов. Стирались, конечно, и передние поверхности резцов, но его следы относительно слабо выражены на резцах нижней челюсти, что объясняется, вероятно, молодостью описанного экземпляра, а также в некоторой мере расположением впереди этих зубов верхних клыковидных резцов, которые и подвергались в первую очередь трению о почву. Такие признаки черепа, как его относительная короткомордость (укорочение плеча сопротивления рычага), четко ограниченное и весьма рельефное предбугорье чешуи затылочной кости (наличие мощной выйной связки), значительная высота скуловой дуги (увеличение площади прикрепления жевательной мышцы, указывающее на хорошо развитую способность отведения вентральной челюсти в бок), резко выраженный, сжатый с боков затылочный гребень, свидетельствующий о наличии мощных разгибателей затылочно-атлантного сустава, массивность яремных отростков (место прикрепления прямой головной латеральной мышцы, служащей отведению головы в сторону), вполне согласуются с высказанным предположением о способе его питания. Вытягивание растений из почвы и их обрывание требовали высокоразвитую способность разгибать шею и отводить голову в сторону, а пережевывание корней и клубней — отводить нижнюю челюсть вбок. Вполне понятно, что перетирание такого питательного материала, как корни и клубни растений, должно было

вызвать быстрое стирание зубов. Так оно и происходит у квабебигиракса: несмотря на то, что у него в верхней челюсти (образец К-11) еще не прорезался третий моляр, P^4 и M^1 близки к средней степени стирания, а I^3 и C — сильноостерты; на черепе взрослой особи (К-13) при средней степени стирания последнего моляра все предыдущие зубы сильноостерты. Такой способ питания не мог не стимулировать развития у плиогирацид гипсодонтии, и в этом отношении, как уже было отмечено, квабебский даман превзошел своего предка (*Pliohyrax*), приближаясь по относительной высоте коронки моляров к некоторым архаичным гиппарионам. Что же касается выступления глазниц квабебигиракса над поверхностью лба, то оно указывает на нахождение у него глаз на особой возвышенности, как у гиппопотама. Судя по коротким и очень высоким носовым костям, а также по большой носовой вырезке, заметно простирающейся назад, квабебигиракс мог иметь и небольшой хоботок.

Однако достаточно и указанной особенности строения глазниц, чтобы с несомненностью заключить о способности квабебигиракса скрываться в воде. Надо заметить, кроме того, что некоторое утолщение верхнего края глазницы квабебигиракса, как бы образующего небольшой навес над глазом, служило, вероятно, для его защиты при рытье почвы и добывании пищи в прибрежных участках водоемов. Нам кажется, наконец, что не лишено основания предположение о том, что квабебский даман мог искать в воде защиты в моменты опасности.

Таблица 20
Промеры черепа (в мм)

№	Промеры	<i>Kva bebihyrax kachethicus</i>		
		К-11	К-13	К-3010 juv.
1	Основная длина от basion до prosthion	269	316	—
2	Наибольшая длина от затылочного гребня до prosthion	293	370	—
3	Длина от prosthion до заднего края нёба	180	212	—
4	Наибольшая высота черепа в области глазниц	140	140	116
5	Наибольшая ширина черепа	218	ок. 222	ок. 150
6	Орбито-лицевая длина от prosthion до переднего края глазницы	175	219	148
7	Горизонтальный поперечник глазницы	25	ок. 45	35
8	То же, вертикальный	35	ок. 43	39
9	Высота скуловой дуги	40	40	28
10	Длина зубного ряда (I ¹ — M ³)	204	210	—
11	Длина премоляров (P ¹ — P ⁴)	60	58	—
12	Длина моляров (M ¹ — M ³)	97	95	—
13	Ширина нёба на уровне M ¹	50	48	—
14	Ширина нёба на уровне С	45	47	—

Таблица 21
Промеры нижней челюсти (в мм)

№	Промеры	<i>Kva bebihyrax kachethicus</i>		
		К-10	К-3013	К-3012
1	Длина нижней челюсти от prosthion до суставного валика	—	—	216
2	Длина от prosthion до заднего края M ₃	170	183	—
3	Наибольшая высота челюсти	—	—	145
4	Высота на уровне P ₃	—	—	51
5	То же на уровне M ₃	—	—	71
6	Длина симфиза	ок. 65	ок. 70	63
7	Ширина нижней челюсти на уровне С	47	45	39
8	То же на уровне M ₃	ок. 80	75	80
9	Наибольшая ширина	—	—	111
10	Длина зубного ряда (I ₁ — M ₃)	174	185	—
11	Длина коренных (P ₁ — M ₃)	130	145	—
12	Длина премоляров (P ₁ — M ₄)	49	51	50
13	Длина моляров (M ₁ — M ₃)	82	97	—

Таблица 22
Промеры верхних зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Krabebihyrax kachethicus</i>			
		К-11	К-13	К-3010 Juv.	
1	I ¹ {	длина	—	80	70
		по кривизне			
		ширина	ок. 16	16	12
		толщина	ок. 18	18	—
2	I ² {	длина	ок. 10	ок. 6	7
		ширина	—	—	—
3	I ³ {	длина	9	ок. 7	7
		ширина	11	—	—
4	C {	длина	10	9	9
		ширина	12	10	—
5	P ¹ {	длина	ок. 9	9	9
		ширина	—	11,5	—
6	P ² {	длина	15	11	14
		ширина	18	13	—
7	P ³ {	длина	17	15	14
		ширина	20	16,5	—
8	P ⁴ {	длина	22	18	17
		ширина	27	20	—
9	M ¹ {	длина	30	22	26
		ширина	30	26	—
10	M ² {	длина	30	28	34
		ширина	27	33	—
11	M ³ {	длина	ок. 35	52	—
		ширина	—	31	—

Таблица 23
Промеры нижних зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Krabebihyrax kachethicus</i>			
		К-10	К-3013	К-3012	
1	I ₁ {	длина	9	13	—
		ширина	16	—	14
		длина по кривизне	98	ок. 86	—
2	I ₂ {	ширина	11	14	—
		толщина	15	15	14
3	I ₃ {	длина	—	4,5	5
		ширина	—	5	—
4	C {	длина	9	8	9
		ширина	7	7,5	—
5	P ₁ {	длина	10	9	10
		ширина	8	8,5	—
6	P ₂ {	длина	13	11,5	11,5
		ширина	9,5	11	—
7	P ₃ {	длина	15	17	14,5
		ширина	12	12	—
8	P ₄ {	длина	15	19	14
		ширина	11	13	—
9	M ₁ {	длина	23	20	21
		ширина	13	14	—
10	M ₂ {	длина	26,5	29	26
		ширина	14	16	—
11	M ₃ {	длина	36	45,5	—
		ширина	12	16	—
		длина талониды	12	16	—

ОТРЯД PROBOSCIDEA. ХОБОТНЫЕ

ПОДОТРЯД MASTODONTIDEA OSBORN, 1921

СЕМЕЙСТВО TETRALOPHODONTIDAE VAUFREY, 1958

ПОДСЕМЕЙСТВО ANANCINAE HAY, 1922

Род *Anancus* Aymard, 1855

Anancus arvernensis (Cr. et Job.)

Рис. 23—26; табл. XIII

1948. *Anancus arvernensis*. Osborn, Proboscidea, I, p. 632, f. 596—602, 604.
1952. *Mastodon arvernensis*. Tobien, Zeit. deutseh. geol. Ges., 104.
1954. *Anancus arvernensis*. Viret, Nouv. Arch. Mus. Nat. Hist. Lyon, IV, p. 165.
1962. *Anancus arvernensis*. Бакалов и Николов. Ископаемая фауна Болгарии, X, стр. 126, табл. LXIX—LXXX.
1963. *Anancus arvernensis*. Дуброво. Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода, № 28, стр. 158, рис. 1.
1964. *Mastodon arvernensis*. Fejfar, Rozprawy UUG, 30, p. 65, pl. III.
1965. *Anancus arvernensis*. Алексеева. Труды Комиссии по изучению четвертичного периода, стр. 70, табл. II.

Голотип. Фрагмент нижней челюсти с Pd_1 и Pd_2 (Круазе, Жюбер, 1828); верхний плиоцен, Перрье, Франция.

Диагноз¹. Мастоdont крупных размеров; череп короткий и высокий; нижняя челюсть массивная, укороченная; верхние бивни крупные, почти прямые. Коренные зубы бугорчатые, с характерным чередованием рядов бугров. Эмаль на зубах гладкая или слабоморщинистая, без цемента. Кости конечностей массивные, умеренной длины или короткие. Строение запястья асериальное.

Материал. Череп молодой особи, сильно поврежденный (К-168). Обломаны роstrальная часть и затылочный отдел. На черепе сохранились Pd^3 и Pd^4 с обеих сторон, а с левой стороны открыт еще не прорезавшийся M^1 , у которого обломана задняя половина коронки.

Незначительный фрагмент черепа (верхнечелюстные кости) с Pd^4 и M^1 с обеих сторон (К-208). Фрагмент правой верхней челюсти с Pd^2 и Pd^3 (К-92). Изолированный M^1 (К-92); передняя половина левого Pd^3 (К-93); изолированный Pd_3 (К-94) и нижний молочный резец (бивень, К-910).

Грудной позвонок (К-520); обломок позвонка (К-573); фрагмент лопатки (К-674, К-738); сильно поврежденная плечевая кость (К-748); три проксимальных отдела локтевой кости (К-789, К-769, К-761); два обломка лучевой кости (К-912, К-756); полулунная кость (К-743, К-383); трехгранная кость (К-572); большие берцовые кости (полная К-1016), проксимальный отдел

¹ Составлен по Осборну (1948) и Алексеевой (1965).

(K-757), дистальные концы (K-670, K-788); малая берцовая кость (K-731); четыре астрагала (K-528, K-911, K-669, K-534); пяточные кости (K-785, K-1019); ладьевидная кость (K-1021, K-403, K-1020); кубовидная кость (K-584); первая фаланга (K-512).

Описание и сравнение. *Череп* сильно поврежден (K-168), и трудно что-либо сказать о строении его роstralного и затылочного отделов. На нем сохранились стертые почти до основания Pd^3 и Pd^4 , на которых затронуты стиранием все ряды бугров, за исключением последнего. M^1 подпирает сзади Pd^4 , но еще не прорезался.

Череп принадлежит молодой особи и, судя по имеющемуся фрагменту, он очень короткий, относительно высокий и узкий. Лобная часть черепа слабо выпукла. В области наибольшего развития височных впадин лоб сильно сужен. Глазницы большие и, по-видимому, круглые. Небо почти плоское, с сагиттальным гребешком и продольными, узкими, относительно глубокими желобками по обеим сторонам гребешка.

Зубы. *Верхние зубы* (рис. 23, 24). Pd^2 (K-92) маленький, овальной формы, с закругленными передней и задней стенками. Зуб только в начальной стадии стирания. На жевательной поверхности фактически имеется лишь один ряд бугров, но если судить по хорошо развитому задне-внутреннему бугру, то рядов должно было бы быть два. Передне-наружный основной бугор развит сильнее других: массивнее и выше. Передне-внутренний бугор уступает по размерам наружному и тесно примыкает к последнему, образуя первый ряд бугров. Задне-внутренний бугор по форме и величине идентичен с передне-внутренним бугром. Долинка между внутренними буграми относительно широкая; в основании долинки по ее внутреннему краю имеются два маленьких дополнительных бугорка, которые как бы закрывают вход в долинку.

Задне-наружный бугор очень маленький, конической формы, уподобляющийся скорее дополнительному бугру, чем основному. Между описанным бугром и задне-внутренним располагаются два или три дополнительных бугорка, которые образуют не задний ряд бугров, а, скорее, низкий гребень. Промежуточный бугор имеется. Передний и задний талоны состоят из трех бугорков. Эмаль коронки слегка морщиниста.

Pd^3 хорошей сохранности, слабостертый (K-92). Зуб тесно примыкает к Pd^2 , прямоугольных очертаний, с незначительным сужением спереди. На жевательной поверхности имеются три ряда бугров, а также передний и задний талоны; при этом передний талон сильнее развит и состоит из пяти или шести бугорков, а задний только из трех.

Внутренние половины рядов бугров заметно смещены вперед относительно наружных. Более четкое смещение внутреннего бугра вперед наблюдается во втором ряду. Это явление особенно хорошо видно на сильноостертом зубе (K-168).

Промежуточные бугры хорошо развиты. Дополнительные бугры имеются у задне-внутренней стенки наружного бугра и передне-внутренней стенки внутреннего. Таким образом, между рядами бугров имеются по два дополнительных бугорка, которые, тесно примыкая друг к другу, сливаются и образуют косо направленный гребешок, соединяющий смежные ряды бугров. Имеются и другие слабо развитые дополнительные бугры, которые в основном размещены у оснований долин.

Коронка зуба относительно высокая, умеренно широкая (табл. 24). Эмаль тонкая и заметно морщиниста. Цемент отсутствует. Смещение бугров хорошо заметно.

Pd⁴. На черепе (K-168) и на фрагменте черепа (K-208) с обеих сторон сохранились функционирующие Pd⁴, при этом на черепе этот зуб слабо стерт.

Описываемый зуб состоит из четырех бугров и талонов (переднего и заднего). На среднестертом образце (K-208) передний талон фактически слился с передней парой бугров, а на слабостертом он хорошо выражен и образован из нескольких дополнительных бугорков. Задний талон представлен двумя или тремя дополнительными бугорками, из которых один — срединный — более крупный, а боковые маленькие.

Промежуточные бугры (K-168) сильно развиты и по величине почти не уступают основным буграм. Дополнительные бугры хорошо представлены. Следует отметить, что на черепе правый Pd⁴ несколько отличается от левого. Отличие выражено в наличии на левом Pd⁴ с внутренней стороны, между первым и вторым рядами бугров, сильно развитого массивного бугра. Положение этого бугра необычно. Можно допустить, что это сильно развитый дополнительный бугор, появившийся на необычном для него месте. Однако не исключается и то, что сильное развитие промежуточного бугра вызвало смещение основного внутреннего бугра вперед. Так или иначе, этот факт должен быть отнесен к категории аномалий.

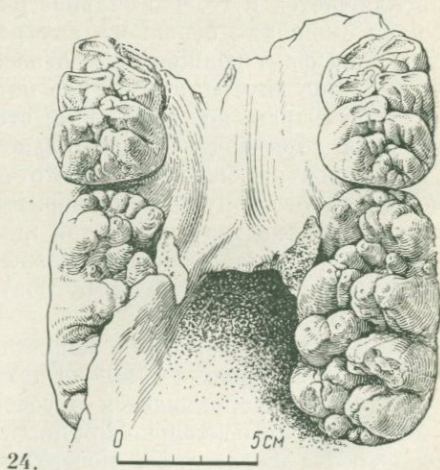
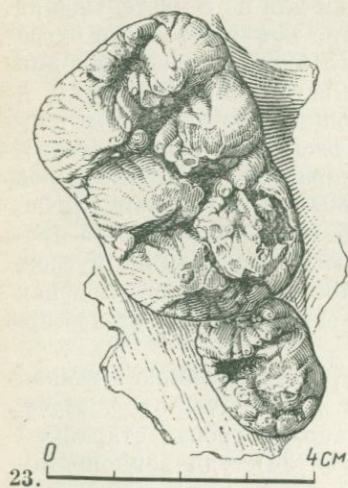
Смещение внутренних бугров по отношению к наружным вперед слабо выражено. Возможно, это объясняется слабой стертойостью зуба (при более значительном стирании смещение рядов бугров, вероятно, было бы более отчетливым). Во всяком случае в пользу такого допущения говорит то обстоятельство, что на преддущем сильностертом Pd³ той же челюсти чередование бугров, несомненно, имеется. Четко выражен этот ананкоидный признак (чередование половин рядов бугров) на относительно сильностертом Pd⁴ (K-208).

Эмаль зуба заметно морщиниста, относительно тонкая (3—4 мм) и совершенно лишена цемента. Воротничок отсутствует.

M¹ только прорезывается и совершенно не тронут стиранием (K-208). Зуб относительно крупный (табл. 24), удлиненнопрямоугольный. На жевательной поверхности развиты четыре ряда бугров плюс передний и задний талоны. Чередование половин рядов

бугров резко выражено. Наружные бугры незначительно крупнее внутренних. Имеются по два промежуточных бугра в каждом ряду, за исключением первого ряда, где этот бугор выражен только у наружного основного бугра. Дополнительные бугры между рядами бугров хорошо развиты и образуют косые гребешки. Передний талон состоит из нескольких дополнительных бугорков, убывающих в размере от внутреннего, относительно высокого, к наружному. Задний талон образован пятью дополнительными бугорками, но, в отличие от переднего талона, крупнее других срединный бугорок, а по бокам имеется по паре маленьких дополнительных бугорков. Эмаль коронки вертикально-морщинистая, относительно тонкая и лишена цемента. Воротничок отсутствует.

Нижние зубы. Молочный резец (Id_2) овального сечения, прямой, маленький (ширина 15,5 мм). Коронка молочного резца-бивня короткая (15 мм), покрыта тонкой гладкой эмалью. Корень длинный с незначительным расширением к основанию (рис. 25). Pd_3 слабостертый, хорошей сохранности, с узкой, заметно удлиненной коронкой (рис. 26). Наибольшая ширина зуба приходится на уровень третьего ряда бугров. Кпереди коронка постепенно суживается. Число рядов бугров: три + передний и задний талоны. Основные бугры конусообразные с характерным анакондным чередованием половин рядов бугров. Имеются слабые промежуточные бугры. Дополнительные бугры слабо развиты и имеются только у передне-внутренней стенки внутренних бугров и задне-внутренней стенки наружных бугров. Задний талонид образован несколькими (четырьмя-пятью) дополнительными буграми, а передний двумя одинаково хорошо развитыми буграми.



Коронка зуба относительно высокая. Эмаль коронки слегка морщиниста, тонка и лишена цемента.

Размеры Pd_3 (в мм): длина зуба 52; высота наибольшая 25; передняя ширина 25; задняя ширина 31.

Характер строения зубов квабеевского мастодонта, особенно чередование или смещение (альтернирование) половин рядов бугров, свойственное в основном лишь представителям рода *Anancus* Luyard, не оставляет сомнения в принадлежности нашего мастодонта к этому роду. Следует отметить, что известны и другие формы, не принадлежащие к *Anancus*, но характеризующиеся той или иной степенью смещения рядов бугров (*Choerolophodon pentelici*, *Gomphotherium angustidens*, *Tetralophodon longirostris* и др.), но последние резко отличаются другими признаками от представителей рода *Anancus*, и в частности от нашего мастодонта.

Квабеевский *Anancus* отличается от *Choerolophodon pentelici* Gaudry et Lartet (1856) относительно высоким черепом, сравнительно гипсодонтными зубами, отсутствием цемента на коренных, большим числом рядом бугров и иным очертанием молочных премоляров. Кроме того, у *Choerolophodon pentelici* смещение рядов бугров наблюдается только на молочных зубах, тогда как у квабеевского мастодонта так же, как и у всех представителей рода *Anancus*, это явление хорошо заметно и на постоянных коренных.

От *Gomphotherium angustidens* Cuv. квабеевский мастодонт отличается более высоким черепом, большим числом рядов бугров (четыре по сравнению с тремя на M_1), отсутствием центральных бугров, иной формой фигуры стирания (*G. angustidens* имеет характерную фигуру стирания, напоминающую трилистник) и силь-

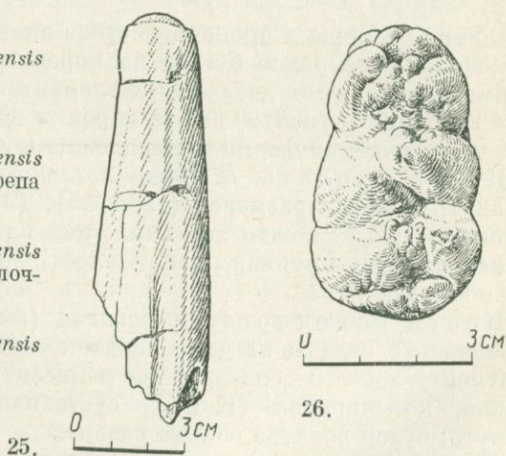
Рис. 23. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.)

Pd^2 , Pd^3

Рис. 24. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.) Фрагмент черепа с Pd^4 и M^1

Рис. 25. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.). Нижний молочный резец

Рис. 26. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.) Pd_3



но выраженным смещением бугров на всех зубах, в противоположность слабому смещению только на последних молярах у сравниваемой с ним формы (Осборн, 1942).

Anancus arvernensis из Квабеби по форме и строению зубов заметно приближается к *Tetralophodon longirostris* Каур, от которого, однако, заметно отличается отсутствием постоянных премоляров и сильно выраженным смещением половин рядов бугров. Последний признак у *T. longirostris* развит в слабой степени и только на последних молярах.

Из представителей других родов к квабебскому виду по характеру расположения бугров на зубах, пожалуй, наиболее близки азиатские *Pentalophodon falconeri* Osborn (1926) и *P. sinensis* Norwood (1935), относимые Осборном к роду *Anancus*, но включаемые Вофре (1958) в состав *Pentalophodon*. Однако имеются отличия, препятствующие сближению квабебской формы с азиатскими мастодонтами. Это прежде всего меньшее число рядов бугров у нашего мастодонта, а также отсутствие цемента и воротничка на коренных.

Следовательно, принадлежность квабебского мастодонта к роду *Anancus* Аумард не вызывает сомнения, но и видовое его определение не связано с особенными трудностями.

В состав рода *Anancus* входит всего несколько видов, и все они, за исключением *A. arvernensis* Cr. et Job., по тем или иным признакам отличаются от нашей формы. Так, для *A. perimensis* Falc. et Coult., в отличие от нашей формы, характерны иная фигура стирания эмали и сильное развитие цемента (Депере, 1890; Осборн, 1948); для *A. properimensis* Osb. — относительно упрощенное строение зубов и сильно развитые на них центральные бугры (Осборн, 1948), а для *A. paisugensis* Hsieh. — воротничок и цемент (Сих, 1962).

Общие размеры и пропорции зубов ананкуса из Квабеби, число и расположение рядов бугров на коренных, наличие и характер взаиморасположения добавочных элементов на зубах, а также фигура стирания и габитус эмали коронки не оставляют сомнения в том, что изучаемая форма принадлежит к *A. arvernensis* Cr. et Job.

Кости скелета. *Шейный позвонок*, по-видимому, седьмой (К-520), крупных размеров (табл. 25). Тело позвонка короткое и высокое. Головка почти плоская, ямка блюдцевидная. Межпозвоночная вырезка крупная, треугольной формы. Остистый отросток сильно развит.

Кости конечностей. *Лопатка* (scapula). Имеются только сочленовные отделы от двух лопаток (К-674, К-738). Судя по фрагменту лопатки, она крупная и массивная; шейка лопатки короткая, но широкая (К-674); суставная впадина чашеобразно вогнута; бугор лопатки сильно развит.

Плечевая кость (humerus) сильно повреждена: обломаны проксимальная суставная головка и латеральный отдел дистального

блока. Кость относительно короткая, широкая и массивная. Гребень плечевой кости очень рельефный и развит по всей длине диафиза; последний заметно уплощен с боков. Дистальный блок широкий и массивный.

Локтевая кость (ulna) представлена одним цельным проксимальным отделом (К-789) и двумя обломками верхнего конца (К-769, К-761). Кость широкая, массивная; полулунная вырезка низкая и широкая; крюковидный отросток очень широкий. Суставная поверхность для плечевой кости состоит из двух слабо вогнутых фасеток. Фасетки для лучевой кости низкие и длинные.

Лучевая кость (radius). От лучевой кости имеются лишь незначительные фрагменты (К-912, К-756) в сочленении с локтевой и принадлежащие молодой особи.

Полулунная кость (os semilunare s. lunatum, К-743) очень широкая, относительно высокая и сравнительно короткая. Проксимальная поверхность в передней части заметно выпукла, с последующим понижением латерально к передней поверхности кости; задняя часть сильно вогнута. В передне-латеральной части кости под большим углом к проксимальной поверхности лежит довольно крупная (высота 46 мм, длина 52 мм) фасетка для сочленения с локтевой костью. На той же стороне, но в нижней ее части имеется другая, относительно длинная (длина 81 мм) фасетка, предназначенная для сочленения с трехгранной костью.

Медиальная поверхность кости отвесная, с двумя фасетками для ладьевидной кости. Верхняя из них длиннее и имеет прямоугольные очертания, нижняя же короткая и относительно низкая. Дистальная часть кости представляет собой сочленовную поверхность для большой кости запястья. Общие размеры кости сильно варьируют от средних (К-383) до очень крупных (К-743), но в обоих случаях ширина кости незначительно больше ее длины (индекс ширины к длине около 112%), что по Гарутту (1954, стр. 69) указывает на асериальное строение кости.

Трехгранная кость (triquetrum s. pyramidale). Кость сильно повреждена: обломана задне-латеральная часть (К-572). Кость довольно крупная, умеренно высокая и относительно широкая. Передняя поверхность кости шероховатая, слабовыпуклая. На нижне-медиальной части лежит удлиненнооформенной формы фасетка для полулунной кости. Проксимальная поверхность выпукла в передней части и заметно вогнута посередине. Этой поверхностью кость сочленяется с локтевой. На дистальной стороне имеется обширная фасетка для сочленения с крюковидной. Она относительно плоская в передней части и вогнутая в задней.

Большая берцовая кость (tibia). В коллекции имеются один проксимальный (К-757) и два дистальных (К-670, К-788) отдела, а также почти полная большая берцовая кость (К-1016) и дистальный конец в сочленении с надпяточной костью (К-1017), принадлежащие молодой особи.

Кость очень массивная, крупная (табл. 25). Проксимальная сочленовная поверхность состоит из двух сильно вогнутых фасеток, разделенных высокими мышцелковыми выступами. Дистальная поверхность чашеобразно вогнута с незначительным возвышением посередине. Фасетка для малой берцовой кости довольно обширная и расположена под большим углом к основной фасетке.

Малая берцовая кость (fibula) неполная. Обломаны верхний суставной отдел и часть дистального отдела (К-731). Имеется также незначительный фрагмент диафиза (К-518). Кость длинная, тонкая, с незначительным изгибом в срединной части, треугольных очертаний. В дистальной части диафиз заметно уплощен с боков.

Таранных костей (astragalus) четыре, и все они существенно отличаются друг от друга по размерам, что, по-видимому, следует объяснить различным индивидуальным возрастом захороненных особей. Кость очень крупная (К-528), массивная (табл. 25). Фасетка для сочленения с большой берцовой костью почти гладкая, с незначительной вогнутостью сагиттально. На молодом экземпляре сагиттальный желобок резче выражен (К-911) и боковые валики рельефнее выступают. В задней части кости расположены две фасетки: латеральная из них более крупная, плоская, треугольной формы, а медиальная относительно маленькая. Этими фасетками кость сочленяется с пяточной костью. Дистальная фасетка для ладьевидной кости умеренно выпуклая.

Пяточная кость (calcaneus) крупная, массивная и относительно низкая (К-785). Фасетки для таранной кости слабо вогнуты, обособлены друг от друга. Дистальная фасетка для кубовидной кости почти плоская, прямоугольных очертаний. На молодом экземпляре (К-1019) латеральная фасетка для надпяточной кости сильнее вогнута и отличается по форме от соответствующей фасетки взрослой особи.

Ладьевидная кость предплюсны (os naviculare). Из имеющихся в коллекции 3 экз. один (К-1021) принадлежит молодой особи. Эта кость у квабейского ананкуса очень широкая (К-403), низкая и массивная. Проксимальная поверхность представлена в виде сильно вогнутой фасетки, сочленяющейся с дистальной фасеткой надпяточной кости. Дистальная поверхность умеренно выпукла и несет три фасетки для клиновидных и кубовидной костей, разделенных друг от друга слабо выраженными гребнями.

Кубовидная кость (os cuboideum) низкая, относительно узкая, треугольной формы (К-584). Проксимальная поверхность состоит из двух плоских фасеток, а дистальная несет также две, но слабо-выпуклые фасетки.

Первая фаланга (phalanx I), возможно, третьего пальца. Кость заметно повреждена, но общая конфигурация сохранилась (К-512). Она коротка, массивна, с относительно широкой проксимальной поверхностью и значительно суженной дистально.

Общие замечания. Как явствует из описания остатков квабейского ананкуса, последний был хоботным крупных размеров, характеризующимся коротким и высоким черепом, сильно бугорчатыми зубами и асериальным строением запястья. Смена коренных зубов происходила у него горизонтально и одновременно функционировали один или два зуба в каждой половине челюсти (табл. XIII, фиг. 2). Совершенно очевидно к тому же, что премолары квабейского мастодонта имели только молочную генерацию.

Относительно короткие и массивные конечности и асериальное строение запястья квабейского мастодонта подтверждают существующее мнение о том, что представители рода жили в прибрежных лесах или заболоченных низменностях и питались преимущественно сочной растительностью (огромные бивни способствовали извлечению корневищ и клубней растений из почвы).

Позднейший представитель линии мастодонтов в Евразии — *Anancus arvernensis* — был широко распространен на континентах Европы и Азии в средне- и позднелиоценовое время. К концу позднего плиоцена эта форма почти всюду, за исключением Африки (Дитрих, 1943), вымерла. В Европе *A. arvernensis* присутствует в большинстве местонахождений руссильонского и виллафранкского фаунистического комплексов.

На территории Советского Союза остатки этого животного встречены в составе фаун молдавского и ханпровского комплексов (Борисяк, Беляева, 1948; Громов, 1948; Алексеева, 1965, Байгушева, 1971 и др.), и только в одном случае констатируются остатки *A. arvernensis* в якобы более молодых отложениях. Мы имеем в виду находку И. А. Дуброво нижней челюсти *A. arvernensis* на Таманском полуострове в отложениях карьера Цимбал. Впрочем, геологический возраст вмещающих остатки *A. arvernensis* отложений не вполне ясен. Мы склонны присоединиться к мнению Дуброво (1963, стр. 161), относящей эти отложения к верхнему плиоцену.

На территории Закавказья находки *A. arvernensis* отмечаются в Кахетии (Бурчак-Абрамович, Джафаров, 1950), но их стратиграфическое положение неизвестно.

Таблица 24

Промеры верхних зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Anancus arvernensis</i> Квабеби	<i>A. arvernensis</i> по Вейт- хоферу (1891)	<i>A. sivalensis</i> по Вейт- хоферу (1891)	<i>A. arvernensis</i> по Алек- сеевой (1965)
1	Pd^2 { длина ширина	23 17	23; 25 18; 22	— —	— —
2	Pd^3 { длина ширина	38; 46 29; 33	44—47 32—37	67,6 46,8	— —
3	Pd^4 { длина ширина	65; 72 44; 42	76; 80 47; 47	83,2 52	107 68
4	M^1 { длина ширина	87; 95 50; 54	87 51	— —	113 65

Таблица 25

Промеры костей конечностей (в мм)

№	Промеры	<i>Anancus arvernensis</i> Квабеби	
		adul.	juv.
Шейный позвонок			
1	Ширина позвонка в области поперечных отростков	ок. 235	—
2	Длина тела позвонка	41	—
3	Длина остистого отростка (от тела позвонка)	ок. 230	—
4	Высота тела позвонка	112	—
5	Ширина спинномозгового канала	71	—
6	Высота спинномозгового канала	64	—
Лопатка			
1	Длина сочленовной впадины	169; 120	—
2	Наибольшая ширина сочленовной впадины	110; 74	—
Плечевая кость			
1	Длина кости	ок. 600	—
2	Наибольшая ширина медиального блока	90	—
3	Наименьшая ширина диафиза	80	—
4	Передне-задний диаметр там же	130	—
Локтевая кость			
1	Ширина сочленовной поверхности для плечевой кости	169	—

Таблица 25 (окончание)

№	Промеры	<i>Anapcus arvernensis</i> Квабеби	
		adul	juv.
2	Высота полулунной вырезки	91	—
3	Ширина крючковидного отростка	82	—
	Полулунная кость		
1	Длина (передне-задняя) кости	ок. 125	—
2	Ширина кости спереди	141; 115	—
	Отношение ширины к длине 2 : 1	112,8	—
	Трехгранная кость		
1	Ширина кости спереди	122; 118	ок. 71
2	Высота кости	76; 71	38
	Ладьевидная кость предплюсны		
1	Наибольшая ширина кости	130; 108	85
2	Передне-задний диаметр	86; 63	52
3	Наибольшая высота кости	32; 27	24
	Кубовидная кость		
1	Ширина кости спереди	93	—
2	Передне-задний диаметр	95	—
3	Высота кости спереди	36	—
	1-я фаланга		
1	Наибольшая длина фаланги	86	—
2	Проксимальная ширина	77	—
3	Дистальная ширина	ок. 55	—
	Большая берцовая кость		
1	Наибольшая длина кости	—	450
2	Наибольшая ширина проксимального конца	195	155
3	Наименьшая ширина диафиза	—	67
4	Наибольшая ширина дистального конца	152; 136	102; 123
5	Передне-задний диаметр дистального конца	117	80; 101
	Малая берцовая кость		
1	Наибольшая длина кости	577	—
2	Ширина диафиза	37	—
	Таранная кость		
1	Передне-задний диаметр кости	93	73; 59
2	Наибольший поперечный диаметр	158	119; 106
3	Наибольшая высота кости	131	88; 78
	Пяточная кость		
1	Наибольшая ширина кости	139	—
2	Ширина шейки кости	48	38
3	Ее же передне-задний диаметр	83	—

ОТРЯД PERISSODACTYLA. НЕПАРНОПАЛЫЕ

СЕМЕЙСТВО EQUIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО EQUINAE STEINMAN ET DÖDERLEIN, 1890

Род *Hipparion* de Christol, 1832

Hipparion crusafonti Villalta, 1948

Рис. 27—33; табл. XVIII—XXI

1948. *Hipparion crusafonti*. Villalta, Extracto del «Museo de la Ciudad de Sabadell», vol. IV, f. 1, 2.

1967. *Hipparion crusafonti*. Векуа. Сообщ. АН Груз.ССР, № 3, рис. 1, 2.

Голотип. Верхние и нижние коренные зубы (Вилалта, 1948); Виллафранк, Вилларойя, Испания.

Диагноз. Размеры средние, близкие к крупным: предсуставная основная длина 344 мм, длина ряда верхних коренных 155 мм, высота черепа позади М³ 105 мм, ширина лба у наружных краев глазниц 180 мм. Зубы крупные, высокие: индекс высоты к длине на слабостертом М² 269,2. Протокол длинный и узкий: индекс его на среднестертом Р³ — М² в среднем 43,1. Двойная петля на нижних коренных зубах кабаллоидного типа, с асимметричными лопастями и широкой выемкой между ними; на задней стенке наружной долилки на всех зубах, за исключением Р₂, имеется гофрированная шпора, а на передней стенке той же долилки хорошо выражена шпорца; из дополнительных элементов всегда присутствуют парастилид и гипостилид.

Материал. Череп (К-48) с обломанным мозговым отделом.

Нижняя челюсть: 1) взрослой особи, с почти полной левой ветвью и передней половиной правой горизонтальной ветви (К-3025); в челюсти сохранились слабостертые Р₂ — М₃; 2) левая горизонтальная ветвь, с почти полным резцовым отделом; в челюсти сохранились слабостертые Р₂ — М₁, I₁, Id₂, Id₃, Cd (К-3026).

Изолированные верхние коренные зубы (19 экз.) различной степени стертости; изолированные нижние коренные зубы (5 экз.); нижние молочные предкоренные; слабостертые Pd₃ (К-3027), Pd₄ (К-3028), Pd₃ (К-3029), фрагмент Pd₂ (К-3030); нижние резцы: I₂ (К-611), I₁ (К-2014), I₂, I₃ (К-1097).

Кости конечностей: целая правая лучевая кость (К-408); нижний отдел лучевой кости (К-1061) в сочленении с полными запястьем, пястью и всеми звеньями фаланг; фрагмент нижнего конца большой берцовой кости (К-416); ладьевидная кость запястья (К-1065); полулунная кость (К-1066); трехгранная кость (К-1067); гороховидная кость (К-1068); крючковатая кость (К-1064); большая кость запястья (К-1063); малая многоугольная кость (К-1062), два полных (К-1081, К-2002) и один медиальный отдел (К-1096) астрагала; ладьевидная кость заплюсны (К-1084).

третья клиновидная кость (K-1085), кубовидная кость (K-1086); два полных mc-III (K-1088, K-1061), два верхних отдела (K-1083, K-417) и один нижний отдел (K-2004); один полный mt-III (K-1082), три верхних конца (K-1099, K-2000, K-420) и один нижний конец (K-1098); mt-III 8 экз. боковых метаподиев, три первые фаланги третьего пальца (K-1069, K-3031, K-1093); вторая фаланга третьего пальца (K-1070); копытная фаланга третьего пальца (K-107); фаланги боковых пальцев (7 экз.); сезамоидные кости (5 экз.).

Описание и сравнение. Череп почти-полный (рис. 27, 28, табл. XVIII). Обломана задняя часть мозгового отдела, концы носовых костей и левая скуловая дуга. Череп принадлежит взрослому животному со среднестертыми зубами. Слабое развитие клыков и относительно короткая и низкая предглазничная ямка, возможно, указывают на принадлежность черепа самке.

По размерам черепа (табл. 26) квабейского гиппариона, скорее всего, можно отнести к гиппарионам средней величины (представительная основная длина 344 мм, орбитальная длина 262 мм). Он близок по этому признаку к *H. gromovae*, *H. moldavicum* (Громова, 1952; Габуня, 1959б) и *H. mediterraneum* из Пикерми (Вagner, 1857; Годри, 1873), но сильно уступает в величине черепа многим индийским, и особенно китайским гиппарионам (Лидеккер, 1881—1884; Сефве, 1927; Колберт, 1935). Все африканские (Ван Хупен, 1930, 1932; Хопвуд, 1937) и американские (Гидли, 1907; Ричей, 1948) гиппарионы несколько мельче квабейского гиппариона.

Лобный отдел черепа широкий (табл. 26; табл. XVIII, фиг. 2) и относительно плоский, с незначительной сагиттальной вогнутостью. По относительной ширине черепа квабейский гиппарион занимает одно из крайних мест среди гиппарионов вообще. Об этом признаке мы судим по индексу соотношения ширины черепа на уровне глазниц к орбито-лицевой длине. Для квабейского гиппариона он равен 68,7%. Тот же индекс у *H. giganteum* не превышает 60%, у *H. garedzicum* колеблется в пределах 46,1—53,5, *H. dermatorhinum* — 60,5, а у *H. fossatum* — 55,8. Гигантский китайский *Proboscideipparion* также имеет более узкий череп (59,5), чем квабейская форма.

Таким образом, квабейский гиппарион едва ли не самая широкая форма среди представителей этого рода.

Верхние края глазниц расположены почти на уровне плоскости лба. Несмотря на повреждение носовой вырезки, нетрудно заметить, что она относительно короткая и в меру широкая. Орбиты глазниц овальной формы; их передний край находится на уровне М³.

Предглазничная впадина относительно короткая и низкая. Она расположена далеко впереди от глазниц. Передний край впадины находится на уровне Р⁴, а задний на линии задней стенки М¹.

По величине, форме и расположению предглазничной впадины

квабебский гиппарион, по-видимому, близок к гиппарионам из Мараги (Габунья, 1959), Индии (Колберт, 1935) и Китая (Сефве, 1927), но резко отличается от *H. moldavicum*, *H. garedzicum*, *H. gromovae* и других (Громова, 1952; Габунья, 1959; Меладзе, 1967), у которых предглазничная впадина достигает значительных размеров.

Предглазничную впадину (ее форму, степень развития и др.) многие исследователи считали и считают довольно важным диагностическим признаком для видового определения гиппарионов. В одной из последних работ по гиппарионам была предпринята попытка доказать непригодность упомянутого признака для диагностики и выдвигалось предположение обосновать мысль о том, что отличия в степени развития, формы и положения предглазничной впадины являются признаками полового диморфизма (Меладзе, 1967, стр. 205).

Не оспаривая интерпретации Г. К. Меладзе и других авторов о значении предглазничной ямки у гиппарионов, мы склонны подвергнуть это некоторому сомнению. Дело в том, что у поздних гиппарионов явно намечается тенденция к ослаблению этого признака (поздние индийские и китайские гиппарионы, *H. urmiense*, квабебский гиппарион), а в некоторых случаях он даже утрачивается вовсе (*Proboscidipparion*). Тут уместно, может быть, сослаться на одного из сторонников упомянутой концепции, который пишет: «Трудно допустить, чтобы животные, приобретшие в процессе эволюции такую важную для них особенность, впоследствии утратили ее» (Меладзе, 1967, стр. 141). Действительно, чем могло быть вызвано относительно быстрое исчезновение у гиппарионов возникшего в процессе длительного прогрессивного развития вторичного полового признака? Настораживает, по мнению того же автора, и то обстоятельство, что всеми признанный предок рода *Equus* — *Pliohippus* — обладал хорошо развитой предглазничной впадиной, а настоящие лошади совершенно лишены этого признака.

И наконец, трудно объяснить половым диморфизмом тот факт, что в одних местонахождениях встречаются черепа гиппарионов с сильно развитыми впадинами, а в других (преимущественно, геологически поздних) черепа со слабыми предглазничными впадинами. Ссылка на то, что в одном случае захороняются только самцы, а в другом самки, мало убедительна,

Лицевой гребень на черепе длинный и сильно выступает в сторону. Его нижняя поверхность отвесная, а верхняя чуть наклонена вниз. В целом лицевой гребень расположен довольно высоко от альвеолярного края. Букцинаторная впадина широкая и довольно глубокая. Она ограничена с задней стороны P^2 , а спереди незначительным вздутием на уровне клыка.

Морда крайне короткая, но относительно широкая (табл. 26; рис. 27, 28, табл. XVIII). По укороченности морды квабебский

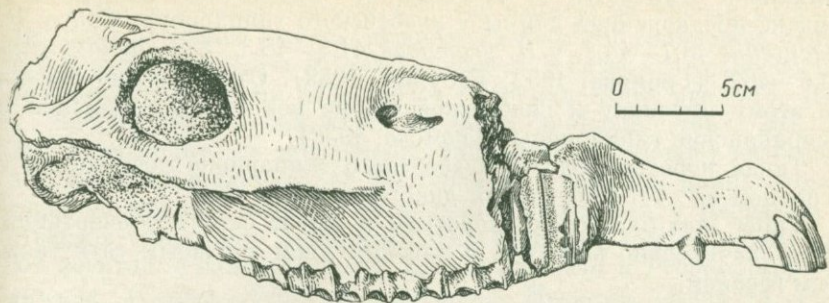


Рис. 27. *Hipparion crusafonti* Vill. Череп сбоку

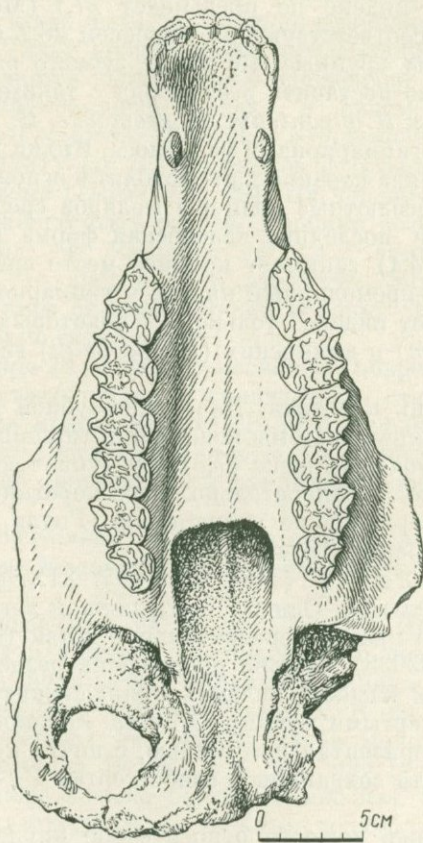


Рис. 28. *Hipparion crusafonti* Vill. Череп снизу

гиппарион отличается от большинства европейских гиппарионов. Индекс предкоренной длины у квабейского гиппариона 38,9, у *H. giganteum* 43,7—44,1, у *H. gromovae* 41,8—48,3, у *H. moldavicum* 42,6—46,8 (Громова, 1952; Габуня, 1959). Относительно близки по этому признаку к квабейской форме некоторые индийские и американские гиппарионы (Громова, 1952).

Такая короткомордость квабейского гиппариона достигается в основном за счет укорочения диастемы (табл. 27).

Tuber maxillare очень короткий и имеет округлое очертание. Небо значительно вогнутое, с плоским дном и слабым сагиттальным гребнем.

Череп относительно низкомордый. Индекс высоты черепа позади M^3 к предсуставной длине составляет 30,6%, что выходит за пределы колебания этой величины для рода *Hipparion*. Относительно низкую морду имеет, по-видимому, гиппарион из Базалети, у которого тот же индекс не превышает 27,1 (Меладзе, 1967), и *H. antilopinum* с соответствующим индексом 28,2 (Громова, 1952).

Коренные зубы крупные. По длине зубного ряда квабейского гиппариона можно поставить в один ряд с такими крупнозубыми гиппарионами, как *H. giganteum*, *H. gromovae*, *H. urmiense*, а также с некоторыми гиппарионами из Самоса, Индии и Китая. Вместе с тем удлинение ряда коренных происходит в основном за счет премоляров. Хотя абсолютные размеры моляров средние, по относительной величине последних квабейская форма (молярно-премолярный индекс 74,1) занимает крайнее место среди гиппарионов вообще. Молярно-премолярный индекс у гиппарионов редко бывает ниже 80%. Этот индекс только у некоторых пикермийских (*H. mediterraneum*) и индийских (*H. theobaldi*) гиппарионов опускается до 76,7.

Диастема очень короткая. Диастемно-зубной индекс 45,1. По относительной длине диастемы квабейский гиппарион близок к китайскому *H. platyodus* (индекс 47,3) и уступает всем гиппарионам из Советского Союза. Относительно более короткие диастемы имеют некоторые американские гиппарионы (Гидли, 1907) и *H. ditrichi* из Самоса (Верли, 1914).

Нижняя челюсть (табл. 28; табл. XIX, фиг. 2). Имеются две нижние челюсти. Одна с почти полной левой ветвью и передней половиной правой горизонтальной ветви (обломана позади P_3 , коллекция К-3025). Сильно повреждена резцовая часть. Судя по слабо развитым клыкам, челюсть принадлежит самке взрослой особи со слабостертыми зубами. Другая нижняя челюсть представлена левой горизонтальной ветвью, с почти полным резцовым отделом. В челюсти сохранились слабостертые $P_2 - M_1, I_1, Id_2, Id_3$ и Cd (К-3026).

Размеры нижней челюсти относительно крупные, но вполне уместаются в пределах колебания размеров нижней челюсти европейских гиппарионов.

Челюсть средней высоты (индекс высоты на уровне P_4 41,6). По относительной высоте челюсти квабебский гиппарион близко стоит к *H. urmiense* и *H. apscheronicum*, у которых тот же индекс соответственно равен 41,3 и 42,6 (Габуния, 1962, стр. 113, 166).

Зубной ряд нижних коренных очень длинный (табл. 28). По этому признаку все европейские гиппарионы уступают квабебскому, за исключением *H. apscheronicum*, у которого длина зубного ряда на нижней челюсти несколько больше, чем у *Hipparion* из Квабеби (табл. 28). Приблизительно такие же крупные зубы имеют некоторые гиппарионы из Китая, включая и *Proboscidihipparion sinense* (Сефве, 1927) и, возможно, Испании (Вилалта, 1948, стр. 11).

Значительная длина зубного ряда так же, как и на верхней челюсти, в основном достигается за счет премоляров, которые у квабебской формы очень крупные. Абсолютные размеры моляров, хотя и близкие к крупным, но молярно-премолярный индекс очень низкий (83,7). Такой низкий молярно-премолярный индекс у гиппарионов встречается крайне редко. Насколько нам известно, низкий молярно-премолярный индекс в одном случае отмечает М. Павлова (по Громовой, 1952) для *Hipparion* sp. из Гребенников и Г. Меладзе (1967) для *H. garedzicum* из Базалети.

Зубы. *Верхние резцы* (рис. 29). На черепе имеются все шесть постоянных, слабостертых резцов. Коронки резцов очень высокие и широкие (табл. 29). Чашечки на I^1 и I^2 замкнуты, а на I^3 это не совсем ясно, но, скорее всего, замкнуты. Эмаль чашечки гладкая, без каких-либо складок. Стенки коронки зубов, особенно задняя стенка, сильно складчатые.

Нижние резцы (в челюсти) несколько повреждены, но хорошо заметна замкнутость эмали и складчатость стенки коронки. На нижней челюсти молодой особи (К-3026) средние резцы (I_1) хорошо развиты и относительно стерты. На резцах чашечка замкнута. I_2 и I_3 еще не прорезались и функционируют низкокоронковые Id_2 и Id_3 .

Клыки относительно мелкие, конусообразные, слегка сплюснутые с боков. Молочный клык очень маленький, величиной с горошек.

Коренные зубы (рис. 30, 31; табл. 30, 31). Изучено 15 изолированных верхних и нижних коренных зубов, полный ряд верхних коренных зубов, полный ряд верхних коренных на черепе и нижних коренных на двух нижних челюстях. В числе изученных изолированных коренных два нижних зуба молочные.

Верхние коренные. Волчий зуб (Pd^1 или P^1) в челюсти отсутствует, и нет даже намек на то, что он был. Судя по тому, что волчий зуб отсутствует и на нижних челюстях, в том числе на нижней челюсти, принадлежащей молодой особи, можно предположить, что этот зуб у квабебского гиппариона редуцировался окончательно.

Постоянные коренные зубы крупные (рис. 30; табл. 30), особенно премоляры. Протокон постоянных коренных длинный и низкий: индекс его длины на слабостертых P^3-M^2 39,3—45,4, индекс формы протокона на тех же зубах 36,3—40.

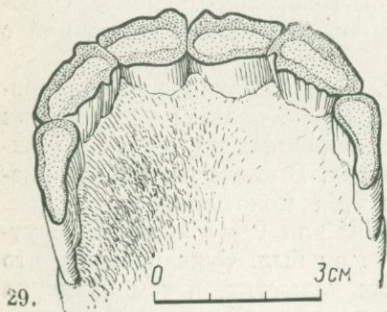
По абсолютной и относительной длине протокона квабевский гиппарион отличается от всех гиппарионов Советского Союза (Громова, 1952; Габуния, 1959), Турции (Озансой, 1965), Индии (Лидеккер, 1881—1884; Колберт, 1929) и большинства форм Китая (Сефве, 1927). Исключение составляют лишь *Hipparion* из Дурноселовки, у которого на слабостертом M^2 индекс протокона равен 46,7 (Габуния, 1959, стр. 113), и, возможно, китайские *H. dermatorhinum* и *Proboscidihipparion sinense* (Сефве, 1927), а также *H. crusafonti* из Виллафранка Испании (Вилалта, 1948; Зондар, 1961). У последних гиппарионов индекс длины протокона и его форма приблизительно сходны с квабевским.

Особо следует коснуться гиппариона из Гомарети (Восточная Грузия), представленного только четырьмя (одним среднестертым P^4 и сильностертыми P^4-M^2 , несомненно, принадлежащими одной особи) верхнекоренными зубами (Габуния, Буачидзе, 1969). По размерам зубов (табл. 30), по длине и форме протокона и степени складчатости гомаретский гиппарион настолько близок к квабевскому, что мы немногим рискуем, отождествляя с ним квабевскую форму.

То, что у гомаретской формы индекс протокона несколько выше, чем у квабевского гиппариона, мы склонны объяснить более сильной стертойостью зубов этого гиппариона.

Протокон коренных зубов квабевского гиппариона на всех стадиях стирания остается замкнутым и обособленным.

Складчатость эмали верхних коренных слабая: на задней стенке передней марки и на передней стенке задней слабостертых P^3 , P^4 и $M^{1,2}$ в среднем две-три и только в одном случае до шести складок. Складки в основном мелкие, иногда гофрированные. Марки



← Рис. 29. *Hipparion crusafonti* Vill
Резцы верхней челюсти

Рис. 30. *Hipparion crusafonti* Vill.
Верхние коренные зубы. Жевательная поверхность

Рис. 31. *Hipparion crusafonti* Vill.
Нижние коренные зубы. Жевательная поверхность

коренных замкнутые. Слой эмали тонкий. Парастиль на зубах раздвоенный. Мезостиль на премолярах с тенденцией к раздвоению, а на молярах острый. Задняя бухта умеренной глубины. Гипокон узкий и далеко вынесен назад.

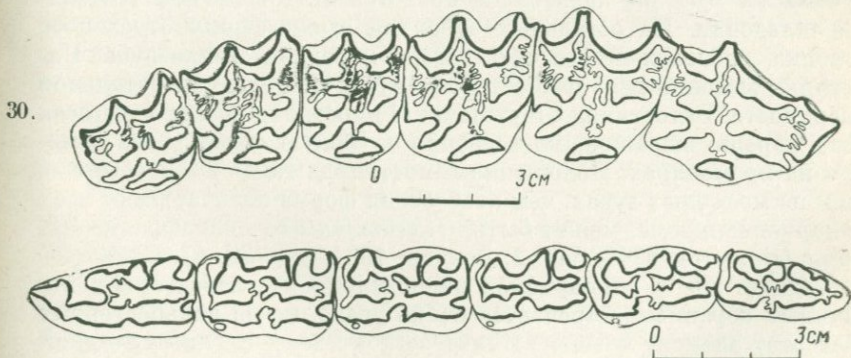
Высота постоянных коренных зубов значительная. По этому признаку квабеевского гиппариона можно отнести к самым высококоронковым формам среди гиппарионов. Индекс высоты коронки к его длине на изолированном слабостертом M^2 достигает 269,2. Такой индекс мы не встречали ни у одного гиппариона Советского Союза.

Нижние коренные. Волчий зуб (Pd_1) отсутствует. Нет этого зуба и на нижней челюсти молодого экземпляра.

Pd_3 средних размеров (табл. 31). Зуб низкий и относительно узкий. Двойная петля с симметричными лопастями и широкой выемкой между ними. Энтоконид узкий и длинный, расположен косо к продольной оси зуба и имеет хорошо выраженный острый клювовидный отросток. Задняя внутренняя долинка длинная. Наружная долинка мелкая и не достигает наружной стенки внутренних долинки. На задней стенке протокониды имеется едва заметная складка (рис. 31), которая по мере стирания зуба к корню увеличивается. Следует отметить, что подобную по положению складку мы не встречали на молочных зубах не только у гиппарионов, но и у представителей подсемейства Equinae вообще.

Эту складку мы называем передней шпорцей, так как она расположена в наружной долинке, напротив настоящей шпору, кста-ти, развитой на нижних молочных зубах довольно хорошо. В отличие от передней шпорцы, настоящая шпора по мере стирания зуба постепенно исчезает.

Из дополнительных элементов парастилид в виде складки едва намечается. Эктостилид отсутствует, но на его месте в прикорневой части развит воротничок. Особо следует отметить довольно мощную гипостилидную складку, которая по мере стирания зуба



убывает в размере. Кроме того, обращает на себя внимание довольно необычное положение этой складки. Обычно гипостилид в виде крючковидного отростка отходит от задне-наружной стенки гипоконулида. На молочных зубах квабеского гиппариона гипостилид образовался на стыке наружной и задней стенок гипоконулида (рис. 34). Гипоконулид узкий, высокий и поставлен вертикально к продольной оси зуба.

Pd_4 чуть длиннее предшествующего молочного зуба и, вследствие косо расположенного гипоконулида, резко суживается кзади. Парастилид имеется в виде высокого столбика. Гипостилид едва намечается. Шпора длинная и гофрированная. Передняя шпорца относительно слабая, но к основанию зуба увеличивается. Энтоконид узкий и поставлен косо к продольной оси зуба, но не в такой мере, как на Pd_3 . Ключовидный отросток энтокониды острый и входит в заднюю внутреннюю долинку. Двойная петля симметричная. Лопasti двойной петли сидят на длинных и узких стебельках. Выемка двойной петли мелкая и широкая. Наружная долинка едва достигает наружных стенок внутренних долинки.

Постоянные нижние коренные зубы относительно крупные, особенно премоляры (табл. 31).

Двойная петля, скорее, кабаллоидного типа: лопасти треугольной формы, с заостренными вершинами, на премолярах асимметричные. Выемка двойной петли неглубокая, широкая. Задняя внутренняя долинка длинная и лежит почти параллельно продольной оси зуба. Передняя внутренняя долинка асимметричная: ее передний отдел короткий, с незначительным рогообразным отростком, задний же отдел не имеет рога и вытянут в длину вдоль оси зуба.

Энтоконид вытянутый в длину. Ключовидный отросток на премолярах едва намечается, а на молярах отсутствует вовсе. Гипоконулид короткий и высокий. Наружная долинка мелкая и не входит в шейку двойной петли. Шпора длинная, иногда раздвоенная. Передняя шпорца всегда имеется.

Добавочные элементы, за исключением эктостилида, развиты хорошо: на P_2 и M_3 парастилид представлен в виде незначительной складочки. На остальных зубах он имеет форму отдельного столбика, расположенного чуть позади передней стенки зуба. Парастилид высокий и на слабостертых зубах достигает жевательной поверхности. Эктостилид отсутствует. Гипостилид всегда и на всех зубах хорошо выражен, но особенно глубокую складку мы замечаем на премолярах. Положение гипостилида такое же необычное, как и на молочных зубах, чем квабеская форма отличается от всех гиппарионов, кроме, может быть, *H. crusafonti* из виллафранка Испании (Вилалта, 1948, рис. 2; Зондар, 1961, рис. 20, *д*).

Присутствие у гиппарионов парастилида на слабостертых постоянных коренных встречается очень редко, но на сильностертых зубах этот элемент обычен. Иначе обстоит дело с гипостилидной складкой. Известно, что гипостилид у гиппарионов встречается

крайне редко. Зачаточный гипостилид в редких случаях отмечается на постоянных коренных зубах *H. moldavicum* и *H. giganteum* (Громова, 1952, стр. 96; Габуния, 1959, стр. 29). И лишь у *H. tudorovense* отмечается хорошо развитый гипостилид даже на М₃ (Габуния, 1959, стр. 75, рис. 12, з, 13, ж). Гипостилид присутствует на некоторых молочных зубах *H. richthofeni* и пикермийского гиппариона (Шлоссер, 1903). В этом отношении особое место занимают африканские гиппарионы, у которых гипостилидная складка нередко обособляется в самостоятельный столбик (Ван Хупен, 1930; Жоло, 1933; Хопвуд, 1929, 1937; Боне, Зингер, 1965).

Сильное развитие и своеобразное положение дополнительных элементов на нижних коренных зубах резко отличает квабейского гиппариона почти от всех гиппарионов Евразии, за исключением *H. crusafonti* из Испании, с которым сходство не ограничивается только одинаковым развитием добавочных элементов, но проявляется и в поразительном сходстве в их расположении, наличии хорошо выраженной передней шпорцы, отсутствующей у всех без исключения гиппарионов, кроме квабейского и вилларойского.

Кости конечностей. *Лучевая кость* (radius). Имеется полная правая лучевая кость хорошей сохранности. Кость крупная (табл. 32) и относительно массивная. По величине лучевой кости квабейский гиппарион превосходит даже *H. giganteum*, но уступает последнему в массивности (Габуния, 1959). Учитывая то обстоятельство, что в целом *H. giganteum* все же относительно крупнее квабейского гиппариона, а лучевая кость у нашей формы длиннее, можно полагать, что *H. crusafonti* из Квабеби обладал довольно длинными конечностями.

Верхняя суставная поверхность имеет все характерные для гиппарионов особенности. Проксимальные подсуставные бугры развиты относительно хорошо. Расширение диафиза к дистальному концу постепенное. Надсуставные бугры выражены слабо. Желобообразная вогнутость задней поверхности диафиза очень глубокая, что, по мнению Громовой (1952, стр. 105), указывает на сильное развитие сгибателей пальцев. Шероховатость луча на проксимальном конце едва намечается. В нижнем отделе передней поверхности хорошо выражены две продольные борозды и разделяющие их гребни. Медиальная борозда широкая и пологая, а латеральная относительно узкая и глубокая.

Кости запястья. В коллекции имеются все кости левого запястья, найденные в сочленении с другими частями конечности.

Ладьевидная кость запястья (os naviculare s. scaphoideum s. radiale) относительно узкая, высокая и значительно вытянута спереди назад (К-1065).

Наружная и верхняя передняя поверхности кости слабовыпуклые, шероховатые, с незначительно развитыми буграми, особенно на внешней стороне. Проксимальная суставная поверхность состоит из двух широких фасеток, передней, валикообразно выпуклой

и поперечно расположенной, и задней, седлообразно вогнутой. Этой поверхностью ладьевидная кость сочленяется с медиальной половиной лучевой кости.

На дистальной поверхности также помещены две фасетки. Передняя из них, более крупная и слабовыпуклая, сочленяется с медиальной фасеткой *os magnum*, а задняя, относительно мелкая и сильно вогнутая, — с проксимальной поверхностью *os trapezoidum*. Для сочленения с полулунной костью на внутренней поверхности ладьевидной кости развиты две маленькие фасетки: верхняя слабоудлиненная спереди назад (длина фасетки 16 мм, высота ее 4 мм), а нижняя, более короткая, имеет треугольную форму, направленную вершиной вниз.

Размеры кости (в мм): ширина кости 27, высота в передней части 31; наибольший передне-задний диаметр 40; ширина проксимальной сочленованной поверхности 26; ширина фасетки для *os magnum* 25; ширина фасетки *os trapezoidum* 15.

Полулунная кость (*os semilunare s. lunatum s. carpi intermedium*) высокая, сильно суживающаяся к задней части. Передняя поверхность трапецевидной формы слабовыпуклая. На проксимальной поверхности развита фасетка, состоящая из передней, валикообразно выпуклой, и задней, желобообразно вогнутой, частей.

Этой фасеткой полулунная кость сочленяется с лучевой костью. Связь полулунной кости с ладьевидной осуществляется с помощью трех фасеток, развитых на медиальной стороне кости. Верхняя из этих фасеток длинная, низкая (длина фасетки 18 мм, высота ее 4 мм) и имеет лентовидную форму. Нижняя передняя фасетка маленькая (длина фасетки 5 мм, высота ее 5 мм), полукруглой формы и расположена у передне-нижней части кости. Задняя фасетка чуть крупнее передней (длина фасетки 9 мм, высота ее 8 мм) и расположена у задней стенки кости.

Описываемая кость сочленяется с трехгранной костью запястья (*os triquetrum*) двумя плоскими фасетками. Верхняя из них более крупная (длина 18 мм, высота 10 мм) и имеет форму неправильно овала, а нижняя — относительно низкая и вытянутая в длину (длина 18 мм, высота 6 мм) — расположена под большим углом (около 100°) к дистальной фасетке. На дистальной поверхности расположены две фасетки: фасетка для *os hamatum* представляет собой чашеобразную вогнутость в задней части, а в передней относительно узкую площадку, расположенную под углом к широкой фасетке для *magnum*. Соотношение ширины этих фасеток у гиппарионов, по В. И. Громовой, колеблется в пределах 56—86,4, а для квабевской формы тот же индекс составляет 41,2. Приблизительно такую же величину дает соотношение ширины названных фасеток у настоящих лошадей. Следовательно, надо полагать, что у *H. crusefonti* из Квабеби уменьшается нагрузка на боковой палец и центр тяжести перемещается в большей степени, чем это наблюдается у других гиппарионов, на средний палец.

Размеры кости (в мм): ширина в проксимальной части 28; ширина в дистальной части 23; наибольшая высота кости 30; передне-задний диаметр 33; ширина фасетки для os magnum 17; ширина фасетки для os hamatum 7.

Трехгранная кость (os triquetrum s. pyramidale s. ulnare) сравнительно высокая, узкая, особенно в передней части и заметно короткая. Передняя поверхность кости очень узкая, шероховатая, переходящая в бугристую поверхность латерально. На проксимальной поверхности имеется одна заметно вогнутая фасетка (ширина фасетки 16 мм, ее передне-задний диаметр 17 мм) для сочленения с дистальным концом локтевой кости. Описываемая фасетка заметно скошена вниз и значительно расширена в задней части. На дистальной поверхности трехгранной кости лежит продольно слабовогнутая фасетка, заметно скошенная вниз, узкая в передней части и широкая в задней. Фасетка служит для сочленения.

На задней поверхности кости, ближе к дистальному концу, имеется слабовогнутая, угловатой формы фасетка, с помощью которой трехгранная кость запястья сочленяется с гороховидной костью (ширина фасетки 10,5 мм, ее высота 12,5 мм).

Размеры кости (в мм): наибольшая ширина кости 20; наибольшая высота ее 34; передне-задний диаметр 22; наибольшая ширина фасетки для локтевой кости 16; ее же передне-задний диаметр 18; наибольшая ширина фасетки для hamatum 16; передне-задний диаметр ее же 19.

Гороховидная, или добавочная кость (os pisiforme) сильно уплощена с боков и вытянута спереди назад. Наружная поверхность заметно выпуклая, места прикрепления сгибателей запястья (m. extensor carpi ulnaris; m. flexor carpi ulnaris и др.) отмечены хорошо выраженными буграми. У головки кости сверху вниз проходит довольно сильная бороздка для сухожилия локтевого разгибателя запястья (m. extensor carpi ulnaris). Бороздка отграничена спереди фасеткой для локтевой кости, а сзади резко выраженным поперечным гребнем. Нижняя фасетка относительно мельче верхней, имеет овальную форму, слабовогнута и расположена под небольшим углом к верхней фасетке. Описываемая фасетка сочленяется с задней фасеткой трехгранной кости запястья. Верхняя фасетка более крупная, сильнее вогнута и сочленяется задне-дистальной фасеткой локтевой кости.

Размеры (в мм): ширина кости 17; высота в области фасеток 34; наибольший передне-задний диаметр 43; ширина фасетки для трехгранной кости 12; ее высота 13; ширина фасетки для локтевой кости 16; ее высота 14.

Малая многоугольная кость (os trapezoideum s. carpale II) небольших размеров, относительно низкая и короткая. Проксимальная поверхность представляет собой шарообразно выпуклую фасетку, опускающуюся на медиальную поверхность до дистальной

фасетки. Описанной фасеткой эта кость сочленяется с ладьевидной костью запястья. На дистальном конце лежит плоская фасетка, с помощью которой она опирается на вторую запястную кость. Связь малой многоугольной кости с *os magnum* осуществляется двумя фасетками, расположенными на латеральной поверхности. Верхняя из них длиннее и выше (передне-задний диаметр 17; высота 7), а нижняя короче и ниже (передне-задний диаметр 11; высота 5).

Обращает на себя внимание довольно хорошо выраженный выступ в задней поверхности кости. Он слабо скошен вниз и имеет заметно выпуклую головку, которой упирается в соответствующую фасетку на нижне-внутренней поверхности *os magnum*. По всей вероятности, отмеченный выступ своей маленькой дистальной фасеткой упирается в *mc III*, что и отличает эту кость от *trapezoideum* гиппарионов.

В. И. Громова уделяет большое внимание наличию описанного выступа *os trapezoideum* у эквид. Вслед за Ковалевским она считает, что у гиппарионов отсутствует выступ, что указывает на независимое движение бокового (второго) пальца. Вместе с тем этот выступ хорошо представлен у настоящих лошадей и к тому же, опираясь своей дистальной фасеткой на *mc III*, частично высвобождает от нагрузки боковой палец (Громова, 1952, стр. 119).

У квабейского гиппариона строение этого сустава такое же, как у лошадей, хотя оно выражено слабее.

Размеры (в мм): ширина кости 20; высота 20; передне-задний диаметр 24; индекс ширины к передне-заднему диаметру 86,6.

Большая кость запястья (os magnum) широкая, сравнительно низкая и заметно удлиненная спереди назад. Дистальная поверхность представляет собой широкую и удлиненную, относительно плоскую фасетку, сочленяющуюся с проксимальным концом *mc III*. Здесь же, но под большим углом к основной дистальной фасетке, в медиальном углу кости, расположена относительно низкая, но умеренно удлиненная спереди назад фасетка для *mc II*. Форма и расположение фасетки свидетельствуют о том, что вторая пястная кость своим проксимальным концом заметно приподнята над *mc III*.

На проксимальном конце кости, в его передней части, размещены две смежные фасетки, разделенные заметным гребешком. Медиально расположена относительно крупная фасетка для ладьевидной кости, а латерально сравнительно мелкая для полулунной кости запястья. Эта же кость своей задней сильно выпуклой фасеткой сочленяется с *os magnum*.

Латеральная поверхность большой кости запястья сочленяется с *os hamatum* с помощью двух фасеток: нижняя из них относительно короткая (длина фасетки 8 мм, высота 8 мм), расположена у переднего края кости, а вторая, довольно длинная (21 мм), лентовидной формы, лежит поперечно к продольной оси кости и зани-

мает всю глубину кости. На медиальной поверхности os magnum расположены три фасетки. Две передние фасетки служат, как и у прочих гиппарионов, для сочленения с trapezoideum, а задняя, маленькая и круглой формы, является добавочной точкой соприкосновения trapezoideum с os magnum. Эта фасетка, как правило, отсутствует у гиппарионов, но всегда имеется у настоящих лошадей.

Размеры os magnum (в мм): ширина кости спереди 43; передне-задний диаметр 38; высота кости 22; ширина заднего отдела 18; его высота 24; индекс заднего отдела к его высоте 75.

Крючковатая кость (os hamatum s. unciforme s. carpale IV+V) относительно маленькая, короткая, с валикообразной проксимальной фасеткой для полулунной и трехгранной костей. На медиальной стороне кости расположены две фасетки для сочленения с os magnum. На дистальной поверхности одна относительно слабо скошенная фасетка служит сочленению с третьей пястной, а другая с четвертой пястной. Соотношение ширины этих фасеток (120) заметно отличается от гиппарионовых (70—111) и приближается к нижнему пределу (120) для лошадей. На задней поверхности кости почти под прямым углом к фасетке для mc IV расположена маленькая (длина 7 мм, высота 3 мм) фасетка для mc V.

Размеры (в мм): ширина кости 22; высота 23; передне-задний диаметр 23; ширина фасетки для mc III 12; ширина фасетки для mc IV 10; индекс высоты кости к ширине 104,5%; индекс ширины фасетки для mc III к ширине фасетки для mc IV 120.

Метаподии. Вторая пястная кость (mc II) почти полная, сочлененная с третьей пястной костью. Кость длинная, тонкая, с незначительным изгибом в середине диафиза. На проксимальном конце развита одна плоская фасетка, сочленяющаяся с os trapezoideum. С внутренней стороны кости, под углом к проксимальной фасетке, лежит относительно удлиненная фасетка для os magnum, а чуть ниже этой фасетки расположены две фасетки, с помощью которых вторая пястная сочленяется с третьей. Проксимальная головка кости значительно выше проксимальной сочленовной головки mc III. Дистальная суставная головка развита в виде узкого валика, чуть загнутого назад.

Третья пястная кость (mc III). В коллекции имеется несколько проксимальных отделов и две полные пястные кости (рис. 32). Одна из них (К-160) найдена в сочленении с полным (за исключением os trapezium) запястьем, боковыми метаподиями и фалангами. Третья пястная кость крупных размеров, относительно массивная (табл. 34; рис. 32; табл. XX, фиг. 2). По бокам задней поверхности, по всей длине диафиза, проходит заметное углубление для боковых метаподиев. Проксимальная суставная поверхность широкая, сильно суживающаяся кзади. Суставная фасетка для os hamatum узкая и короткая (ширина фасетки в передней части 12 мм; ее передне-задний диаметр 17 мм), а фасетка для

ос magna широкая и занимает почти всю проксимальную суставную поверхность (ширина фасетки 41 мм; ее передне-задний диаметр 33 мм). Соотношение ширины этих фасеток (29,2; 26,4) находится в пределах изменчивости этого признака у гиппарионов, но значительно ниже, чем у представителей рода *Equus*. По степени наклона фасетки наружу для *os hamatum* квабебский гиппарион, пожалуй, занимает промежуточное место между гиппарионами и настоящими лошадьми.

Нижние надсуставные бугры умеренно развиты. Над боковыми ямками имеются значительные углубления для боковых метаподиев. Ширина дистального конца в суставе в одном случае незначительно больше ширины в надсуставных буграх (К-1088), а в другом (К-1060) меньше (табл. 34). Дистальный гребень хорошо развит, слабо заострен и в задней части переходит на диафиз.

33. Индекс выступания гребня у *H. crusafonti* из Квабеби (87,6) ближе к нижнему пределу этого показателя для гиппарионов.

Четвертая пястная кость (mc IV) сохранилась полностью в сочленении с третьей пястной (К-1060). По строению диафиза и дистальной поверхности описываемая кость почти це

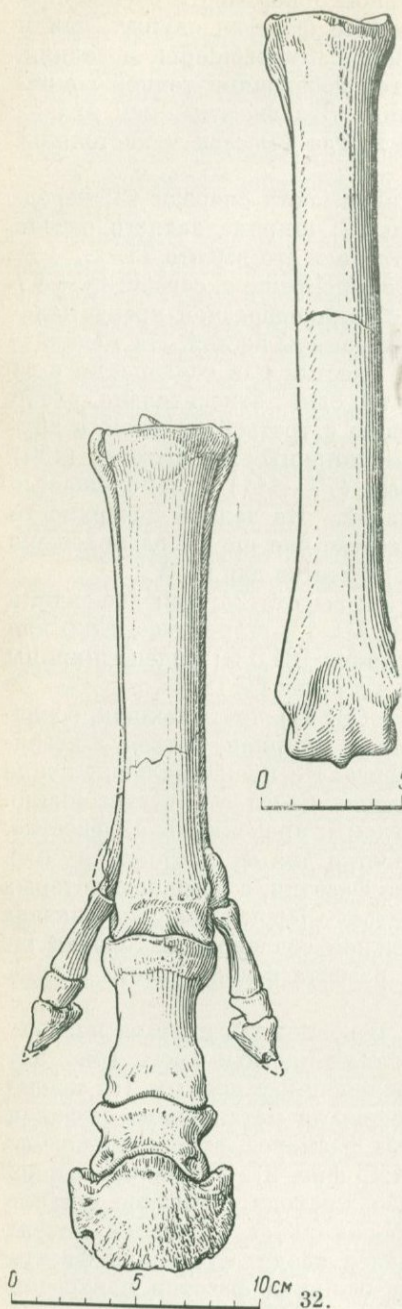


Рис. 32. *Hipparion crusafonti* Vill. Третья пястная кость с фалангами и боковыми пальцами

Рис. 33. *Hipparion crusafonti* Vill. Третья плюсневая кость

отличима от второй пястной и лишь в проксимальном конце наблюдается несколько иное расположение фасеток для третьей пястной кости. Кроме того, на задней поверхности проксимального конца mc IV имеется хорошо представленная фасетка (ширина фасетки 10 мм; высота 6,5 мм) для пятой пястной кости.

Пятая пястная кость (mc V) рудиментарная, чечевицеобразной формы, с двумя смежными, расположенными под тупым углом друг к другу фасетками. Верхняя маленькая фасетка сочленяется с os hamatum, а нижняя, более крупная, — с четвертой пястной.

Размеры (в мм): ширина кости 11; высота 13; передне-задний диаметр 19; длина фасетки для os hamatum 5; ее высота 4; длина фасетки для mc IV 8; ее высота 6.

Пальцы. Первая фаланга второго пальца сильно сплюснута с боков и заметно изогнута продольно. Проксимальная суставная поверхность чашеобразно вогнута и имеет эллиптическую форму с более узкой передней стороной. Сужение фаланги к дистальному концу незначительное. Дистальная суставная поверхность разделена срединным желобком.

Первая фаланга третьего пальца довольно крупная (табл. 37) и относительно массивная. Проксимальный отдел фаланги широкий, со значительным поперечником (индекс ширины к передне-заднему диаметру 85,9). Верхняя суставная поверхность сильно вогнута. Срединная борозда относительно широкая и глубокая. Продолжение этой борозды в виде незначительного выреза выступает на передней поверхности фаланги. На проксимальном конце кости связочные бугры выражены относительно сильнее, чем у известных нам гишпарионов. Диафиз фаланги в середине заметно сужен (индекс ширины диафиза к полной длине 40,5). Надсуставные бугры и ямки на дистальном конце относительно слабо развиты, особенно связочные ямки.

Первая фаланга четвертого пальца почти не отличима от соответствующей фаланги второго пальца. Заметна лишь несколько большая массивность сочленовных концов фаланги четвертого пальца и, возможно, относительно сильная изогнутость в продольном направлении.

Вторая фаланга второго пальца представляет собой мелкую косточку, заметно скрученную продольно. Верхняя суставная фасетка слабо вогнута, но имеется едва заметный продольный гребешок. На дистальном конце разделяющая суставную поверхность бороздка довольно глубокая.

Вторая фаланга третьего пальца короткая и широкая, особенно в проксимальной части. Сужение кости к дистальному концу незначительное (индекс дистальной ширины к проксимальной 95,9). Следует отметить, что описываемая фаланга по относительной ширине превосходит соответствующие фаланги известных нам гишпарионов, приближаясь в этом отношении к представителям рода *Equus* (табл. 38).

Верхняя суставная поверхность блюдцеобразно вогнута, со слабым срединным возвышением. Связочные бугры проксимального и дистального конца умеренно развиты. Дистальные надсуставные ямки широкие и глубокие. Диафиз фаланги короткий, заметно сужен посередине и на передней поверхности нижнего конца имеет заметное вдавление. Дистальная суставная поверхность резко расширена кзади.

Вторая фаланга четвертого пальца фактически не отличается от соответствующей фаланги второго пальца.

Третья (копытная) фаланга второго пальца асимметрична и наклонена вовнутрь. Верхняя суставная фасетка разделена срединным гребешком на внутреннюю, меньшую, и наружную, большую, части. Внутренний край фаланги вдвое короче наружного. Подошвенная поверхность фаланги почти плоская.

Третья фаланга третьего пальца довольно широкая, особенно в задней части. Поэтому опорный край равномерно выпуклый. Передняя поверхность довольно сильно наклонена к плоскости опоры. Суставная поверхность широкая и относительно высокая. Подошвенная поверхность сильно вогнута.

Третья фаланга четвертого пальца как по размерам, так и по строению почти не отличима от соответствующей фаланги второго пальца.

Сезамовидная кость первой фаланги третьего пальца относительно высокая и широкая. Суставная фасетка имеет сбоку полулунную форму и несет незначительный сагиттальный гребешок.

Размеры (в мм): наибольшая ширина 20; высота 34; ширина суставной фасетки 19.

Сезамовидная кость копытной фаланги третьего пальца (челючная кость) широкая, низкая и короткая. Вдоль передней поверхности кости развит желобок для сочленения с копытной фалангой. На нижней стороне хорошо заметен сагиттальный гребень.

Размеры (в мм): ширина кости 48; высота 10; передне-задний диаметр 15.

Большая берцовая кость (tibia). Имеется лишь один дистальный отдел (К-1095) и один фрагмент нижнего конца (К-2003) большой берцовой кости. На латеральной стороне нижнего конца хорошо выражена глубокая бороздка для сухожилия бокового пальцевого разгибателя (m. extensor digitorum lateralis). Бороздка спереди ограничена довольно высоким гребешком, а сзади более низким гребнем, переходящим на диафиз кости. На этой же поверхности имеется незначительное вздутие, граничащее с довольно крупной впадиной.

Кости заплюсны. В коллекции имеются ладьевидная кость заплюсны (К-1084), третья клиновидная кость (К-1085) и кубовидная кость (К-1086), найденные в сочленении и принадлежащие правой заплюсне взрослого гиппариона. Кроме того, имеются одна правая (К-1081) и одна левая (К-2002) таранные кости.

Таранная кость, или астрагал (astragalus). Кость крупная, относительно высокая и умеренно широкая (индекс ширины кости к ее высоте 87,3; 91,9). Внутренний гребень астрагала на передне-нижнем конце едва загнут внутрь (К-1081). Сильнее выражена загнутость на другом образце (К-2002), но все же относительно слабее, чем у других гиппарионов. Ямка у внутреннего конца внутреннего гребня хорошо выражена. Наружный гребень относительно сильнее спускается вниз к фасетке для *os naviculare*, чем это наблюдается у древних гиппарионов (индекс расстояния нижнего конца этого гребня от ближайшей точки последнего к наружной длине астрагала 13,1). Нижняя суставная фасетка для *os naviculare* широкая. Ее внутренняя часть сильно выступает внутрь за край внутреннего гребня блока. Отношение ширины внутренней части фасетки к ее полной ширине известно под названием индекса Майора. Этот индекс на астрагале *H. crusafonti* из Квабеби равен 35,1, тогда как, по В. И. Громовой (1952, стр. 126), для гиппарионов он редко бывает больше 30, но не превышает 32,2.

Внутренняя фасетка для пяточной кости высокая и расположена у самого внутреннего края астрагала. Наружная фасетка для пяточной кости широкая и низкая. Фасетка для *os cuboideum* расположена под углом к большой фасетке для *os naviculare*, и линия смыкания этих фасеток незначительно опущена вниз. Внутренний бугор для связок умеренно развит.

Ладьевидная кость заплюсны (os naviculare s. scaphoideum) относительно плоская, широкая и слабо вытянута поперечно (индекс передне-заднего диаметра к ширине 80,4). Проксимальная поверхность почти плоская или слабоогнутая в передней части и умеренно загнута вверх в задней. Латеральный угол сочленовой поверхности слабо отогнут вниз. На дистальной поверхности ладьевидной кости расположена слабоогнутая широкая фасетка для третьей клиновидной кости, задняя часть которой не отделена от основной суставной поверхности. Латеральный край ладьевидной кости несет две фасетки для сочленения с кубовидной костью. Передняя из них узкая и расположена в верхней части кости, а задняя, более широкая, занимает почти всю высоту ладьевидной кости.

Размеры (в мм): ширина кости у переднего края 51; передне-задний диаметр 41; высота кости 18.

Третья клиновидная кость (os cuneiforme III) относительно уже и значительно ниже ладьевидной. Проксимальная поверхность плоская, с незначительно загнутой вверх задней частью, которая довольно широким мостиком связана с передней суставной поверхностью. Дистальная суставная поверхность состоит из двух разобщенных фасеток: передняя основная фасетка для третьей плюсневой кости имеет полулунную форму. От нее отделена относительно широкой шероховатостью (для прикрепления межсуставных связок) задняя сравнительно маленькая фасетка.

Размеры (в мм): ширина кости у переднего края 46,5; передне-задний диаметр 43; высота кости спереди 13.

Кубовидная кость (os cuboideum) относительно высокая и заметно удлиненная в поперечном направлении. Верхняя суставная фасетка для астрагала также относительно удлинена в передне-заднем направлении. Она заметно повреждена, и об ее относительной ширине к фасетке для пяточной кости трудно судить. На медиальной поверхности кости, на внутреннем выступе, расположена фасетка для сочленения с ладьевидной костью заплюсны. Эта фасетка короткая, почти круглой формы, отличается в этом отношении от соответствующей фасетки у гиппарионов, у которых она заметно удлинена. Под острым углом к описанной фасетке лежит и другая, едва заметная фасетка для заднего выступа третьей клиновидной кости. На той же внутренней поверхности, но в передней ее части развита маленькая фасетка для ладьевидной кости заплюсны. В передне-дистальном отделе клиновидной кости размещены три фасетки: внутренняя из них сочленяется с третьей плюсневой, а две наружных — с четвертой плюсневой.

Размеры (в мм): ширина кости 19; передне-задний диаметр 41; высота кости 28; ширина задней фасетки для ладьевидной кости 9,5; ее высота 10,5; ширина фасетки для mt III 10; ее передне-задний диаметр 15.

Вторая плюсневая кость (mt II) относительно маленькая. В проксимальном конце имеются три фасетки: две задние из них сочленяются с mt III, а верхняя с cuneiforme I+II.

Третья плюсневая кость (mt III) (рис. 33). Имеются одна полная кость (К-1082, рис. 33), верхний отдел плюсневой кости (К-1099) и фрагмент дистального отдела, по-видимому, третьей плюсневой кости (К-1098). Кость крупных размеров, относительно массивная (табл. 47). На задней поверхности, по ее краям, развиты заметные вдавления для сочленения с боковыми метаподиями. Нижний отдел плюсневой кости умеренно загнут назад. Связочные бугры на проксимальном конце, как и на дистальном, хорошо представлены. Над дистальным валиком, по бокам диафиза, сильно развиты крыловидные гребни. На задней поверхности диафиза, над дистальным суставным блоком, имеются продольные желобообразные углубления, разделенные продолжением на диафизе срединного гребня. Углубление треугольной формы на передней поверхности нижнего отдела диафиза занимает большую площадку.

Проксимальная суставная поверхность в задней части заметно загнута вверх. Задняя часть фасетки для клиновидной кости отделена от передней части фасетки узкой полоской шероховатости (для межсуставных связок), что не заметно у гиппарионов, но свойственно представителям рода *Equus*. Относительно узкая фасетка для os cuboideum слабо наклонена вниз и поперечно удлинена (индекс ширины фасетки для os cuboideum к ширине фасетки для os cuneiforme III 25). Фасетка для cuneiforme I+II распо-

ложена на возвышенном выступе задней части, относительно мелкая и слабо наклонена вниз. Индекс ширины этой фasetки к полной ширине фasetки для третьей клиновидной кости равен 20. На задней наружной поверхности проксимального конца имеются две разобщенные фasetки для четвертой плюсневой кости. На дистальном блоке обращает на себя внимание присутствие относительно высокого срединного гребня. Индекс выступания гребня (отношение поперечника валика в медиальном отделе к поперечнику его на срединном гребне) ниже (82,8), чем это бывает у ранних гиппарионов.

Четвертая плюсневая кость (mt IV) самая крупная и массивная из боковых метаподий. Верхний отдел кости заметно удлинен поперечно и слабо сжат с боков. На проксимальном конце расположена одна фasetка (ширина фasetки 13 мм, ее передне-задний диаметр 8 мм) для кубовидной кости, а на задней поверхности верхнего отдела имеются две разобщенные фasetки для mt III.

Размеры (в мм): ширина верхнего конца 22; его передне-задний диаметр 28; индекс ширины верхнего конца mt IV к ширине того же конца mt III 51,4.

Первая фаланга третьего пальца относительно крупных размеров. Судя по индексам, фаланга принадлежит задней конечности. Проксимальный отдел фаланги поврежден. Диафиз сильно сужен в середине, связочные бугры и ямки умеренно развиты.

Общие замечания. *H. crusafonti* — один из самых интересных членов квабевской фауны. Хотя гиппарион не очень богато представлен в коллекции, но имеющийся в нашем распоряжении материал (относительно полный череп, нижние челюсти, зубы и почти полная передняя конечность) все же дает возможность довольно полно охарактеризовать эту форму.

Размеры квабевского гиппариона средние, ближе к крупным; череп широкий, с укороченной мордой; диастема короткая, зубы крупные, высокие, молярно-премолярный индекс крайне низкий, складчатость эмали слабая, протокон узкий и длинный, двойная петля кабаллоидного типа; из дополнительных элементов хорошо развиты парастилид и гипостилид, имеются длинная шпора и передняя шпорца; кости конечностей крупные и массивные.

Вся совокупность перечисленных признаков резко отличает квабевского гиппариона почти от всех ныне известных гиппарионов, кроме *H. crusafonti* из виллафранка Испании, о тесной близости к которому подробно будет сказано дальше.

Учитывая относительно молодой геологический возраст квабевского гиппариона и некоторые прогрессивные черты в строении его черепа, и особенно зубов и костей конечностей, мы полагаем, что близкие к нему формы едва ли могли быть среди миоценовых гиппарионов. Действительно, как показывает описание ископаемых остатков квабевского гиппариона, у него мало общего с пикермийским и самосским гиппарионами. Иные, чем у последних, пропор-

ции черепа квабейского гиппариона, характер строения верхних и нижних коренных зубов, а также костей конечностей совершенно исключают возможность его сближения с самосским и пикерийским гиппарионами.

Из индийских гиппарионов по некоторым признакам (размеры, форма и положение предглазничной впадины, степень складчатости эмали коренных зубов, наличие парастилида и др.), относительную близость к квабейскому *H. crusafonti* обнаруживает *H. antilopinum* (Лидеккер, 1884—1886), но отличия между ними (по черепным индексам, индексам формы и длины протокона, двойной петле и др.) еще более существенны.

Следует отметить некоторое сходство квабейского гиппариона с *H. dermatorhinum* из Китая (Сефве, 1927). Это сходство проявляется в основном в одинаковых абсолютных размерах ряда верхнекоренных зубов и отчасти в форме и длине протокона. Однако сходство этим и ограничивается. *H. crusafonti* из Квабеби — более мелкая форма и имеет совершенно другие индексы черепа, чем *H. dermatorhinum*. Кроме того, хорошо развитые добавочные элементы на нижних коренных и некоторые другие признаки зубов у нашей формы исключают родственную близость между сравниваемыми гиппарионами.

Сильно отличается квабейский гиппарион от руссийского *H. crassum* (Депере, 1890). Это отличие проявляется прежде всего в более мелких размерах нашего гиппариона, в слабоскладчатой эмали на его верхнекоренных зубах и хорошо развитых добавочных элементах на нижних коренных и в относительно менее массивных конечностях.

Кое-что связывает между собой квабейского и марагинского гиппарионов. Так, например, сочетание средних размеров черепа с крупнозубостью; слабое развитие предглазничной впадины; относительно слабая складчатость эмали верхних коренных зубов; мелкая наружная долинка на нижних коренных и др. Однако имеются и существенные отличия. По утверждению Л. К. Габуния (1959, стр. 166), *H. urmiense* довольно узколобое животное (ширина лба у наружных краев глазниц около 130 мм), а квабейский гиппарион отличается от многих гиппарионов, в том числе и от марагинского, именно своей широколобостью (та же ширина у глазниц 180 мм); молярно-премолярный индекс верхних коренных у гиппариона из Мараги (82,1) выше, чем у квабейского *H. crusafonti* (74,1); протокон у марагинской формы с очевидной тенденцией к удлинению (средний индекс его длины 30,1), тогда как у квабейской формы он очень длинный и узкий (индекс 43,1); дополнительные элементы на нижних коренных *H. urmiense* развиты относительно слабо; парастилид достигает только середины коронки, эктостилид и гипостилид отсутствуют, а на нижних коренных квабейского гиппариона парастилид хорошо развит и почти всегда достигает жевательной поверхности слабостертой коронки и, по-

видимому, постоянно присутствуют хорошо развитая гипостилидная складка и передняя шпорца.

Учитывая географическую и стратиграфическую близость квабевского местонахождения ископаемых млекопитающих к аппшеронскому (Азербайджанская ССР), мы ожидали большего сходства между гиппарионами из этих местонахождений. Сравнивая нижнюю челюсть и коренные зубы квабевского гиппариона с соответствующим материалом по *H. apscheronicum* (Габуня, 1959), мы обнаружили некоторое сходство в пропорциях челюсти (индекс высоты челюсти на уровне P_4 , длины коренных зубов и диастемы, диастемно-зубной индекс), но резкое расхождение в строении коренных зубов (гиппарионовая двойная петля, глубокая наружная долинка, отсутствие добавочных элементов и другие у *H. apscheronicum*) свидетельствуют об отсутствии генетической связи между этими формами.

Квабевский гиппарион имеет также мало общего с *Probosciparion sinense* (Сефве, 1927), от которого отличается мелкими размерами черепа, присутствием предглазничной ямки, короткомордостью, слабоскладчатыми и относительно крупными зубами, присутствием добавочных элементов на нижних коренных и, конечно, отсутствием своеобразных особенностей в строении носовой части черепа, свойственных китайской форме.

Иная картина наблюдается при сравнении квабевского гиппариона с *H. crusafonti* из виллафранка Испании (Вилалта, 1948). Близость между этими формами основывается на поразительном сходстве коренных зубов, особенно нижних (Вилалта, 1948; Зондар, 1961). *H. crusafonti* из виллафранка Вилларойя (Испания) и гиппарион из ачкагыла Квабеби обладают почти одинаковыми признаками верхних и нижних коренных зубов:

	<i>H. crusafonti</i> Квабеби	<i>H. crusafonti</i> Вилларойя
Длина верхних коренных зубов	155	152
Длина премоляров	89	84,5; 86
Длина моляров	66	70,6; 68
Молярно-премолярный индекс	74,1	83,5; 79,0
Длина протокона на P^3 — M^2	39,3—45,4	36,3—45,8
Складчатость эмали верхнекоренных	Слабая	Слабая
Длина нижних коренных зубов	168	156,2; 164,3
Длина премоляров	92	80,1; 86,8
Длина моляров	77	75,2; 77,2
Молярно-премолярный индекс	83,7	93,8; 88,9
Форма двойной петли	Кабаллоидная	Кабаллоидная
Наружная долинка	Мелкая	Мелкая
Дополнительные элементы	Парастилид, гипостилид, передняя шпорца	Парастилид, гипостилид, передняя шпорца
Ширина верхнего конца mc III	47; 48	47
Ширина верхнего конца mt III	41; 45	42,9; 44,7

Как видно из приведенных данных, для обеих форм характерны длинный и узкий протокон, слабая складчатость эмали, раздвоенный мезостиль, кабаллоидная форма двойной петли, мелкая наружная долинка, наличие на постоянных нижних коренных парастилида, своеобразного гипостилида и передней шпорцы. Если к этому перечню добавить, что у обеих форм почти одинаковые размеры коренных зубов и метаподий, то тесная близость между собой этих гиппарионов станет очевидной. Единственное отличие, которое удалось нам обнаружить, — это относительно низкий молярно-премолярный индекс у квабевского гиппариона, проявляющийся как на нижних, так и на верхних коренных зубах (табл. 27, 28).

Анализируя изложенное, мы приходим к выводу о большом сходстве квабевского гиппариона с *H. crusafonti* из Испании и об их тесной близости между собой. Это сходство настолько велико, что не оставляет сомнения в полном тождестве квабевского и вилларойского гиппарионов, относящихся, таким образом, к одному виду *H. crusafonti*.

Исключительно важное значение гиппарионов для стратиграфии позднечетвертичных отложений не вызывает сомнений, но в последнее время стали появляться работы, в которых оспаривается возможность использования остатков гиппарионов для точного сопоставления континентальных отложений на обширных площадях. Так, например, в сравнительно недавно опубликованном исследовании П. Зондар (1961, стр. 272) ставит под сомнение пригодность видов *Hipparion* для детального расчленения толщ, допуская их использование для стратиграфии лишь в пределах небольших участков суши.

Приводимое описание *Hipparion crusafonti* из акчагыла Восточной Грузии свидетельствует, как нам кажется, о несостоятельности подобных суждений. Остатки *H. crusafonti* в точно датированных по моллюскам акчагыльских отложениях Квабеби, содержащих, кроме того, фауну млекопитающих русильонского типа, позволяют параллелизовать акчагыл с западноевропейским астием, вероятно, с его верхним отделом.

Вилларойские отложения, содержащие также остатки *H. crusafonti*, датируются на основании присутствия в них остатков *Gazellospira torticornis*, *Nyctereutes megastoides* и *Cervus perrieri* нижним виллафранком (Вилалта, 1948). Надо признать, однако, что нахождение в составе указанной фауны гиппариона придает ей более архаический облик и, хотя П. Бу (1960) склонен объяснить это тенденцией вилларойской фауны к эндемизму, отсутствие в ней наиболее характерных для виллафранка родов, таких, как *Elephas* и *Equus*, свидетельствует, по нашему мнению, о ее более древнем возрасте. Это, видимо, позднеастийский комплекс, занимающий переходное положение от виллафранкской к типично русильонской фауне.

Высказанные соображения о геологическом возрасте вилларойской фауны приводят нас к выводу, что остатки *H. crusafonti* на Кавказе и в Испании встречаются в относительно одновозрастных отложениях, свидетельствуя о быстром темпе расселения этого вида.

На примере *H. crusafonti* мы убеждаемся в том, что не только род *Hipparion*, но и отдельные его виды, особенно прогрессивные, могут быть использованы для детального расчленения континентальных толщ и параллелизации на отдаленных друг от друга участках третичной суши.

Из описания квабейского гиппариона нетрудно было заметить, что этой форме свойственны явно прогрессивные признаки. Таковы: высокая коронка зубов, длинный протокон, кабаллоидная двойная петля, мелкая наружная долинка, несколько иное строение путового и скакательного суставов, — признаки, намечающиеся лишь у поздних гиппарионов и достигающие полного развития у настоящих лошадей.

Наши исследования по квабейскому гиппариону вполне подтверждают высказанное Л. К. Габуня (1959, стр. 114) предположение о том, что к концу существования рода *Hipparion* в Старом Свете у его представителей наблюдается значительное удлинение протокона. К этому можно добавить, что и другие гиппарионовые признаки претерпевают у поздних форм существенные изменения, направленные в сторону приобретения кабаллоидных черт. Эти изменения, несомненно, были обусловлены новыми экологическими условиями.

Известно, что начиная с плиоцена происходит бурное развитие травянистой, относительно ксерофитной растительности. Переход гиппарионов к более жесткому корму повлек за собой усиление перетирающей способности зубного аппарата. Увеличение высоты коронки, изменение формы двойной петли, измельчание наружной долилки и, наконец, усиление добавочных элементов служили именно этой цели.

Сочетание всех перечисленных признаков зубов квабейского гиппариона позволяет нам думать, что он жил в условиях относительно сухого климата.

Таблица 26

Промеры черепа (в мм)

№	Промеры	<i>Hipparion crusafonti</i> Квабеби	<i>H. gigan- teum</i> по Габуния	<i>H. gro- towaе</i> по Габунии	<i>H. gared- zicum</i> по Меладзе	<i>H. molda- vicum</i> по Громовой	<i>H. elegans</i> по Громовой	<i>H. medi- terraneum</i> по Громовой	<i>H. urmi- ense</i> по Габуния
1	Теменная длина (prosthion-acrocranium)	—	525	473,5	498	—	—	—	—
2	Основная длина (prosthion-basion)	—	458	412	432	—	—	—	—
3	Предсуставная основная длина (prosthion — передний край суставной впадины)	344	391	—	388	339	—	333	—
4	Prosthion — задний край нёба	221	240,9	Ок. 219	253	213	—	—	—
5	Prosthion — задний край М ³	251	264	264	271	246	—	223	—
6	Орбито-лицевая длина (prosthion — передний край глазницы)	262	285,5	266,7	298	Ок. 260	—	247,5	—
7	Анатомическая лицевая ось (prosthion-postorbitale)	366	347	309	350	312	—	313	—
8	Предкоренная длина (prosthion-P ² в проекции)	102	126	115	131	121	—	—	—
9	Длина диастемы	70	87,3	82,3	112	97	—	69,5	—
10	(P ² — С)	40	48,3	51,6	65	59	—	28	—
11	(С — I ³)	20	25,5	16,6	36,5	30	—	—	—

Таблица 26 (окончание)

№	Промеры	<i>Hipparion crusafonti</i> Квабеби	<i>H. gigan- teum</i> по Габуния	<i>H. gromo- vae</i> по Габуния	<i>H. gared- zicum</i> по Меладзе	<i>H. molda- vicum</i> по Громовой	<i>H. elegans</i> по Громовой	<i>H. medi- terraneum</i> по Громовой	<i>H. urmi- ense</i> по Габуния
12	Длина <i>tuber maxillare</i>	17	31	Ок. 26,5	37	34	19	—	32,7
13	Длина ряда коренных (у альвеол)	155	152,2	155	140	123	133	144	155
14	Длина ряда Р (там же)	89	83,5	84	75	68	74	81,5	85
15	Длина ряда М (там же)	66	69,1	71,4	66	58	60	62,5	70,5
16	Длина лицевого гребня	112	136	113	133	123	118	114	—
17	Длина носовой вырезки	110	—	Ок. 90	105	89	—	112,5	—
18	Ширина лба у наружных краев глазниц	180	Ок. 182	Ок. 165	Ок. 125	—	—	—	Ок. 130
19	Наибольшая ширина челюсти у наружных краев альвеол	120	125	110	90	106	93	—	—
20	Ширина нёба у передних концов Р ²	64	67,7	Ок. 64	53,5	64	62	—	Ок. 63
21	Ширина резцового отдела	63	75	60	50	45	—	—	—
22	Горизонтальный поперечник глазницы	54	61,3	—	50	50	—	—	—
23	Вертикальный поперечник глазницы	38	48,3	—	48	47	—	—	—
24	Высота черепа позади М ³	105	107	—	105	—	72	111	114
25	То же впереди Р ²	—	88	—	90	—	—	—	Ок. 90
26	Высота от края альвеолы М ³ до лицевого гребня	48	Ок. 32	Ок. 30	36,6	24	24	28	25

Таблица 27. Индексы на черепе

№	Промеры	<i>Hipparion crusafonti</i> Квабеби	№	Промеры	<i>Hipparion crusafonti</i> Квабеби
1	Орбито-лицевая длина к предсуставной длине (6 : 3)	76,1	3	Ширина черепа на уровне глазниц (19 : 6)	68,7
2	Длина ряда верхних коренных к длине от Prosthion до заднего края М ³ (13 : 5)	61,7	4	Глазничный (23 : 22)	70,4
			5	Молярно-премолярный (15 : 14)	74,1
			6	Положение клыка (11 : 10)	50
			7	Диастемно-зубной (9 : 13)	45,1

Таблица 28. Промеры (в мм) и индексы нижней челюсти

№	Промеры	<i>Hipparion crusafonti</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i> по Габуния	<i>H. garedzicum</i> по Меладзе	<i>H. moldavicum</i> по Громовой	<i>H. giganteum</i> по Габуния	<i>H. urmiense</i> по Габуния	<i>H. apscheronicum</i> по Габуния	<i>H. crusafonti</i> по Виалта
1	Высота челюсти впереди Р ₂	50	45,2—59,2	47—59,1	37,4—50,2	43—61,8	45	57	—
2	Высота под серединой Р ₄	70	50—67,3	60—72	47,6—64,0	58,5—73	64,5	65,5	—
3	Длина зубного ряда у альвеол	168	144—158	135—150	129—147	144—157	145—156,5	177,6	156,2; 164,3
4	Длина ряда Р у альвеол	92	73—82	67—85	65,8—79,8	73—82	75,6—79	93	80,1; 86,8
5	Длина ряда М у альвеол	77	60—70,1	67—77	61,9—70,2	66,2—77	68,5—74	87	75,2; 77,2
6	Длина диастемы (I ₃ —Р ₂)	83	69,5—87	109,6	65—90	89—118,2	—	87	—
7	Длина Р ₂ —С	64	55—74,3	85,6	58,2—80	69—99,1	—	—	—
8	Длина С—I ₃	7	4,2—12,2	11,5	1,3—10	2—10	—	—	—
	Индекс высоты впереди Р ₂ (1 : 3)	30,3	33,4—37	30,9—37	33,1—36	29,7—42	30,6	32,1	—
	Индекс высоты под Р ₄ (2 : 3)	41,6	38—48,2	40—49,6	40,8—47	38,4—47,5	41,3	42,6	—
	Диастемно-зубной индекс (6 : 3)	49,6	45,9—59,2	77,7	58—65,7	58—79,7	—	48,9	—
	Молярно-премолярный индекс (5 : 4)	83,7	90—92,3	83,3—100	86—92,5	90,4—94,9	93—94,1	93,5	88,9; 93,8

Таблица 29

Промеры (в мм) и индексы резцов и клыков

№		Промеры	<i>H. crusafonti</i> Квабеби
1	I ¹	высота (общая)	48
		ширина	17
		индекс высоты	282,3
2	I ²	ширина	17
3	I ³	ширина	17
4	I ₁	высота (общая)	55
		ширина	17
		индекс высоты	323,5
5	I ₂	ширина	17
6	I ₃	ширина	17,5
7	C	высота коронки	10; 16
		передне-задний поперечник	7; 8
		толщина коронки	11; 14

Таблица 30

Промеры (в мм) и индексы верхних коренных зубов

№	Промеры	<i>Hipparion crusafonti</i> Квабеби		<i>Hipparion</i> sp. Гомарети	<i>H. crusa-</i> <i>fonti</i> Вилларойя по Вилалта (1948)	
		на черепе	изолиро- ванные зубы			
1	P ²	длина коронки	37	—	—	31,2
		ширина	26	—	—	24,2
		длина протокона	8	—	—	—
2	P ³	длина коронки	28	—	—	26,2
		ширина	29	—	—	25,7
		длина протокона	11	—	—	—
		индекс длины протокона	39,3	—	—	—
		индекс формы протокона	36,3	—	—	—
3	P ⁴	длина коронки	26	24	24; 25	24,3
		ширина	29	26	25; 25	25,8
		длина протокона	11	10	12; 11	—
		индекс длины протокона	42,3	41,6	50; 44	—
		индекс формы протокона	36,3	40	43,3; 36,3	—
4	M ¹	длина коронки	22	21,5	21	20,6
		ширина	26	23	23	25,2
		длина протокона	10	9	9	—
		индекс длины протокона	45,4	41,3	42,8	—
		индекс формы протокона	40	44,4	33,3	—
5	M ²	длина коронки	23	22; 26	22	22,9
		ширина	25	23; 24	22,5	23,6
		длина протокона	10	10; 11,5	11	—
		индекс длины протокона	43,4	45,4; 44,2	50	—
		индекс ширины протокона	40	40; 34,8	45,4	—
6	M ₃	длина коронки	22	23; 22	—	24
		ширина	21	20; 18	—	21,9
		длина протокона	10	9,2; 10,2	—	—
		индекс длины протокона	45,4	40; 46,3	—	—
		индекс ширины протокона	40	43	—	—

Таблица 31

Промеры (в мм) и индексы нижних коренных зубов

№	Промеры	Зубы в челюсти взрослой особи	Зубы в челюсти молодой особи	<i>H. crusafonti</i> Вилларойя по Вилларта (1948)
1	Pd_3 { длина ширина	28 13	— —	— —
2	Pd_4 { длина ширина	32 13	— —	— —
3	P_2 { длина ширина	33 14,5	30 13	27,8 12,6
4	P_3 { длина ширина	29 17	29,5 14	23,9 13
5	P_4 { длина ширина	27,5 17	27 12,5	26,3 13,5
6	M_1 { длина ширина	25,5 15	26,5 13	21,3 11,2
7	M_2 { длина ширина	26 13	— —	22,8 11,3
8	M_3 { длина ширина длина талониды индекс длины талониды	26	—	27,4
		12	—	11,3
		12	—	13
		46,1	—	47,4

Таблица 32

Промеры (в мм) и индексы лучевой кости

№	Промеры	<i>H. crusafonti</i> Квабеби	<i>H. urmiense</i>	<i>H. gromovae</i>
			По Габунья (1959)	
1	Полная длина	288	—	256,3; 265
2	Ширина проксимального конца	71	53,6	60; 66,3
3	Ширина верхней суставной поверхности	66	—	57,5; 62,5
4	Поперечник проксимального конца	39	30,7	32,3
5	Ширина в середине диафиза	45	—	27,4
6	Ширина дистального конца	66; 72	52	52,2; 58,2
7	Поперечник дистального конца	37; 39	35,3	35; 36
Индексы				
	2 : 1	24,7	—	23,4; 25
	5 : 1	15,6	—	10,7
	6 : 1	22,9	—	20,4; 22

Таблица 33

Промеры (в мм) и индексы второй пястной кости

№	Промеры	<i>H. crusa- fonti</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i> по Габуния (1959)	<i>H. moldavi- cum</i> по Габуния (1959)
1	Полная длина	197	—	—
2	Ширина верхнего конца	17	11,2; 11,7	10,8—14
3	Передне-задний диаметр его же	18	15,3—17,3	13,6—17,8
4	Ширина нижнего конца	9	—	—
5	Передне-задний диаметр его же	19	—	—
6	Ширина фасетки для magnum	10	2,7—4	3,4—7
	Индексы			
	2 : 1	8,5	—	—
	4 : 1	4,6	—	—

Таблица 34

Промеры (в мм) и индексы третьей пястной кости

№	Промеры	<i>H. crusa- fonti</i> Квабеби	<i>H. crusa- fonti</i> Виллароя по Вилалта (1952)	<i>H. gromo- vae</i> по Габуния (1959)	<i>H. moldavicum</i> по Габуния (1959)
1	Полная длина	220; 235	237—250	265,3—230	194,3—215,6
2	Наружная длина	216; 232	—	204,7—221	193—213,8
3	Ширина верхней сус- тавной поверхности	48; 48	45,5—47	34,6—39,5	30,8—36,3
4	Передне-задний диаметр ее же	34; 33	—	25,6—30,6	22,7—30,6
5	Ширина в середине диа- физа	31; 33	29,4—44,5	23,2—25,6	22,3—25,4
6	Передне-задний диаметр его же	25; 26	—	—	—
7	Ширина дистального конца в буграх	41; 42	—	33,2—37,9	31,8—36
8	Ширина дистального конца в суставе	42; 41	37,5—41,1	33—36,8	29—33,3
9	Передне-задний диаметр дистального конца на гребне	36; 35	—	25,5—28	23,4—25,6
10	Ширина переднего отдела фасетки для hamatum	12; 11	—	9—12,9	7—11,4
11	То же для os magnum	41; 42	—	28,9—33,9	27,2—31,8
	Индексы				
	3 : 1	21,8; 20,4	—	17,7—17,6	15,7—17,2
	7 : 1	18,6; 17,8	—	15,3—17,5	15,2—17,7
	8 : 1	19,1; 17,4	—	14,7—16,4	14,2—16,9
	10 : 11	29,2; 26,1	—	26,2—42,4	24,1—38,2

Т а б л и ц а 35

Промеры (в мм) и индексы четвертой пястной кости

№	Промеры	<i>H. crusafonti</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. moldavicum</i>	<i>H. urmiense</i>
			По Габуния (1959)		
1	Полная длина	197	—	—	—
2	Ширина верхнего конца	15	12,2—14,7	11,5—13,6	10,4; 10,5
3	Передне-задний диаметр	20	16,6—19,6	15,6—19	14,6—15
4	Наименьшая ширина диафиза	5	—	—	—
5	Передне-задний диаметр	7	—	—	—
6	Ширина нижнего конца	11	—	—	—
7		19	—	—	—
Индексы					
	2 : 1	7,6	—	—	—
	4 : 1	2,5	—	—	—
	6 : 1	5,5	—	—	—

Т а б л и ц а 36

Относительная величина второй и четвертой метаподий

Промеры	<i>H. crusafonti</i> Квабеби		<i>H. gromovae</i> по Габуния (1959)		<i>H. moldavicum</i> по Габуния (1959)	
	Mc II	Mc IV	Mc II	Mc IV	Mc II	Mc IV
Средняя длина боковых метаподий к средней длине соответствующих средних метаподий	89,5	89,5	91,4	92	91,7	93,6
Большой поперечник среднего диафиза боковых метаподий к среднему из срединных широт диафиза средних метаподий	24	28	30,2	30,8	32,3	32,8
Поперечник дистального конца (среднего) боковых метаподий к поперечнику (среднему) дистального конца соответствующих средних метаподий	52,7	52,7	70,4	72,8	73,8	74,5

Таблица 37

Промеры (в мм) и индексы первой фаланги третьего пальца (передней)

№	Промеры	<i>H. crusa/onfi</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. mollavicum</i>	<i>H. urmiense</i>
			По Габуния (1959)		
1	Полная длина	74	54,9—59	56—62	58,5—65,2
2	Длина по средней линии	68	50—56	54,4—60,3	52—60,3
3	Ширина верхнего конца	44	35—37,3	31,2—37	34,5—37
4	Передне-задний диаметр его же	39	26,7—29,2	24,8—28,8	26,5—27,7
5	Ширина нижнего конца	41	28,8—30	26—30,1	29,4—ок. 32
6	Передне-задний диаметр его же	22	17,5—18	16,2—17,9	18,1—18,4
7	Ширина диафиза в середине	30	23,7—25	21—24,8	22,1—26,7
8	Передне-задний диаметр его же	26	—	—	—
	Индексы:				
	3 : 1	59,4	60—71,1	51,7—61,5	52,5—58,9
	5 : 1	55,4	51,2—53,6	43,7—49,2	48,7—50,2
	7 : 1	40,5	41,2—44,3	36,8—42,4	36,3—38,7

Таблица 38

Промеры (в мм) и индексы второй фаланги третьего пальца (передней)

№	Промеры	<i>H. crusa/onfi</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. mollavicum</i>	<i>H. urmiense</i>
			По Габуния (1959)		
1	Полная длина в проекции	42	34,3—36	30—36,3	33,5—40,1
2	Длина по середине переднего края	33	26,6—30,2	27—31,2	26,8—33
3	Ширина верхнего конца	49	35,1—35,7	30,6—35	32,2—36,4
4	Передне-задний диаметр его же	29	22,2—25,3	21,5—26	21,3—30,6
5	Ширина нижнего конца	47	31,1—36	29—32,2	32,3—41
6	Передне-задний диаметр его же	25	18—19	16,7—20	17,2—22,6
7	Наименьшая ширина диафиза	40	30—31	25,3—32	22—36,1
8	Угол между верхней (вдоль средней линии) и передней поверхностями	75°	75—78°	72—77°	73—76°
	Индексы:				
	3 : 1	116,6	98,6—104,8	88,6—104,7	86,8—105,8
	5 : 1	111,9	90,1—100	85,7—98,3	89,2—104,3
	7 : 1	95,2	85,9—88,6	74,3—86,8	60,4—87,6

Т а б л и ц а 39

Промеры (в мм) и индексы третьей фаланги третьего пальца (передней)

№	Промеры	<i>H. crusafonti</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. moldavi-</i> <i>cum</i>	<i>H. urmi-</i> <i>ense</i>
			По Габуния (1959)		
1	Длина по средней линии передней поверхности	50	48,5—52,4	48—55	46,5
2	Поперечник спереди-назад в проекции на плоскость опоры	70	56—57,3	ок. 63	—
3	Наибольшая ширина	66	49,6—53	52; 54	ок. 57,5
4	Высота (отвесно к плоскости опоры)	38	30,5—32,3	30,6—31	32
5	Ширина суставной поверхности	48	34,2—36	32,4—38	35,5
6	Высота суставной поверхности (вместе с фасеткой)	24	19,4—20	18; 20	20,5
7	Угол наклона передней поверхности к плоскости опоры	45°	38—39°	34—36°	41°
	Индексы:				
	3 : 1	132,0	97,1—101,1	100,1—98,2	ок. 123
	3 : 2	94,1	82,6—92,5	ок. 85,7	—
	4 : 1	76,0	61,6—63	63,5; 59	68,8
	4 : 3	57,5	63,5—69	57,6; 61,4	ок. 55,7

Т а б л и ц а 40

Промеры (в мм) и индексы первой фаланги боковых пальцев (передней)

№	Промеры	<i>H. crusafonti</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. moldavi-</i> <i>cum</i>	<i>H. urmi-</i> <i>ense</i>
			По Габуния (1959)		
1	Полная длина	37; 39	29—32	32,2—39	31
2	Ширина верхнего конца	13; 13	10,2—10,8	10,3—12,7	10,3
3	Передне-задний диаметр его же	21; 23	15—18,2	15,9—20	14,4
4	Ширина нижнего конца	12; 12	8,2—10	9,8—12,3	—
5	Передне-задний диаметр его же	17; 17	10,7—13	12,7—15,8	11,3
	Индексы:				
	2 : 1	35,1; 33,3	32,4—36,2	28,8—37,2	33,2
	3 : 1	56,7; 58,9	50—56,2	46,6—54,5	46,5
	4 : 1	32,4; 30,7	27,3—32,5	27,6—35,7	—
	5 : 1	45,9; 43,5	35,7—41,4	37,8—46,4	36,5

Таблица 41

Относительная величина первых фаланг передних боковых пальцев

№	Промеры	<i>H. crusa- fonti</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. molda- vicum</i>	<i>H. urmi- ense</i>
1	Средняя длина передних боковых первых фаланг к средней длине первой фаланги третьего пальца	51,3	57,5	59	50
2	То же ширины верхнего конца	29,5	28,7	35,3	29,3
3	То же ширины нижнего конца	27,8	30,7	39,6	—
4	То же поперечника верхнего конца	56,4	58,7	68,2	53,1
5	То же поперечника нижнего конца	77,2	66,3	82	61,7

Таблица 42

Промеры (в мм) и индексы второй фаланги боковых пальцев (передней)

№	Промеры	<i>H. crusa- fonti</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. molda- vicum</i>	<i>H. urmi- ense</i>
1	Полная длина	22; 22	15,7—18	16—19,2	13,8
2	Длина по средней линии	11; 11	12,2—13,7	12,8—15,3	11,3
3	Ширина верхнего конца	16; 16	11,3—13,4	11,2—13,8	11
4	Передне-задний диаметр его же	20; 19	15,8—18	15—18,7	15
5	Ширина нижнего конца	12; 12	8,6—10,8	9,8—12	9,2
6	Передне-задний диаметр его же	12; 12	10,6—15,3	11—15,5	11,4
	Индексы:				
	3 : 1	72,7	67,4—80,1	62,6—84	79,7
	5 : 1	54,5	51,2—64,5	53,1—72,6	66,7

Таблица 43

Относительная величина вторых фаланг передних боковых пальцев

№	Промеры	<i>H. crusa- fonti</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. molda- vicum</i>	<i>H. urmi- ense</i>
1	Средняя длина боковых вторых фаланг к средней длине вторых фаланг третьего пальца	52,4	48,7	50,4	37,2
2	То же ширины верхнего конца	32,6	39,5	37,9	30,8
3	То же ширины нижнего конца	25,5	29,7	36	25,8
4	Средняя длина боковых вторых фаланг к средней длине боковых первых фаланг	57,9	53	51,8	46,5

Таблица 44

Промеры (в мм) и индексы третьей фаланги боковых пальцев

№	Промеры	<i>H. crusa- fonti</i> Ква- беби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. moldavi- cum</i>
1	Длина по средней линии передней поверхности	21	32—38	32—40,5
2	Наибольшая ширина	24	14,4—17	14—18,4
3	Ширина суставной поверхности	16	12,3—14,8	12,6—16
4	Поперечник спереди-назад в проекции на плоскость опоры	25	—	—
5	Высота (отвесно к плоскости опоры)	14	—	—

Таблица 45

Промеры (в мм) и индексы большой берцовой кости

№	Промеры	<i>H. crusa- fonti</i> Ква- беби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. moldavi- cum</i>	<i>H. urmi- ense</i>
1	Ширина дистального конца	63	52—63,8	54—60	57—61
2	Передне-задний диаметр его же	48	40,2—42,3	37—40,2	37—42,3
3	Ширина диафиза	47	—	32,2—38	—
4	Передне-задний диаметр его же	32	—	—	—
	Индексы:				
	2 : 1	76,2	—	—	—
	3 : 1	74,6	—	—	—

Таблица 46

Промеры (в мм) и индексы таранной кости

№	Промеры	<i>H. crusa- fonti</i> Квабеби	<i>H. gromovae</i>	<i>H. moldavi- cum</i>	<i>H. urmiense</i>
1	Наружная длина	61; 61	49,4—58,2	45,7—53	47—48,6
2	Внутренняя длина	62; 63	48,2—57,1	45,1—52,8	46—48
3	Наибольшая ширина	57; 55	44,5—53	44,2—50,3	44,5—50,2
4	Поперечник по внутренней поверхности	48; 48	41,8—47,1	37,6—43,4	38,8—43
5	Ширина нижней суставной поверхности	43	38—45,2	34,8—38,8	36,1—39
6	Поперечник	33; 31	28—32,7	24,3—30,1	26—28,4
	Индексы Майора:	—	21,3—30,6	23—27,8	21,3—26
	3 : 2	91,9; 87,3	87,3—100,4	86,3—102	94,8—98
	4 : 2	77,4; 76,2	80,1—86,3	83,2—88,5	90,3—94,6

Таблица 47

Промеры (в мм) и индексы третьей плюсневой кости

№	Промеры	<i>H. crusa- fonti</i> Ква- беби	<i>H. crusa- fonti</i> Вилла- ройя по Виллал- та	<i>H. gromovae</i>	<i>H. moldavi- cum</i>	<i>H. urmi- ense</i>
				По Габуния (1959)		
1	Полная длина	270	264—278	236,4—259	223—258,4	ок. 260
2	Наружная длина	267	—	235—256,2	221—257,7	—
3	Ширина верхней сустав- ной поверхности	45	42,9—44,7	37—41,2	31,8—39,4	39,3
4	Передне-задний диаметр ее же	40	—	32,8—38,2	25,4—32,9	34
5	Ширина в середине диа- физа	31	30,2—31,7	21,8—26	22,2—27,6	24,3
6	Передне-задний диаметр его же	30	—	—	—	—
7	Ширина дистального конца в буграх	43	—	32,9—39,6	29,4—35	ок. 30,8
8	Ширина дистального конца в суставе	39	40—42	32,5—36,6	29—32,6	ок. 30,5
9	Передне-задний диаметр дистального конца на гребне	35	—	26,8—32,5	24—29,7	27,6
10	Ширина суставной по- верхности для <i>os cuneiforme III</i>	40	—	34,5—38,6	30,4—37,2	36,8
11	для <i>cuneiforme II</i> (по краю)	7	—	0—7,3	0—8,2	7,2
12	для <i>suboideum</i> (по краю)	10,5	—	8,2—10,8	6,8—12	9,8
Индексы:						
	3 : 1	16,6	—	14,1—17	12,9—16,5	ок. 15,1
	7 : 1	15,9	—	13,2—15,6	12,7—14,7	ок. 11,8
	8 : 1	14,4	—	12,8—14,5	12,6—15	ок. 11,7
	11 : 10	17,5	—	0—19,8	0—23,8	19,6
	12 : 10	26,5	—	23—27,8	18,3—33,5	22,6

Род *Dicerorhinus* Gloger, 1841*Dicerorhinus megarhinus* (Christol)

Рис. 34—43; табл. XXII—XXVI

1955. *Dicerorhinus megarhinus*¹. Thenius, Schw. pal. Abh., 71, 5—10, Taf. I, f. 1—4.
 1958. *Dicerorhinus megarhinus*. Czyzewska, Acta pal. Pol., III, N 1, p. 51, pl. I, f. 1—2.
 1964. *Dicerorhinus megarhinus*. Fejfar, Rozprawy UUG, 5, 30, p. 89, f. 47—55, pl. VI, IX, X, XI.

Голотип. Неполный череп взрослой особи (Кристал, 1835, табл. II, рис. 3, 5, 6).

Диагноз. Животное крупных размеров (основная длина черепа около 550 мм). Череп с относительно удлиненным мозговым отделом и седлообразно вогнутым профилем; наиболее расширен в лобной части, над глазами, кзади постепенно понижается и сильно суживается. Теменная часть черепа заметно выпукла и, расширяясь к затылку, постепенно поднимается вверх. Конечности относительно тонкие и длинные.

Материал. Череп (К-744) сильно поврежденный: обломаны носовая часть, альвеолярный край и левая скуловая дуга. Относительно хорошо сохранился мозговой отдел черепа.

Верхние коренные зубы: левые Pd² (К-78), Pd³ (К-77), Pd⁴ (К-78); правые Pd³ (К-80), Pd⁴ (К-75); нестертый M¹ (К-79), сильностертые правые P² (К-495), P³ (К-494), P⁴ (К-493), M¹ (К-85), левые M¹ (К-87), M² (К-88), M³ (К-89/К-86) и 11 фрагментов верхнекоренных зубов.

Нижние коренные зубы: молочный Pd₄ (К-905), сильностертые M₁ (К-83), M₂ (К-499), M₃ (К-82) и среднестертый M₃ (К-488).

Кости конечностей: проксимальный (К-760) и дистальный (К-399) концы лучевой кости, дистальный конец локтевой кости (К-399), почти полная локтевая кость (К-759).

Кости запястья: левые — ладьевидная (К-61), трапецевидная (К-60), трапециевидная (К-62), трехгранная (К-67), крючковатая (К-53, К-70), большая кость запястья (К-63), правые — полулунная (К-908) и большая кость запястья (К-74).

Пястные кости: левая цельная вторая (К-64) и правая цельная третья (К-72).

Большая берцовая кость (К-505, К-533), проксимальный конец малой берцовой кости (К-525).

¹ Более полная синонимика дана в работе Фейфара (1964).

Кости предплюсны: правые — таранная (К-901), пяточная (К-69), ладьевидная (К-902).

Кости плюсны: правые — третья без дистального отдела (К-71), ее же дистальный отдел (К-66) и проксимальный отдел четвертой (К-73).

Первая фаланга среднего пальца (К-65).

Описание и сравнение

Череп (К-744) сильно поврежден: лицевая часть почти совершенно разрушена, обломана левая скуловая дуга (табл. XXII). На сохранившемся правом альвеолярном крае имеется стертый до основания последний моляр (M^3).

Череп с относительно удлиненной мозговой частью и седлообразно вогнутым профилем. Череп наиболее расширен (около 225 мм) в лобной части, над глазами. Кзади лобная часть черепа постепенно понижается и суживается до 117 мм в ширину. Продольно лоб уплощенно-выпуклый. Теменная часть черепа заметно выпуклая и, расширяясь к затылку, постепенно поднимается вверх. Теменные гребни слабо выражены. В области наибольшего сужения теменных костей гребни сближены, почти параллельны, а затем расходятся.

Затылочная часть черепа довольно высокая (170 мм), широкая (около 230 мм), с сильно развитыми затылочными гребнями, нависающими над затылочной поверхностью. Имеется широкая, но неглубокая полудунная вырезка.

Скуловая дуга тонкая, довольно высокая, слабо изогнутая. Глазницы небольшие, расположенные позади уровня M^3 .

Затылочные мышечки очень крупные, широкие, сближенные в нижней части. Затылочное отверстие овальное, с наибольшим поперечным диаметром. Основная затылочная кость относительно короткая, широкая и продольно заметно выпуклая. Суставная впадина почти плоская, широкая. Засуставной отросток массивный, длинный и с тупым, чуть загнутым вовнутрь, концом.

По характеру строения мозговой части черепа квабеская форма ближе всего к *Dicerorhinus megarhinus* (Christol) из плиоцена Европы. Много общего у квабеской формы и с *D. longirostris* Крокос из плиоцена Молдавии. По некоторым признакам она напоминает также верхнеплиоценового *D. etruscus* Falc. Однако квабеский носорог резко отличается от *D. longirostris* относительно слабым сужением черепа в заглазничной области и его меньшей высотой. От *D. etruscus* он отличается меньшей приподнятостью затылочной части черепа.

Зубы. *Верхние молочные премоляры* (табл. XXIII, фиг. 2). Первый молочный премоляр (Pd^1) нестертый, маленький, низкий, треугольной формы. Судя по низкому положению зуба в челюсти, он вряд ли функционировал. Эктолоф зуба сильно выпуклый и

относительно высокий, с заметным понижением в области парастилия. Парастильная складка четко выражена. Протококн обособлен, в верхней части уплощен с боков и соединен с гипоконном в нижней половине.

Металоф хорошо развит, расположен перпендикулярно к эктолофу, но внутренним концом загнут назад. Антекроше отсутствует. Кроше хорошо представлен и соединен с криста, образуя замкнутую долинку. Имеется зачаточный воротничок на внутренней стенке зуба.

Второй молочный премоляр (Pd^2) довольно крупный, вполне оформившийся, со слабостертой жевательной поверхностью. Эктолоф слабовыпуклый с хорошо выраженным передним и задним ребрами.

Протолоф высокий, перпендикулярно расположенный к эктолофу и заметно загнутый назад своим внутренним концом. Протолоф сильно развит и расположен почти посередине длины зуба. Антекроше отсутствует.

Металоф перпендикулярно расположен к эктолофу, и его внутренний конец загибается назад незначительно. Гипокон сильный и по высоте не уступает протокону. Кроше сильно развит, коленообразно изогнут и сливается со слабой криста, тем самым образуя довольно обширную замкнутую долинку. Хорошо развитый метастиль вместе с воротничком задней стенки замыкают заднюю долинку.

Средняя долинка глубокая, узкая и направлена строго перпендикулярно к эктолофу, но не достигая середины зуба, сворачивает вперед и наружу.

Воротничок умеренно развит вдоль передней и задней стенок коронки.

Третий молочный премоляр (Pd^3) по конфигурации идентичен Pd^2 , но крупнее последнего; слабостертый. Эктолоф выпукло-вогнутый. Переднее ребро сильно развито, а заднее едва заметно. Парастильная складка резко выражена.

Протолоф чуть скошен вовнутрь и назад. Протококн высокий, конусообразный. Антекроше в виде заметно широкой выпуклости непосредственно примыкает к протокону. Металоф направлен чуть косо назад и вовнутрь, с незначительным загибанием внутреннего конца вперед. Кроше сильно развит и направлен вперед, но, не доходя до протолофа, загибается во внешнюю сторону. Криста не развита.

Средняя долинка глубокая, относительно широкая, соединяющаяся с помощью узкой щели с почти изолированной добавочной долилкой. Задняя долинка глубокая, овальная и ограничена сзади конусообразно развитым воротничком. Воротничок умеренно развит на передней и задней стенках коронки.

Четвертый молочный премоляр (Pd^4), по-видимому, только прорезался и не тронут стиранием. Эктолоф в основном почти пря-

мой. Переднее ребро сильно выражено по всей высоте коронки, а заднее едва намечается. Парастильная складка выражена сильнее, чем на предыдущих молочных зубах. Парастиль направлен вперед.

Протолоф сильно скошен и направлен назад и вовнутрь. Протокоп сильно развит. Металоф также сильно скошен назад по отношению к эктолофу, но своим внутренним концом заметно загнут вперед. Криста не развита. Кроше отходит от угла смыкания эктолофа с металофом и направлен вперед до соприкосновения с протолофом, образуя довольно обширную обособленную добавочную долинку. Средняя долинка глубокая и относительно широкая. Воротничок сравнительно слабый.

Верхнекоренные зубы. P² (K-495) сильно стерт и частично разрушен, особенно в области эктолофа. Форма зуба неправильно четырехугольная, с наибольшей внешней стороной и наименьшей внутренней. Все элементы зуба слились. Задняя средняя и добавочная долинки обособлены. Воротничок хорошо развит на передней стенке зуба и сравнительно слабо на внутренней.

P³ (K-494) сильно стерт и основательно разрушен. Протолоф сильно скошен назад и соприкасается с металофом. Средняя и задняя долинки замкнуты: первая из них имеет удлиненно-овальную форму и занимает пространство от передней стенки до середины зуба, а вторая в виде кружочка расположена у задне-наружной стенки зуба.

P⁴ (K-493) сильно стерт, но не в такой степени, как P³. Зуб четырехугольных очертаний, со слабым удлинением в поперечном направлении. Внешняя и задняя стенки зуба разрушены. Протолоф и металоф слились между собой, тем самым изолировав среднюю долинку. Задняя долинка обособлена. Воротничок хорошо представлен на передней и внутренней стенках, достигая почти трети высоты коронки.

M¹ (K-85) имеет прямоугольную форму, сильно стерт и частично поврежден (разрушен эктолоф). На жевательной поверхности можно различить относительно скошенный назад протолоф и широкий металоф. Воротничок хорошо представлен на передней стенке, а на внутренней он имеет несколько зазубрин.

M² (K-88) хорошей сохранности, сильно стертый (рис. 34). На внешней стенке зуба обращают на себя внимание сильно развитое переднее ребро и довольно глубокая парастильная складка. Узкий парастиль направлен вперед и чуть наружу. Протолоф своим внутренним концом заметно загнут назад. Антекроше и криста не развиты. Кроше короткий и широкий. Металоф скошенный по направлению задней стенки, с последующим загибанием к наружной стенке. Задняя долинка обособлена. Средняя долинка довольно широкая, длинная и направлена косо. Воротничок сильно развит, но только на передней стенке коронки.

M³ (K-89) формы треугольника, наибольшая сторона которого находится впереди и соприкасается с M². Эктолоф с относительно

плоской стенкой направлен назад и вовнутрь. Парастиль слабый; парастильная складка четкая, широкая, ограниченная сзади сильно развитым передним ребром. Протолоф направлен во внутреннюю сторону, со слабым изгибом назад. Протокок массивный, занимающий почти $\frac{2}{3}$ внутренней части зуба.

Антекроше заметно гофрирован и хорошо развит. От эктолофа навстречу антекроше направлена довольно длинная клювовидной формы креста, которая, соединяясь с антекроше, обособляет наружно-переднюю часть средней долилки. Внутренняя часть последней довольно глубокая и широкая. Сильно развитый воротничок представлен только вдоль передней стенки протолофа. Эмаль коронки умеренно тонкая.

Нижнекоренные зубы. Молочный Pd₄ (K-905) удлинненнопрямоугольных очертаний, с заметным расширением в задней части. Коронка зуба постепенно суживается от основания к слабостертой жевательной поверхности.

Переднее полулуние подковообразно изогнуто: передний гребень направлен почти вертикально к продольной оси зуба, с незначительным отклонением хорошо развитого параконида назад; задний гребень расположен косо к продольной оси, направляясь вовнутрь и назад. Протоконид и метаконид почти одинаково развиты, возвышаясь над остальными элементами зуба. В передне-наружной части зуба по всей высоте коронки развита складка, резко расширяющаяся к основанию коронки.

Гиполофид заметно ниже металофида. Энтоконид сильнее гипоконида и расположен у задне-внутренней стенки зуба. Наружная долилка мелкая и узкая. Передне-внутренняя и задне-внутренняя долилки глубокие и широкие. Воротничок на передней и задней стенках зуба слабо развит.

M₁ (K-83) сильно стерт и имеет прямоугольные очертания, с незначительным расширением сзади. Металоф косо поставлен, направляясь задней частью назад и наружу. Передняя ветвь короткая, перпендикулярна к продольной оси зуба. Параконид, судя по вытянутому, узкому углу передней ветви, хорошо был развит. Задняя ветвь металофида идентична задней ветви гиполофида. Метаконид и энтоконид массивные, причем последний более обособлен. Наружная долилка относительно глубокая. Слабый воротничок имеется на передней стенке зуба.

M₂ (K-499) сильно стерт и частично разрушен (обломаны металофид и части задней ветви металофида). По общей конфигурации зуб почти не отличим от M₁ (различия в основном сводятся к относительно более крупным размерам второго моляра и присутствию зачаточного воротничка у задней стенки зуба).

M₃ (K-82) хорошей сохранности, среднестертый, удлинненно-прямоугольной формы (рис. 35). В области параконида зуб заметно сужен. Переднее полулуние дважды изогнуто: передняя ветвь строго перпендикулярна к длинной оси зуба, значительно короче

задней ветви и оканчивается хорошо развитым параконидом. Протоконид и метакоид значительных размеров, но последний все же выше и более обособлен.

Заднее полулуние несколько ниже переднего; гиполофид непосредственно примыкает к металофиду и направлен вдоль длинной оси зуба. Гипокоид и энтокоид хорошо развиты, но первый ниже и массивнее, а второй четче обособлен. Наружная долинка довольно глубокая. От воротничка имеется только след, окаймляющий коронку почти со всех сторон. Эмаль относительно тонкая и слегка морщинистая.

По строению коренных зубов квабевский носорог наибольшее сходство обнаруживает с *D. megarhinus* Christol (Кристол, 1835). Общими для этих форм являются: почти одинаковые размеры коренных, хорошо выраженный антекроше, слабое развитие кроше, отсутствие кресты, обособление наружной и задней долинки в относительно ранней стадии стирания зуба.

Верхние коренные квабевской формы отличаются от тех же зубов *D. longirostris* (Крокос, 1915) главным образом быстро замыкающимися долинками (в средней стадии стирания), отсутствием кресты и меньшей шириной коренных зубов; от коренных *D. etruscus* — большими размерами, замкнутыми долинками, более сильной скошенностью металофа по отношению к эктолофу, в противоположность почти перпендикулярному к эктолофу у *D. etruscus* (Фалконе, 1868) и, возможно, менее развитым воротничком.

Кости конечностей. Лучевая кость (radius) представлена обломанными проксимальным (К-760) и дистальным (К-399) отделами, со значительной частью диафиза. Кость относительно крупных размеров (табл. 53). Диафиз кости довольно

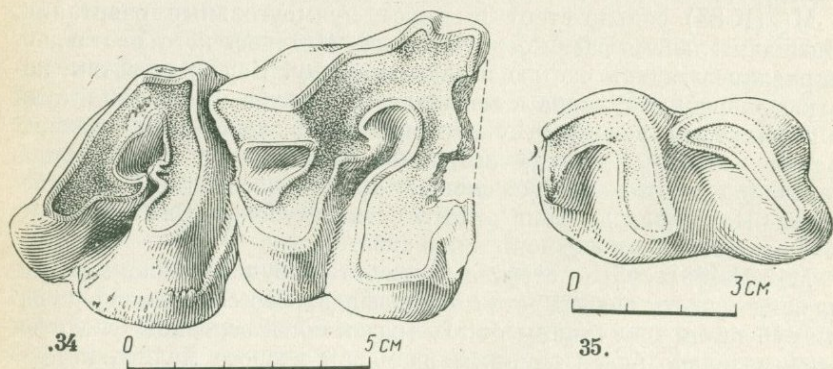


Рис. 34. *Dicerorhinus megarhinus* Christol. М², М³

Рис. 35. *Dicerorhinus megarhinus* Christol. М₃

стройный с выпуклой передней и вогнутой задней поверхностями. К дистальному концу диафиз латерально заметно уплощается и расширяется.

Проксимальный конец кости относительно широкий. Суставные фasetки для плечевой кости широкие и сильно вогнутые, особенно латеральная. Дистальный сочленовный конец несет фasetки для трехгранной и полулунной костей. Эти фasetки расположены поперечно и состоят из передней удлинненно-вогнутой части и заднего вытянутого в боковом направлении валика. Последний шире медиально и заметно сужен в области сочленения с полулунной костью. На латеральной стороне дистального конца имеется маленькая фasetка (передне-задний диаметр 25 мм, высота фasetки 10 мм) для сочленения с локтевой костью. Надсуставные связочные бугры сильно развиты, особенно на передне-латеральной стороне кости.

Локтевая кость (ulna) (К-753). Имеются одна почти полная лучевая кость (табл. XXV, фиг. 1), два проксимальных конца и один дистальный конец со значительным диафизом (К-399). Локтевой бугор обломан на всех образцах. Полулунная вырезка довольно высокая и широкая (высота 82 мм, ширина 84 мм). Крючковидный отросток длинный, относительно широкий и направлен вперед и наружу. Сочленовные фasetки для плечевой кости высокие, разделенные в верхней части широким гребешком, а в нижней — довольно глубоким и широким углублением.

Диафиз локтевой кости длинный, стройный, треугольных очертаний. Передняя поверхность кости представлена довольно широким гребнем, тянувшимся по всей длине диафиза. Латеральная поверхность почти плоская, а задне-внутренняя уплощена в верхней половине и вогнута в нижней. На дистальном конце имеются две фasetки: одна относительно большая (наибольшая ширина 38 мм, передне-задний диаметр 32 мм), седлообразно вогнутая для сочленения с трехгранной костью и другая маленькая, расположенная с внутренней стороны кости. Эта фasetка состоит из двух частей, расположенных под большим углом друг к другу. Верхняя часть фasetки служит для сочленения с лучевой костью, а нижняя сочленяется с полулунной костью.

Кости запястья. В коллекции имеются почти все кости левого запястья, за исключением полулунной и гороховидной, найденные в сочленении, а от правого запястья сохранилась лишь полулунная кость.

Ладьевидная кость (os radiale s. scaphoideum) относительно узкая, в передне-заднем направлении удлинена. Передняя поверхность кости узкая, относительно высокая, с неровной шероховатой поверхностью (рис. 36, а, табл. XXIV, фиг. 1). На проксимальном конце имеется седловидно вогнутая фasetка, ограниченная с внутренней стороны маленьким выступом. Этой фasetкой ладьевидная кость сочленяется с лучевой. Под прямым углом к

описанной фасетке на верхне-внутренней стороне кости лежит слабо удлиненная фасетка для боковой фасетки полулунной кости. Позади фасетки имеется шишкообразный выступ, очевидно, предназначенный для упрочнения сустава (вероятно, он ограничивал движение этих костей и служил в то же время для прикрепления суставных связок).

На дистальном конце расположены три фасетки: передняя, средняя и задняя. Между фасетками развиты относительно высокие гребни. Передняя фасетка незначительно вогнута и служит для сочленения с большой костью запястья. Средняя фасетка наибольшая по размерам (ширина ее 28 мм; передне-задний диаметр 25 мм), имеет седлообразную форму и сочленяется с верхней фасеткой трапецевидной кости. Задняя фасетка самая маленькая из трех (ширина 15 мм, передне-задний диаметр 12 мм), треугольной формы и предназначена для трапециальной кости. Медиально и под острым углом к передней фасетке расположена внутренняя фасетка для полулунной кости.

Полулунная кость (*os intermedium s. lunatum*) высокая, относительно узкая и вытянута в передне-заднем направлении (табл. XXIV, фиг. 2). Передняя поверхность незначительно выпукла и шероховата. Проксимальный конец в виде сочленовного поперечного валика, которым полулунная кость сочленяется с соответствующей фасеткой лучевой кости.

Сочленение полулунной кости с ладьевидной осуществляется двумя фасетками: верхняя из них расположена в верхне-медиальной части валика и направлена чуть косо; нижняя относительно короткая (хотя длиннее верхней), высокая (передне-задний диаметр 23 мм, высота 14 мм) и расположена в передне-медиальной части кости.

Связь полулунной кости с трехгранной тройная: верхняя фасетка расположена почти под прямым углом к проксимальному суставному валику и имеет треугольные очертания; передне-нижняя фасетка маленькая, граничит с большой фасеткой для

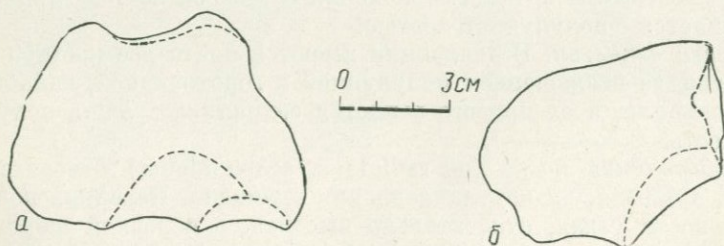


Рис. 36. *Dicerorhinus megarhinus* Christol.

а — ладьевидная кость; б — крючковатая кость

крючковой кости, в передне-заднем направлении заметно удлинена и соединена узкой полосой фасетки с задней ромбовидной фасеткой. Все эти фасетки расположены на латеральной поверхности полулунной кости.

На дистальной поверхности лежат две смежные, разделенные высоким гребешком фасетки. Латерально расположенная фасетка, сочленяющаяся с крючковой костью, относительно широкая, смещена заметно вперед по отношению к медиальной фасетке и имеет почти плоскую поверхность, с сильно опущенной вниз задней частью. Медиальная фасетка сильно вогнута, заметно удлинена и служит для сочленения с большой костью запястья.

Трехгранная кость (*os triquetrum* s. *pyramidale*; рис. 37, а, табл. XXIV, фиг. 5) крупных размеров, высокая, относительно узкая (табл. 53). Передняя поверхность заметно бугристая. На проксимальном конце кости развита седловидная, умеренно широкая фасетка с приподнятым передним и задним бортами. Фасетка узкой полосой переходит на наружную поверхность кости. Этой фасеткой трехгранная кость сочленяется с локтевой костью.

Дистальная поверхность представляет собой слабоогнутую фасетку четырехугольных очертаний. Она занимает всю дистальную суставную поверхность кости и сочленяется с крючковой костью (рис. 36, б).

Сочленение трехгранной кости с полулунной осуществляется с помощью двух слабовыпуклых лентообразных фасеток. Одна из них расположена в верхней части кости под прямым углом к проксимальной фасетке для локтевой кости, а другая над дистальной большой фасеткой для крючковой кости. На задне-внешнем углу, вдоль высоты кости, расположена удлинненно-вогнутая фасетка для сочленения с гороховидной костью. Связочные бугры на передней, внешней и задней стенках кости сильно развиты.

Трапециевидная кость (*os trapezium*) маленькая и несет две, расположенные друг к другу под острым углом, фасетки. Более круп-

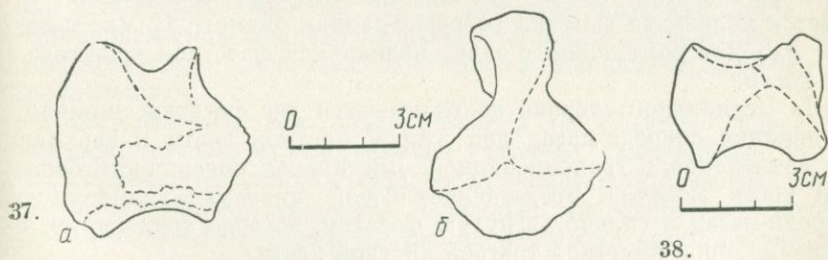


Рис. 37. *Dicerorhinus megarhinus* Christol.

а — трехгранная кость; б — большая кость запястья

Рис. 38. *Dicerorhinus megarhinus* Christol. Трапециевидная кость

ная фасетка (передне-задний диаметр 22 мм, высота 13 мм) служит для сочленения с трапецевидной костью, а относительно мелкая фасетка (передне-задний диаметр 14 мм, высота 12 мм) для сочленения с ладьевидной.

Трапецевидная кость (os trapezoideum; рис. 38, табл. XXIV, фиг. 3) по размерам мельче других запястных костей, за исключением трапецийной. Кость неправильно прямоугольной формы с наибольшим передне-задним диаметром. Проксимальный конец занимает глубоко вогнутая, седловидная фасетка с приподнятыми передним и задним бортами. Этой фасеткой трапецевидная кость сочленяется с ладьевидной. На дистальном конце помещается относительно слабовогнутая фасетка для второй пястной кости. Латеральная стенка представлена плоской в передне-заднем направлении удлиненной фасеткой (передне-задний диаметр 36 мм, наибольшая высота 26 мм), сочленяющейся с соответствующей фасеткой большой кости запястья. На медиальной стороне кости, в задней ее части, лежит маленькая клиновидная фасетка, направленная своим острием вверх и назад. Фасетка служит для сочленения с трапецийной костью.

Большая кость запястья (os magnum; рис. 37, б, табл. XXIV, фиг. 4) относительно широкая, высокая и, благодаря заднему крючкообразному отростку, сильно удлиненная в передне-заднем направлении. Высота кости (с учетом высоты головки для сочленения с полулунной костью) значительно превосходит ее ширину (табл. 53). На проксимальном конце кости развита довольно высокая сочленовная головка в виде сфероидально выпуклого валика, с помощью которого кость сочленяется с ниже-медиальной фасеткой полулунной кости. В передней части описанная фасетка (на валике) сливается с двумя фасетками, разделенными невысоким косо направленным гребнем; медиальная, более пологая служит для сочленения с передне-нижней фасеткой ладьевидной кости, а латеральная, отвесно расположенная, — с дистальной фасеткой крючковой кости. На этой же стороне, в задней части, имеется маленькая фасетка (передне-задний диаметр 12 мм, высота 5 мм) для сочленения с задне-медиальной фасеткой крючковой кости.

На медиальной стороне кости имеются две фасетки: нижняя, удлиненная спереди-назад для второй пястной кости и верхняя для сочленения с трапецевидной. Дистальная поверхность большой кости запястья представляет собой широкую, удлиненную спереди-назад и сильно вогнутую фасетку, которая сочленяется с проксимальной фасеткой третьей пястной кости.

Крючковатая кость (os hamatum s. unciforme; рис. 36, б, табл. XXIV, фиг. 6). сравнительно крупная, широкая и относительно низкая (табл. 53). С задней стороны кость имеет крючкообразный отросток, значительно загнутый своим концом вниз и наружу.

На проксимальном конце под прямым углом друг к другу расположены две фасетки: латеральная из них относительно крупнее, продольно выпукла и служит для сочленения с дистальной фасеткой трехгранной кости, а медиальная, сравнительно мельче, с плоской поверхностью и предназначена для полулунной кости. Фасетка в задней своей части заметно загнута назад и переходит на заднюю поверхность кости.

Дистальная суставная поверхность состоит из нескольких фasetок, слившихся в одну. Верхняя часть фasetки сочленяется с большой костью запястья, а нижняя соответственно с третьей, четвертой и пятой пястными костями. На медиальной поверхности крючковатого отростка, в самом начале его, имеется маленькая фasetка (передне-задний диаметр 12 мм, высота 5 мм), с которой соприкасается задне-латеральная фasetка большой кости запястья.

Кости пясти. Вторая пястная кость (metacarpale II; рис. 39, а, табл. XXV, фиг. 2) полной сохранности. Кость длинная и стройная (табл. 53). Она найдена в сочленении с уже описанным запястьем. Диафиз кости длинный, довольно тонкий, с плоской передней и слабовогнутой задней поверхностями. Диафиз в верхней части заметно изогнут медиально, а к дистальному концу слабо расширен. Проксимальный конец седловидно вогнут, образуя удлиненную в передне-заднем направлении фasetку для сочленения с трапециевидной костью. На верхне-наружной стороне кости лежит заметно вогнутая фasetка, с помощью которой вторая пястная сочленяется с большой костью запястья. Другой фasetки на этой поверхности нет, из чего следует, что вторая и третья пястные кости не сочленяются друг с другом.

Дистальный отдел кости незначительно расширен, особенно в области надсуставных бугров. Суставная поверхность слабо выпукла. Направляющий валик слабо развит и поставлен чуть косо.

Третья пястная кость (metacarpale III; рис. 39, б, табл. XXV, фиг. 3) цельная. Незначительно деформирован диафиз (сплюснен спереди-назад). Размеры кости довольно крупные (табл. 53). Спинковая сторона почти плоская, а задняя чуть выпукла в верхней половине и слабовогнута в нижней. Боковые края почти параллельные.

На проксимальном конце имеются две фasetки: первая несколько крупнее другой, заметно удлинена, седлообразно вогнута и предназначена для большой кости запястья; вторая фasetка заметно скошена, расположена латерально и сочленяется с крючковатой костью. На верхне-латеральной стороне кости развиты две фasetки. Передняя фasetка непосредственно примыкает к фasetке для крючковатой кости, располагаясь под большим углом к ней, а задняя помещается на заднем отростке и имеет неправильно округлую форму. Обе эти фasetки служат для сочленения с четвертой пястной костью.

Дистальный суставной отдел широкий, плоско-выпуклый.

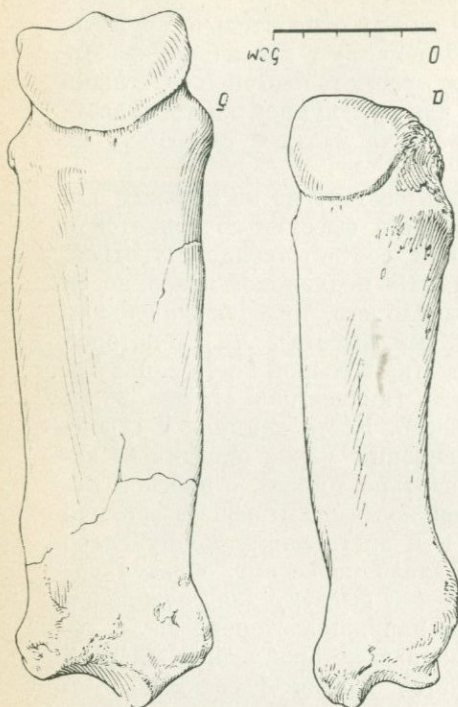


Рис. 39. *Dicerorhinus megarhinus* Christol.

а — вторая пястная кость;
б — третья пястная кость

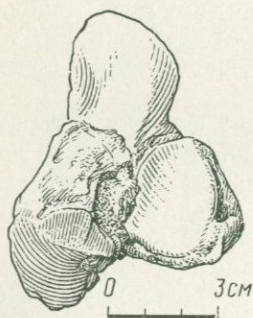


Рис. 40. *Dicerorhinus megarhinus* Christol. Пяточная кость

В задней части дистального отдела развит довольно высокий направляющий валик, ограниченный медиально и латерально широкими и относительно глубокими желобками. Надсуставные связочные бугры и ямки сильно развиты.

Большая берцовая кость (tibia; табл. XXVI, фиг. 1). В коллекции имеются две почти полные кости. Размеры крупные (табл. 53). Бугор берцовой кости высокий и массивный. От бугра берет начало гребень берцовой кости, которая прослеживается до дистального конца.

Проксимальный конец кости очень массивный. Межмышцелковые выступы высокие, слабоудлиненные в передне-заднем направлении. Межмышцелковая бороздка узкая. Латеральный мышцелок почти плоский, а медиальный слабо вогнут. На латеральной стороне кости, под мышцелком, имеется маленькая шероховатость для сочленения малой берцовой кости.

Диафиз кости треугольных очертаний, с уплощенными краями. Латеральный край в виде острого ребра, расширяющийся на дистальном конце, создает треугольную шероховатую площадку для сочленения с дистальным концом малой берцовой кости.

На дистальном конце медиальная лодыжка слабо выдается вниз. Медиальный суставной желоб относительно узкий и глубокий, а латеральный широкий, с почти открытой внешней стороной. Средний гребень относительно низкий и широкий.

Другой экземпляр (К-505)

большой берцовой кости отличается от уже описанного большей стройностью, относительно округлыми очертаниями диафиза и более резко выраженным средним гребнем на дистальном суставном конце. Возможно, эти отличия связаны с половым диморфизмом.

Малая берцовая кость (fibula) представлена только проксимальным концом и незначительной частью диафиза. Проксимальный отдел кости заметно уплощен в передне-заднем направлении (передне-задний диаметр 38 мм), слегка отогнут наружу. Диафиз кости вначале имеет круглое сечение, переходящее в срединной части в треугольное.

Кости предплюсны. Пяточная кость (calcaneus; рис. 40, табл. XXVI, фиг. 3) относительно полная: обломан только пяточный бугор. Кость относительно короткая, умеренно массивная. Передний отросток короткий. Все фасетки широкие и обособлены друг от друга. Внутренняя верхняя фасетка для таранной кости блюдцеобразно вогнута, широко овальная (ширина 21 мм, высота 31 мм), а нижняя имеет форму полукруга (высота 11 мм, передне-задний диаметр 23 мм). Наружная фасетка для таранной кости слабо вогнута латерально и выпукла медиально (высота фасетки 32 мм, ее ширина 25 мм). Медиально к описанной фасетке, почти под прямым углом к ней, лежит маленькая фасетка (высота 29 мм, передне-задний диаметр 15 мм) для сочленения с большой берцовой костью.

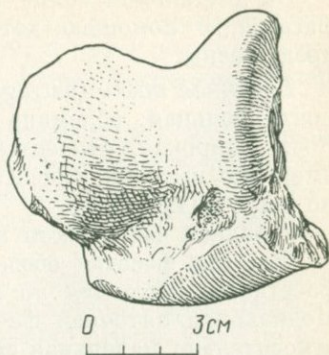


Рис. 41. *Dicerorhinus megarhinus* Christol. Таранная кость

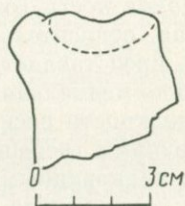


Рис. 42. *Dicerorhinus megarhinus* Christol. Проксимальный отдел четвертой плюсневой кости

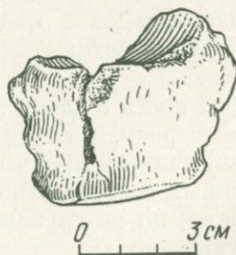


Рис. 43. *Dicerorhinus megarhinus* Christol. Первая фаланга третьего пальца

На дистальном конце пяточной кости развита седлообразная фасетка, с помощью которой кость сочленяется с кубовидной предплюсны.

Таранная кость (astragalus s. talus; рис. 41, табл. XXVI, фиг. 4) почти цельная: обломана лишь верхне-латеральная часть блока. Кость широкая, относительно низкая (табл. 53). Гребни блока умеренно высокие, слабоскошенные. Латеральный гребень заметно шире медиального.

В задней части кости имеются три фасетки для пяточной кости. Все эти фасетки обособлены друг от друга. Верхненааружная фасетка, наибольшая по размерам, заметно вогнута посередине. Медиальная пяточная фасетка широкая, слабовыпуклая. Третья, относительно маленькая фасетка (высота 13 мм, ширина 30 мм) расположена в задне-латеральной части кости, под тупым углом к дистальной фасетке для ладьевидной кости.

На дистальном конце две фасетки, разделенные слабым, косо расположенным гребешком. Латеральная из них служит для сочленения с кубовидной костью, а медиальная с ладьевидной предплюсны.

Ладьевидная кость (os naviculare) незначительно повреждена. Кость низкая, относительно широкая (табл. 53). Проксимальная поверхность представляет собой широкую, слабовогнутую фасетку для дистально-медиальной фасетки надпяточной кости. На дистальной поверхности расположены три фасетки, разделенные друг от друга низкими гребешками. Названными фасетками кость сочленяется с клиновидными предплюсны. Латеральная фасетка для кубовидной кости сильно повреждена.

Кости плюсны. Третья плюсовая кость (metatarsale III). Имеются 1 экз. без дистального конца (K-71) и отдельный фрагмент дистального отдела кости (K-66). Проксимальная суставная поверхность представляет собой слабовогнутую фасетку треугольных очертаний, задний край которой заметно понижен, а латеральный незначительно выше медиального. Этой фасеткой кость сочленяется с третьей клиновидной предплюсны.

На латеральной и медиальной стенках проксимального конца лежат по две фасетки соответственно для четвертой и второй пястных костей.

Диафиз кости с почти параллельными боковыми краями, слабо-выпуклой передней и вогнутой задней поверхностями. Дистальный суставный валик широкий, заметно выпуклый. На задней стороне сагиттальный гребень относительно слабо развит. Желобки довольно широкие, но не глубокие. Связочные ямки занимают довольно обширную площадь.

Четвертая плюсовая кость (metatarsale IV, рис. 42) представлена только проксимальным отделом. Кость средних размеров (табл. 53), ширина (42 мм) ее немногим больше передне-заднего

поперечника (28 мм). На проксимальном конце имеется продолговато-вогнутая фасетка для кубовидной кости. На медиальной стороне кости имеются две обращенные друг к другу маленькие фасетки, разобщенные широким желобком. Этими фасетками четвертая плюсовая сочленяется с третьей.

Первая фаланга третьего пальца (phalanx 1, рис. 43) относительно широкая и низкая. Проксимальная поверхность чашеобразно вогнута. Дистальная поверхность фаланги слабовыпуклая. Тело кости короткое, с заметным дистальным сужением. Связочные бугры рельефные.

Общие замечания. Квабевский носорог — довольно крупное животное, сочетающее в себе все характерные черты черепа и зубов плиоценового *Dicerorhinus megarhinus* Christol. Судя по костям конечностей, квабевская форма была относительно изящной, обладая довольно высокими и стройными конечностями, несколько уступавшими, однако, в этом отношении этрусскому носорогу.

D. megarhinus Christol — европейский плиоценовый вид, остатки которого чаще всего приурочены к нижне- и среднеплиоценовым (нижневиллафранкским, по Бу и Адзароли) отложениям.

В верхнем плиоцене *D. megarhinus* замещается *D. etruscus* — носорогом, несомненно, более приспособленным к открытым пространствам, чем типичный *D. megarhinus*. Впрочем, В. И. Громова считает, что он еще не был в достаточной степени специализирован в этом направлении (Громова, 1965, стр. 52).

На территории Советского Союза находки *D. megarhinus* сосредоточены в южной части русской равнины: с. Тимково и долина р. Кучурган в Одесской обл., с. Тульчино в Винницкой обл., берег р. Кагул в Молдавии (Борисяк, Беляева, 1948), окрестности г. Армавира (Алексеева, 1961) и др.

Как и в Закавказье, все эти находки среднеплиоценового возраста. Только в Чехословакии (местонахождение Гайначка) отмечается *D. megarhinus* в верхнем плиоцене или в типичном виллафранке (Фейфар, 1964, стр. 89).

Т а б л и ц а 48

Промеры черепа (в мм)

№	Промеры	<i>Dicerorhinus megarhinus</i> Квабеби	<i>Rhinoceros longirostris</i> по Крокосу (1915)
1	Длина мозговой части черепа (от середины линии, соединяющей задние края орбит, до середины затылочного гребня)	247	—
2	Длина передней части орбиты до верхнего края затылочной кости	360	400
3	Длина от нижнего края затылочного отверстия до заднего края М ³	283	—
4	Наименьшая ширина мозговой части	117	—
5	Наибольшая ширина лба	ок. 255	240
6	Высота затылка (от нижнего края затылочного отверстия до затылочного гребня)	172	212
7	Вертикальный диаметр орбиты	45	—
8	Ширина затылочных мышцелков	133	—
9	Ширина затылочного отверстия	51	51
10	Высота затылочного отверстия	40	41
11	Наибольшая высота скуловой дуги	78	—

Таблица 49

Промеры верхних молочных зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Dicerorhinus megarhinus</i> Квабеби	<i>D. megarhinus</i> по Фейфару (1964)	
1	Pd ¹	длина наружная	30	—
		длина внутренняя	19	—
		ширина передняя	19	—
		ширина задняя	24	—
2	Pd ²	длина наружная	42	46
		длина внутренняя	22	—
		ширина передняя	32	46
		ширина задняя	33	—
3	Pd ³	длина наружная	45	—
		длина внутренняя	25	—
		ширина передняя	42	—
		ширина задняя	39	—
4	Pd ⁴	длина наружная	48	—
		длина внутренняя	30	—
		ширина передняя	39	—
		ширина задняя	35	—

Таблица 50

Промеры верхних коренных зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Dicerorhinus megarhinus</i> Квабеби	<i>Rhinoceros longirostris</i> по Крокофу (1915)	<i>D. elruscus</i> по Чижев- ска (1962)	
1	P ²	длина наружная	32	37,5	30—35
		длина внутренняя	25	27	—
		ширина передняя	—	38,5	34—42
		ширина задняя	—	41	—
2	P ³	длина наружная	40	42; 46	33—36
		длина внутренняя	—	28; 30,5	—
		ширина передняя	—	58(?) 47,5	49—53
		ширина задняя	—	55(?) 43	—
3	P ⁴	длина наружная	ок. 35	46; 44	36—41
		длина внутренняя	ок. 32	33; 32	55—64
		ширина передняя	ок. 42	67; 65	—
		ширина задняя	ок. 42	59,5	—

Таблица 51

Промеры верхних коренных зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Dicero- rhinus me- garhinus</i> Квабеби	<i>D. mega- rhinus</i> по Фей- фару (1964)	<i>Rhinoceros longirost- ris</i> по Крок- су (1915)	<i>D. etrus- cus</i> по Чи- жевска (1962)	
1	M ¹ {	длина наружная	ок. 44	—	48; 48	42—49
		длина внутренняя	38	—	40; 39	—
		ширина передняя	52	—	67	53—63
		ширина задняя	ок. 46	—	62; 62	—
2	M ² {	длина наружная	59	55	56; 55	46—51
		длина внутренняя	45	—	46; 44	—
		ширина передняя	63	60,5	70; 71	57—62
		ширина задняя	51	—	64; 65	—
3	M ³ {	длина наружная	56	—	63; 65	51—61
		длина внутренняя	45	—	—	—
		ширина передняя	57	—	62; 62,5	50—58
		ширина задняя	40	—	—	—

Таблица 52

Промеры нижних зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Dicerorhinus megarhinus</i> Квабеби	<i>D. megarhi- nus</i> по Фейфару (1964)	
1	Pd ₄ {	длина наибольшая	46	—
		ширина наибольшая	24	—
2	M ₁ {	длина наибольшая	44	47
		ширина наибольшая	28	31
3	M ₂ {	длина наибольшая	49	—
		ширина наибольшая	34	—
4	M ₃ {	длина наибольшая	52	48—51
		ширина наибольшая	32	31—33

Таблица 53

Промеры костей конечностей (в мм)

№	Промеры	<i>Dicera- rhinus</i> <i>megarhi- nus</i> Квабеби	<i>D. megarhi- nus</i> по Фейфару (1964)	<i>D. etruscus</i> по Фейфару (1964)
Лучевая кость				
1	Проксимальная ширина	93	—	—
2	Поперечник (там же)	62	—	—
3	Ширина диафиза	48	—	—
4	Поперечник там же	42	—	—
5	Ширина дистального конца	83	105; 116	100,5
6	Поперечник там же	50	75	59
Локтевая кость				
1	Длина от вершины крючко- видного отростка	430	—	—
2	Наибольшая ширина полулу- ной вырезки	86	—	—
3	Ширина диафиза	42	—	—
4	Поперечник диафиза	40	—	—
5	Ширина дистального конца	52	78	70,5
6	Поперечник дистального конца	38	43	39
Крючковатая кость				
1	Высота	68	64; 65	65; 57
2	Ширина	51	73; 82,5	57; 55
3	Поперечник (спереди-назад)	65	—	—
Большая кость запястья				
1	Высота спереди	34	39	29—31
2	Высота в головке	61	—	—
3	Ширина	43	47	39—47
4	Поперечник (спереди-назад)	88	92	—
Трапецевидная кость				
1	Высота	31	—	—
2	Ширина	23	—	—
3	Поперечник (спереди-назад)	42	—	—
Ладьевидная кость				
1	Высота	62	71; 76	60
2	Ширина	46	—	—
3	Поперечник (спереди-назад)	83	93	75
Полулунная кость				
1	Высота спереди	53	58; 61	—
2	Ширина спереди	43	53; 58	43; 48
3	Поперечник (спереди-назад)	69	72; 75,5	62; 60

Таблица 53 (продолжение)

№	Промеры	<i>Dicero- rhinus megarhi- nus</i> Квабеби	<i>D. megarhi- nus</i> по Фейфару (1964)	<i>D. etruscus</i> по Фейфару (1964)
Трехгранная кость				
1	Высота	53	63	51
2	Ширина	47	60	44
3	Поперечник (спереди-назад)	48	55	35
Трапециальная кость				
1	Высота	27	—	—
2	Ширина	18	—	—
3	Поперечник (спереди-назад)	31	—	—
Вторая пястная кость				
1	Длина	185	214	184
2	Ширина проксимального конца	39	55; 50	43
3	Поперечник там же	42	57; 40	—
4	Наименьшая ширина диафиза	36	41; 5; 38	—
5	Поперечник там же	19	32; 22	—
6	Ширина дистального конца	39	47	48
7	Поперечник там же	42	51	39
Индексы:				
	2 : 1	21,1	25,7	23,3
	4 : 1	18,4	19,4	—
	6 : 1	21,1	21,9	26,1
Третья пястная кость				
1	Длина	208	223—236,5	188,5—215
2	Ширина проксимального конца	60	66	62
3	Поперечник там же	45	56—57	48,5—52,6
4	Ширина диафиза	55	53,4—65,2	48,5—52,6
5	Поперечник там же	15	23,4	19—24
6	Ширина дистального конца	52	57	44—50,5
7	Поперечник там же	39	51	51
Индексы:				
	2 : 1	28,8	27,9	28,8
	4 : 1	26,4	22,5—29,2	24,4—25,7
	6 : 1	25	24,1—25,5	23,3—23,5
Большая берцовая кость				
1	Полная длина	380	—	—
2	Ширина проксимального конца	117	184	97—124
3	Поперечник там же	122	130	109—132
4	Наименьшая ширина диафиза	67	—	—

Таблица 53 (окончание)

№	Промеры	<i>Dicero- rhinus megarhi- nus</i> Квабеби	<i>D. megarhi- nus</i> по Фейфару (1964)	<i>D. etruscus</i> по Фейфару (1964)
5	Поперечник там же	45	—	—
6	Ширина дистального конца	92	101—115	84—110
7	Поперечник там же	69	73—81	60—74
	Индексы:			
	2 : 1	30,8	—	—
	4 : 1	17,6	—	—
	6 : 1	24,2	—	—
	Ладьевидная кость предплюсны			
1	Высота кости	26	32,5—34	33
2	Ширина	ок. 45	51—52,5	—
3	Поперечник (спереди-назад)	56	—	—
	Таранная кость			
1	Высота внутренняя	75	—	—
2	Высота внутреннего гребня	64,5	—	—
3	Высота блока посередине	45	—	—
4	Наибольшая ширина кости	78	75—88	68—70
5	Ширина дистальной суставной поверхности	66,5	80—91	68—69
	Пяточная кость			
1	Расстояние от вершины переднего отростка до верхнего края наружной фасетки для таранной кости	66,5	—	—
2	Ширина кости через sustentаккулярный отросток	61	—	—
3	Ширина тела (шейки) кости	28	—	—
4	Передне-задний диаметр там же	57	—	—
	Третья плюсневая кость			
1	Ширина проксимального конца	49	54—60	44—58
2	Поперечник там же	35	45—54	36—46
3	Ширина диафиза	45	38—56	38—45,7
4	Поперечник там же	17	25—27	21—25,6
5	Ширина дистального суставного конца	54	50—51	38—49
6	Поперечник там же	34	43—49	34—46,4
	Первая фаланга третьего пальца			
1	Высота фаланги	36	—	—
2	Проксимальная ширина	57	—	—
3	Поперечник там же	32	—	—
4	Дистальная ширина	46	—	—
5	Поперечник там же	23,5	—	—

ОТРЯД ARTIODACTYLA. ПАРНОПАЛЫЕ

СЕМЕЙСТВО SUIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО SUINAE ZITTEL, 1893

Род *Propotamochoerus* Pilgrim, 1926

Типовой вид. *Propotamochoerus salinus* Pilgrim (1926; Сиваликские холмы Индии, зона Нагри).

Диагноз. Животные средних размеров (основная длина черепа 300—400 мм). Череп сравнительно низкий и короткорылый; мозговая часть черепа умеренно длинная и относительно широкая; лобно-теменной отдел плоский и широкий; теменная площадка узкая; лобная часть черепа относительно широкая; лобно-носовой профиль почти прямой, с незначительной вогнутостью на уровне надглазничных отверстий; скуловые дуги относительно узкие и умеренно расходящиеся в стороны; у самцов сильно развиты клыки. Зубная формула $I_{\frac{3}{3}}^3$; $C_{\frac{1}{1}}^4$; $P_{\frac{4}{4}}^4$; $M_{\frac{3}{3}}^3$; премоляры относительно простые; P^3 с двувершинным конусом; P_4 в основном одновершинный, с одним главным конусом, иногда проявляющим, однако, тенденцию к раздвоению.

Сравнение. О принадлежности квабебской свиньи к роду *Propotamochoerus* с полной очевидностью свидетельствуют характерные признаки ее черепа (относительно низкий и широкий череп, форма и расположение глазниц, степень развития надальвеолярных гребней и др.) и зубов (относительно массивные зубы, гладкая, слабоскладчатая эмаль, одновершинный конус P_4 , слабое развитие воротничков и дополнительных бугорков).

Род *Propotamochoerus* был выделен Г. Пилгримом в 1926 г. Материалом послужили ископаемые остатки свиней из сиваликских отложений Индии, приуроченные в основном к зонам Нагри, Чижи и Док-Патан. Ископаемых суид из более молодых отложений Пилгрим отнес к рецентному африканскому роду *Potamochoerus*.

Несмотря на весьма скудный материал, находившийся в распоряжении Пилгрима, ему удалось подметить наиболее характерные особенности рода, выраженные в основном в строении коренных зубов. Эти особенности следующие: относительно мелкие и сдвинутые вверх к лобной поверхности орбиты; относительное удлинение мозговой части черепа по отношению к лицевой; более массивные, чем у родов *Sus* и *Potamochoerus*, премоляры; характерное, преимущественно одновершинное, строение главного конуса P_4 и его относительно большая высота; отсутствие переднего воротничка и сдвинутый назад талон на P^3 ; массивные и относительно простые верхние и нижние моляры.

Впоследствии в состав рода *Propotamochoerus* были включены европейские плиоценовые свиньи — *S. provincialis* и *Sus minor* (Мотл, 1939). Однако позже стали высказываться в пользу вклю-

чения *S. minor* в состав рода *Sus* (Шауб, 1943; Адзароли, 1954). В некоторых новейших исследованиях ставится под сомнение также существование в европейском плиocene рода *Propotamochoerus* вообще (Адзароли, 1954, стр. 46).

Наиболее близко стоящие к *Propotamochoerus* роды (*Potamochoerus*, *Dicoryphochoerus*, *Sus*) имеют много сходного с ним в строении черепа и зубов, но отличия между ними достаточно существенны.

От *Sus* род *Propotamochoerus* отличается прежде всего относительно малыми размерами, более низким и относительно широким черепом, сравнительно уплощенной лобной частью черепа, относительно высоким положением глазниц, узкой теменной площадкой и сильным развитием теменных гребней. Кроме того, в отличие от *Sus*, для *Propotamochoerus* характерны грубые, массивные и простые неусложненные коренные зубы. Напомним, что у *Sus* коренные зубы относительно стройны, сильно усложнены и имеют хорошо развитые дополнительные образования в виде воротничков и добавочных бугорков.

Род *Dicoryphochoerus* по массивности и степени складчатости коренных зубов приближается к *Propotamochoerus*, но заметно отличается от него весьма крупными размерами, двуворшинностью главного бугра P_4 , более сложным строением зубов и некоторыми особенностями черепа, свойственными скорее роду *Sus*.

Весьма значительно сходство между родами *Propotamochoerus* и *Potamochoerus*. Их сближают массивные и в одинаковой степени упрощенные коренные зубы, преимущественно одновершинный главный конус на P_4 , а также некоторые общие черты в строении черепа и нижней челюсти. Отличия же выражаются в присутствии у *Propotamochoerus* четырех премоляров, в противоположность трем у *Potamochoerus*, и в явной тенденции у последнего к раздвоению главного бугра на P_4 . Впрочем, P_4 с намечающимся раздвоением главного конуса нередко встречаются и у представителей рода *Propotamochoerus*, особенно у европейских форм.

Нет необходимости детально сравнивать *Propotamochoerus* с подродом *Postpotamochoerus* (Тешнус, 1950), который по форме и строению коренных зубов (двуворшинность главного конуса P_4 , гипсодонтность премоляров и др.) имеет больше общего с родами *Dicoryphochoerus* и *Sus*, чем *Propotamochoerus* и *Potamochoerus*.

Выделение самосской свиньи (*Sus hyotherioides*) в новый подрод *Postpotamochoerus* и включение его в состав рода *Potamochoerus* кажется нам необоснованным. Скорее прав Адзароли (1954, стр. 45, прим. 3), относящий самосскую форму к роду *Dicoryphochoerus*.

Состав рода. Первоначально под новым родовым названием *Propotamochoerus* Пилгрим (1926) объединил четыре вида, происходящих из сиваликских холмов (Индия): *P. salinus* Pilg., *P. hyudricus* (Lyd.), *P. uliginosus* Pilg. и *P. ingens* Pilg.

Впоследствии в род *Propotamochoerus* были включены и европейские формы: *P. provincialis* (Gerv.), *P. provincialis minor* (Dep.) и *P. hyotherioides* (Schlos.).

За последние годы объем рода *Propotamochoerus* испытал сокращение до первоначального состава. Сначала Шауб (1943) перевел европейскую плиоценовую свинью *P. provincialis minor* из рода *Propotamochoerus* в род *Sus*, оставив за ним видовое название *S. minor*. Позже Адзароли (1954, стр. 46) исключил из состава *Propotamochoerus* виды, описанные из европейского плиоцена (*P. provincialis*, *P. p. minor*, *P. hyotherioides*). Вслед за Шаубом (1943) Адзароли включил европейскую плиоценовую свинью *P. provincialis minor* в состав рода *Sus* в качестве самостоятельного вида. Этот исследователь не только находит много общего между *P. minor* и *S. strozzii*, но и связывает их филогенетически, считая *P. minor* предком *S. strozzii* (Адзароли, 1954, стр. 71). При этом в упомянутой работе Адзароли ничего не сказано о том, куда отнести *P. provincialis* (быть может, автор отождествляет его с *P. minor*?).

Сравнивая *P. p. minor* и *S. strozzii*, мы находим, что эти формы существенно отличаются друг от друга. Их детальное сравнение приводит к следующим выводам.

P. p. minor сравнительно мелкая форма (основная длина черепа около 300 мм); череп относительно низкий (индекс высоты черепа 38,5), мозговая коробка хорошо развита как в ширину (индекс ширины лба 38,2), так и в длину, рыло относительно короткое, но высокое; скуловые дуги слабо расходятся в стороны, довольно тонкие и лишены пневматизации (Адзароли, 1954, стр. 59). Моляры массивные и короткие (молярно-премолярный индекс 160,9—168,1), эмаль гладкая, коренные зубы относительно простые, с низким воротничком и слабо развитыми добавочными элементами. М³ короткий, примитивный. Р³ двуворшинный, с незначительным передним воротничком; Р₄ одновершинный или со слабой тенденцией к раздвоению. Резцы нормально развиты.

Sus strozzii отличается весьма крупными размерами (основная длина не менее 400 мм); череп относительно высокий; мозговая коробка короткая и узкая; рыло низкое и удлиненное; скуловые дуги массивные, высокие, пневматизированные и относительно сильно расходятся в стороны (Адзароли, там же, стр. 61). Коренные зубы усложненные, с хорошо развитым, высоким воротничком и сильно развитыми дополнительными бугорками, со складчатой эмалью. М³ удлиненные и усложненные. Р³ двуворшинный, с хорошо развитым передним воротничком. Р₄ двуворшинный. Крайний резец полностью редуцирован.

Обзор отличительных признаков сравниваемых форм показывает существенную разницу между ними как в строении зубного аппарата, так и в общих пропорциях черепа. Эти отличия ставят под сомнение целесообразность объединения рассматриваемых

форм в один род и наличие близкого родства между ними. Поэтому мы оставляем *P. minor* в составе рода *Propotamochoerus*.

Однако, на наш взгляд, нет достаточных оснований для отделения *P. minor* от *P. provincialis*: между этими формами, как отмечали еще Жерве (1859, стр. 179) и Депере (1890, стр. 88), нет существенных различий (только небольшая разница в размерах).

Следовательно, мы приходим к выводу, что в Европе в среднем и верхнем плиоцене (до виллафранка) жили близкие к азиатским пропотамохерусам свиньи, относящиеся к виду *P. provincialis* и, по-видимому, связанные с ним непосредственным родством.

Квабобская форма, вне всякого сомнения, очень близка к европейскому *Propotamochoerus provincialis*, с которым мы ее и отождествляем. Редкий по полноте и сохранности материал дает нам основание охарактеризовать *P. provincialis* более подробно, чем это делалось до сих пор.

Propotamochoerus provincialis (Gervais)

Рис. 44—49; табл. XXVII—XXVIII

1859. *Sus provincialis* Gervais, Zool. et Pal. Fr., 2^e éd., p. 177, pl. III, f. 1—6.
1885. *Sus arvernensis* Deperet, Ann. sc. géol., p. 182, pl. III, f. 2, pl. V, f. 1.
1890. *Sus provincialis* Deperet, Mém. Soc. géol. Fr., 3, p. 83, pl. IV, f. 11.
1890. *Sus provincialis* race *minor* Deperet, Mém. Soc. géol. Fr., 3, p. 84, pl. V, f. 12—14.
1900. *Potamochoerus* (?) *provincialis* var. *minor* Stehlin, Abh. schw. pal. Ges., XXVI, XXVII, S. 63, t. 1, f. 32.
1939. *Propotamochoerus provincialis* race *minor* Mottl. Jb. ung. geol. Anst., XXXII, p. 324, t. IV, Abb. 4.
1954. *Sus minor* Azzaroli, Pal. Italica, vol. XLVIII, p. 58, tav. IV.
1964. *Propotamochoerus provincialis minor*. Fejfar, Rozprawy UUG 30, p. 68, f. 38.

Голотип. Не выделен.

Диагноз. Животное средних размеров (основная длина черепа не более 400 мм). Череп относительно низкий; мозговая часть черепа сравнительно широкая и умеренно длинная; лобно-теменной отдел плоский и широкий; теменная площадка узкая; лобная часть черепа относительно широкая; лобно-носовой профиль незначительно вогнутый; скуловые дуги узкие, низкие и умеренно расходящиеся в стороны; у самцов клыки сильно развиты; нижние клыки типа «verrucosus». Нижняя челюсть относительно низкая, массивная, с сильно выраженным вздутием на уровне коренных зубов, особенно моляров; премоляры относительно простые; P_4 с одним главным конусом, с тенденцией к раздвоению; моляры массивные, с хорошо развитыми основными конусами.

Материал. Череп в сочленении с нижней челюстью (К-15). В черепе повреждены затылочная часть и скуловые дуги. В нижней челюсти обломаны восходящие ветви и частично разрушена левая горизонтальная ветвь.

Череп (К-30) с обломанными затылочными и резцовыми отделами. Разрушены скуловые дуги, базальная часть черепа и орбиты.

Деформированный череп с нижней челюстью (К-974). В черепе обломан затылочный отдел, а на нижней челюсти восходящие ветви.

Сильно разрушенный череп (К-975). Сохранились только лобная часть и верхнечелюстные кости с зубами.

Обломок левой верхней челюсти с P^3-M^2 , обломок правой верхней челюсти со слабостертыми P^2-P^4 (К-630); обломок левой верхней челюсти с M^1-M^2 (К-57); фрагмент правой верхней челюсти со слабостертым M^3 (К-42); фрагмент левой верхней челюсти со слабостертым M^3 (К-42); фрагмент левой верхней челюсти со слабостертым M^3 (К-43); фрагмент левой верхней челюсти с Pd^4, M^1 и M^2 (Q-46); обломок резцовой части с I^1 (К-44).

Нижняя челюсть: 1) полная, хорошей сохранности в сочленении с черепом (К-974); 2) неполной сохранности, с обломанным восходящим отделом в сочленении с черепом (К-15); 3) неполной сохранности, с обломанным восходящим отделом (К-976); 4) неполной сохранности от взрослого, даже, скорее, старого животного (К-31), обломаны восходящие ветви, резцовая часть и P_1-P_3 с левой стороны; 5) левая горизонтальная ветвь с почти полным резцовым отделом (К-640); 6) левая горизонтальная ветвь с полным рядом коренных зубов (К-38). Образец принадлежит полу-взрослой особи; 7) правая горизонтальная ветвь молодой особи с молочными зубами (К-40); 8) передний отдел нижней челюсти с полным резцовым отделом; с правой стороны сохранились I_1, I_2, C, P_2, P_3 , а с левой — I_1-I_2 и C (К-32); 9) резцовая часть челюсти с мощными клыками (К-3032); 10) обломок левой горизонтальной ветви с сильностертыми P_4-M_3 (К-612).

Верхние изолированные зубы: левый среднестертый клык (К-56); правый слабостертый P^2 (К-55); правый слабостертый P^3 (К-54); правый слабостертый P^4 (К-53); правый слабостертый M^2 (К-49); правый среднестертый M^3 (К-51); левый среднестертый M^3 (К-50); левый слабостертый M^3 (К-58); обломок слабостертого M^4 (К-628); левый сильностертый M^3 (К-3033).

Кости конечностей: два дистальных отдела плечевой кости (К-37, К-392); фрагмент проксимального конца лучевой кости (К-36); поврежденный дистальный конец большой берцовой кости (К-35); Mc III (К-34).

Описание и сравнение

Череп (К-15) относительно хорошей сохранности (рис. 44, табл. XXVII, фиг. 1). На нем обломаны затылочная часть, скуловые дуги и концы носовых костей. Череп заметно сплюснен. Судя по хорошо развитым клыкам, принадлежит взрослому самцу.

По величине черепа квабескую форму можно отнести к свиньям средних размеров (основная длина 280—320 мм и вполне уместится в пределы колебания этого признака для рода *Propotamochoerus*).

Череп вытянут в длину за счет удлинения лицевой части (индекс отношения лицевой части к основной длине 85,7—93,3). Такое удлинение лицевого отдела черепа обычно для представителей рода *Propotamochoerus*.

Лобная часть черепа относительно плоская. Лобно-носовой профиль почти прямой, с незначительной вогнутостью на уровне надглазничных отверстий.

Мозговой отдел черепа короткий и низкий. Отношение длины мозгового отдела к основной длине 25—30,3%. Надглазничные отверстия маленькие. Желобки узкие и длинные, достигающие верхушек носовых костей.

Лобно-теменной отдел плоский и широкий. Отношение ширины черепа в области надглазничных отростков к основной длине равно 31,2—38,2%.

Теменная площадка кзади резко суживается (благодаря сильно развитым гребнеобразным утолщениям, ограничивающим площадку с обеих сторон).

По степени сужения и форме теменной площадки квабеская свинья существенно отличается от представителей рода *Microstonyx*, у которых эта площадка довольно широкая (Трофимов, 1954, стр. 70, рис. 2).

Затылочная кость относительно высокая и продольно вогнутая, с сильно развитым затылочным гребнем. Затылочная поверхность сильно наклонена вперед, к основанию черепа, вследствие чего верхний отдел вынесен далеко назад, чем свинья из Квабеби и отличается от представителей рода *Sus*. Такой же наклон, затылочной поверхности отмечается на черепе *Microstonyx* (Трофимов, 1954, стр. 70).

Суставные мыщелки относительно широкие (наибольшая ширина мыщелков 51 мм) и расположены под острым углом к продольной оси черепа. Затылочное отверстие умеренных размеров, вытянутое в высоту (ширина отверстия 20 мм, высота 24 мм). Чешуи височных костей заметно выгнутые посередине. Височная впадина относительно длинная и глубокая, со срединным возвышением.

Скуловой отросток височной кости низкий. Скуловая кость относительно низкая. Скуловые дуги слабо расходятся в стороны.

Глазницы расположены почти на уровне плоскости лба, открыты сзади и имеют округлые очертания (мы не принимаем во внимание переднее углубление, которое придает орбите скорее овальную форму).

Надглазничный отросток лобной кости умеренной величины, а скуловой посторбитальный отросток слабый. Орбитальное отвер-

стие едва намечается. Наличие слезного канала можно предположить по едва заметному углублению на переднем крае глазниц.

Носовые кости длинные и заметно выпуклые в продольном направлении, с незначительным расширением в области клыков, что в основном характерно для представителей рода *Propotamochoerus*. Носовая вырезка довольно высокая. Высота ее больше ширины (соответственно 50 и 33 мм).

Верхнечелюстные кости умеренной высоты: отношение высоты верхнечелюстных костей впереди P^2 к основной длине равно 18,9. На черепах, принадлежащих самцам, над клыками сильно развиты альвеолярные гребни. Самки, если судить по черепу К-975, относимому нами к самке, имеют слаборазвитые гребни. Соответственно слабо развиты у них и клыки.

Наличие альвеолярного гребня нередко использовалось некоторыми исследователями для диагностики, и по степени развития этого гребня выделялись новые формы ископаемых свиней. Мы придерживаемся мнения Б. А. Трофимова (1954, стр. 66), который связывает этот признак с половым диморфизмом.

На ископаемом материале из Квабеби нетрудно убедиться в том, что черепа, несомненно, принадлежащие самцам, имеют очень крупные клыки и довольно длинные и высокие альвеолярные гребни над клыками. И, наоборот, у самок верхние (как и нижние) клыки очень слабо развиты, а альвеолярные гребни едва заметны.

Верхнечелюстные кости на протяжении всей длины очень сильно вогнуты, чем квабебская форма заметно отличается от представителей рода *Sus*. Лицевой гребень короткий, высокий и поставлен косо к продольной оси черепа.

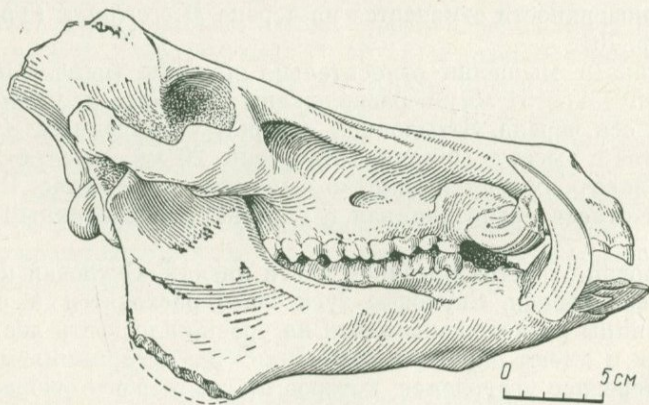


Рис. 44. *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.) Череп с нижней челюстью

Подглазничное отверстие (foramen infraorbitale) овальной формы и расположено на уровне M^1 . Резцовые кости высокие и длинные. Яремные отростки (сохранился левый яремный отросток на черепе К-974) относительно короткие, плоские и тонкие.

В черепе зубной аппарат представлен полностью — имеются все три резца, клык и семь коренных зубов. Костное небо плоское, с отчетливо выраженным сагиттальным гребнем в задней части. Большое небное отверстие (foramen palatinum) удлиненоовальной формы (помещается на уровне переднего края M^3). Задний край неба находится на расстоянии 10 мм от заднего края последнего моляра.

Нижняя челюсть (К-15) в сочленении с черепом (рис. 44, табл. XXVII, фиг. 1) относительно хорошей сохранности: обломаны восходящие ветви. На челюсти сохранились сильно стертые коренные зубы (P_2 — M_3), резцы и сильно развитый клык. На другой челюсти, принадлежащей молодой особи, M_3 еще не прорезался. Прорезываются зацепы и средние резцы. Молочный средний резец еще не выпал.

Размеры нижней челюсти средние (полная длина 220 мм; пре-молярная длина 179 мм). Симфизная область узкая (расстояние между внутренними краями альвеол клыков 35—50 мм) и относительно короткая (длина симфиза снизу 65—82 мм). Челюсть сверху резко вогнутая, а снизу умеренно выпуклая, с незначительным сагиттальным уплощением. Диастема очень короткая, что связано с присутствием P_1 , который близко примыкает к клыку.

Горизонтальная ветвь относительно низкая (ее высота перед P_2 43—45 мм), но массивная. Нижний край челюсти почти прямой. Воздутые челюсти в области foramen mentale выражено сильно, что придает челюсти заметную массивность.

Восходящие ветви не особенно высокие (табл. 55), но широкие и отклоняющиеся назад. Венечные отростки низкие. Пара подбородочных отверстий расположена на уровне P_1 .

Зубы. Верхние резцы. На черепе имеются все три резца. Зацепы (I^1) и средние (I^2) резцы хорошо развиты, а угловые относительно слабы. I^1 довольно длинный (наибольшая длина 17 мм) с относительно высокой коронкой. I^2 не уступает по длине I^1 и почти примыкает к нему. I^3 относительно короткий, низкий и отодвинут назад, занимая почти срединное положение между клыком и I^2 .

Клыки у самцов очень мощные (длина 60—70 мм, ширина 25—30 мм), загнутые в сторону, вверх и назад. Передняя поверхность верхних клыков соприкасается с нижними и образует мощный рычаг. Поперечное сечение клыков почти круглое. Эмаль тонкая и имеет продольные борозды.

Клыки самок маленькие, сплюснутые с боков и по форме больше похожи на волчий зуб, чем на клык. Клыки однокорневые, но имеют глубокую бороздку вдоль всего корня с внешней стороны.

Верхние коренные зубы (рис. 45). Волчий зуб (P^1) имеется на всех черепах. Он относительно мелкий, низкий, чечевицеобразной формы. Хотя зуб по размерам невелик, но его нельзя назвать рудиментарным. Судя по стертой жевательной поверхности, этот зуб довольно интенсивно функционировал.

P^2 крупнее предшествующего зуба (P^1), продолговатой формы, с довольно высоким и мощным главным конусом. Воротничок хорошо развит на передней кромке зуба, где он образует заметный бугорок (на внутренней поверхности и, точнее, в задне-внутренней части зуба). Зуб спереди-назад постепенно утолщается. Второй верхний премоляр квабейской свиньи явно отличается от соответствующего зуба *S. scrofa* массивностью главного конуса и выпуклостью середины внутренней и наружной стенок зуба. Благодаря этому наибольшую ширину зуб имеет именно в области главного конуса, тогда как у *S. scrofa* этот зуб явно сплюснутый по бокам, с наибольшей шириной у задней стенки зуба. Кроме того, как мы уже отмечали раньше, у квабейской свиньи главный конус на P^2 массивный, а у *S. scrofa* тот же конус относительно слабый, гребнеобразной формы.

P^3 относительно крупный, с выпуклой наружной стенкой. Основной конус мощный, высокий, двувершинный. При средней степени стертости зуба двувершинность исчезает, и он приобретает форму массивного бугра, занимающего всю длину коронки. Хорошо развитый воротничок окружает коронку с трех сторон: спереди, лингвально и сзади, образуя иногда несколько цингулярных бугорков.

По форме и строению P^3 квабейская свинья отличается от представителей рода *Sus*, у которых P^3 сравнительно уже, воротничок развит сильнее и двувершинность главного конуса прослеживается чуть не до самого основания коронки зуба.

Строению верхнего третьего премоляра часто придают важное значение при классификации *Suinae*. Форма зуба, число вершин главного конуса и степень развития воротничка, особенно на передней поверхности зуба, — признаки, которые нередко служили основанием для выделения новых форм. Нам кажется, однако, что систематическое значение признаков P^3 явно преувеличено: они

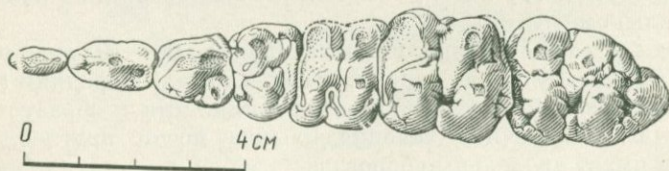


Рис. 45. *Protopithecus provincialis* (Gerv.) Верхние коренные зубы. Жевательная поверхность

испытывают довольно значительную изменчивость и могут быть использованы только в сочетании с другими особенностями зубов и всего скелета животного.

P^4 четырехугольной формы, чуть вытянутый в ширину. Зуб массивный, с выпуклой лингвальной и лабиальной поверхностями. Воротничок спереди и сзади развит хорошо. Передний (протокок) и задний (тритокок) конусы высокие и массивные. Они остаются обособленными до середины коронки. При средней стертости зуба оба конуса сливаются в один мощный, занимающий всю лингвальную часть зуба, конус. Внутренний конус крупный, высокий и острый. Фасетка между наружным и внутренним конусами относительно широкая и глубокая.

Существенно отличается квабейская свинья от представителей рода *Sus* и особенно от *S. scrofa* по строению последнего премоляра. P^4 у *S. scrofa* имеет относительно плоскую наружную поверхность, разделенную на две равные части узкой и глубокой вертикальной бороздой, соответствующей линии, разделяющей два главных наружных конуса.

Внутренний конус P^4 уже и несравненно слабее у квабейской свиньи.

Пилгрим (1926, стр. 22) отмечает у современных свиней двувершинность внутреннего конуса P^4 . Наши наблюдения не подтверждают этого. У современных представителей *Sus* и *Potamochoerus* внутренний конус на P^4 почти всегда одновершинный.

Воротнички на P^4 у квабейской свиньи хорошо развиты (почти не уступают в высоте внутреннему конусу). У *Sus* наружные конусы на P^4 почти одинаковых размеров и имеют одинаковые пропорции. У квабейской свиньи передний (протокок) конус все же сильнее заднего (тритокона).

Sus strozzii из виллафранкских отложений Италии имеет такое же строение P^4 , как *S. scrofa* (Адзароли, 1954, табл. XV, рис. 46).

Квабейская свинья по строению P^4 очень близка к *Propotamochoerus minor* и частично к *Microstonyx major* (Трофимов, 1954, стр. 75).

M^1 четырехугольной формы, иногда чуть вытянут в длину. Все четыре конуса представлены почти одинаково хорошо. Соединительный бугорок тесно примыкает к задней паре конусов и при средней степени стертости зуба соединяется с задне-внутренним конусом. У основания передней и задней стенок коронки развиты базальные образования (воротнички).

M^2 крупнее и массивнее первого моляра (табл. 56). Все четыре конуса хорошо развиты. Соединительный бугорок и воротничок имеют аналогичное с M^1 строение.

M^3 крупнее других коренных. Зуб спереди-назад постепенно суживается. Передний воротничок умеренно развитый. Талон короткий, массивный и однобугорчатый. Иногда с наружной сто-

роны между задне-наружным конусом и талоном, вследствие слияния базальных образований, появляется самостоятельный бугорок. Соединительных бугорков два: один помещается между основными конусами, а другой — между талоном и задней парой конусов.

По строению моляров квабебскую свинью трудно отличить от представителей родов *Sus*, *Potamochoerus* и *Dicoryphochoerus*. Можно только сказать, что у *Propotamochoerus* из Квабеби последний моляр более прост, чем у *Sus*, у которого он усложнен многочисленными добавочными бугорками и имеет более удлиненную форму.

Нижние резцы. Все три постоянных резца хорошо развиты, хотя I_3 уступает по размерам остальным двум.

У *Propotamochoerus* из Квабеби резец развит сильнее, чем у *Microstonyx*, *Sus* и *Potamochoerus*. Резцы имеют относительно плоскую поверхность с нижней стороны, а с верхней довольно высокий гребень. На верхушке резцов имеется довольно глубокая вырезка, благодаря которой при слабом стирании резцов на жевательной поверхности образуются две изолированные эмалевые петли.

Клыки: молочный клык (К-640) по форме и строению не отличается от постоянных, но имеет более мягкие очертания: он маленький, с заостренной верхушкой и сплюснутый с боков.

Постоянные клыки самцов очень крупные (длина 70—90 мм, ширина 27—34 мм), массивные и постоянно растущие (табл. XXVIII, фиг. 2). Они загнуты в стороны, вверх и отчасти назад, как бы повторяя направление верхних клыков. Две наиболее широкие (боковые) стенки клыка покрыты эмалью, а задняя стенка лишена ее. Именно эта стенка соприкасается с передней стенкой верхнего и подвержена стиранию. На эмали вдоль длины клыка имеются продольные бороздки, чаще едва заметные, но нередко довольно широкие. Поверхность стирания клыка (задняя сторона) обращена назад и отчасти наружу.

У самки клыки (К-976) относительно мелкие, более изящные, но по форме не отличаются от клыков самца.

У свиней различают (Майор, 1897) два типа строения нижних клыков — тип «verrucosus» и тип «scrofa». Первый тип характеризуется поперечно поставленной к продольной оси челюсти задней стенкой, которая в то же время является самой узкой из трех стенок клыка.

Второй тип клыка отличается от первого тем, что его задняя стенка поставлена косо к продольной оси челюсти и она шире наружной стенки.

У квабебской свиньи клыки явно типа «verrucosus» с обращенными более узкой стороной назад, а заостренным краем вперед.

По величине клыков квабебская форма очень близка к *Propotamochoerus*, *Potamochoerus* и *Sus*, но сильно отличается от *Mi-*

crostonyx, клыки которой не только уступают клыкам квабебской свиньи по размерам, но и отличаются по форме, уподобляясь скорее небольшим резцам (Трофимов, 1954, стр. 73).

Нижние коренные зубы (рис. 46, 47). Молочный (Pd_4) зуб узкий и длинный, трехдольчатый. В каждой доле по два маленьких конуса, которые даже при слабом стирании зуба сливаются, особенно передняя пара конусов.

P_1 почти всегда присутствует. Относительно маленький, однокорневой. Чаще всего этот зуб близко примыкает к клыку. Диаметр между S и P_1 всегда короче, чем между P_1 и P_2 .

P_2 небольших размеров (табл. 57). Главный конус довольно острый и высокий. Зуб имеет вздутые стенки и этим отличается от соответствующего зуба *Sus scrofa*. У передней кромки зуба развито маленькое утолщение, наподобие бугорка. В задней части зуба утолщение более отчетливое.

У *Sus scrofa* P_2 более плоский и утолщение почти не наблюдается. Кроме того, воротнички у современной формы впереди и сзади P_2 выражены несравненно резче.

P_3 крупнее и заметно шире предыдущего зуба (табл. 57). Главный конус высокий и острый. Передний край очень крутой, почти отвесный; задний относительно пологий и имеет режущий характер. В передней части зуба, у основания коронки, развиты две зазубринки незначительных размеров. На заднем крае, в верхушечной части, зазубрение более сильное, но на средней стадии стирания зуба оно исчезает.

На соответствующем зубе *S. scrofa* воротнички развиты несравненно сильнее, а талонид превращен в довольно мощный конус. На наружной стенке зуба впереди и особенно позади главного конуса развиты глубокие бороздки, что не наблюдается на третьем премоляре квабебской свиньи.

P_4 довольно крупный и массивный. По длине коронки последний предкоренной зуб иногда превосходит M_1 (табл. 57). Коронка зуба довольно высокая. Главный конус массивный и в верхушечной части двувершинный. При этом задняя вершина сдвинута вовнутрь. На среднестертом зубе вершины сливаются, образуя мощный конус. Талонид очень сильный, в основном одновершинный, но иногда (К-976) намечается раздвоение его вершины. На передней стенке воротничок представлен слабо, а на задней он окружает заднюю часть зуба. Только в одном случае (К-976) на наружной стенке зуб усложнен воротничковым образованием.

Исследователи придают большое значение строению последнего предкоренного зуба и часто на основании особенностей названного зуба выделяют новую таксономическую единицу суин. Своеобразное строение P_4 послужило в основном причиной выделения нового рода *Propotamochoerus* из местонахождения сиваликских холмов (Пилгрим, 1926, стр. 22—27).

Для *Propotamochoerus* характерны массивные и относительно гипсодонтные P_4 . Главный конус на этом зубе массивный, высокий и одновершинный, но иногда наблюдается раздвоение в верхушечной части. Передний склón зуба крутой. Передний добавочный конус часто рудиментарный или отсутствует вовсе.

M_1 относительно мелких размеров (табл. 57), почти прямоугольной формы. Все четыре конуса хорошо представлены; соединительный бугорок и талонид умеренных размеров.

M_2 имеет аналогичное с M_1 строение. Конусы высокие и массивные. Талонид относительно сильнее развит, чем на M_1 . Особых отличий от моляров рода *Sus* не заметно. Можно только отметить большую массивность конусов и относительно упрощенное строение M_1 и M_2 у квабейской свиньи.

M_3 длинный, постепенно суживающийся спереди назад. Конусы сильно развиты, особенно внутренние. Талонид длинный и мощный, в основном с одной вершиной. Соединительные бугры представлены довольно хорошо. У основания коронки воротничок развит весьма слабо, чем он и отличается от M_3 *Sus scrofa*.

Кости конечностей. *Плечевая кость* (humerus). Плечевая кость представлена только дистальным концом (рис. 48, табл. XXVIII, фиг. 4). Кость довольно массивная, нижний конец диафиза сильно сплюснен с боков. Надсуставные бугры сильно развиты; межблоковый желоб глубокий и узкий. Особых отличий от плечевой кости *Sus* мы не заметили.



Рис. 46. *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.). Нижние коренные зубы. Жевательная поверхность

Рис. 47. *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.). Нижние коренные зубы сбоку

Размеры (в мм): дистальная ширина 45; ширина суставной поверхности 37; наибольшая высота суставного блока 33; передне-задний поперечник кости 46.

Лучевая кость (radius). Лучевая кость представлена сильно разрушенным проксимальным концом, не обнаруживающим каких-либо особенностей.

Третья пястная кость (Mc III) (рис. 49, табл. XXVIII, фиг. 3).

Кость хорошей сохранности, средних размеров. Проксимальная суставная поверхность для os magnum вогнута спереди. Фасетка для сочленения с Mc IV маленькая и лежит под большим углом к продольной оси диафиза. Фасетка для unciforme четырехугольная, маленьких размеров и сильно приподнята над суставной поверхностью. Диафиз кости чуть сплюснутый спереди назад. Дистальный суставной валик относительно массивный. Средний гребень нижнего суставного валика чуть сдвинут медиально. Связочные ямки глубокие.

Размеры (в мм): наибольшая длина кости 71; ширина проксимального конца 25; передне-задний диаметр там же 22; ширина диафиза 18; ширина дистального конца 21; передне-задний диаметр там же 20.

Общие замечания. Квабебский пропотамохерус был животным средней величины, с довольно низким и относительно широким черепом. Лицевая часть у животного была относительно укорочена. Лобно-теменной отдел черепа сравнительно плоский;

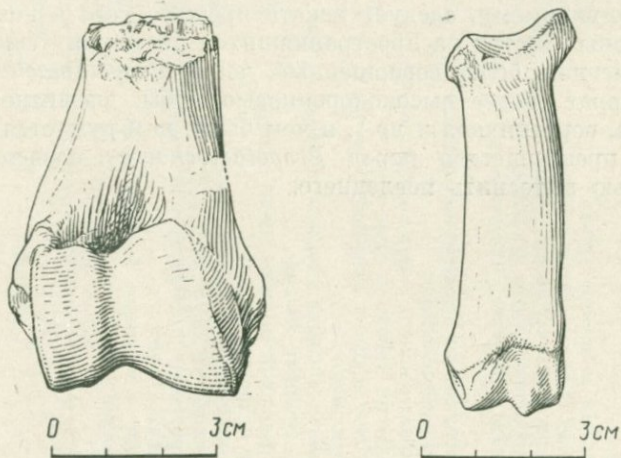


Рис. 48. *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.). Дистальный отдел плечевой кости

Рис. 49. *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.). Третья пястная кость

лобно-лицевой профиль слегка вогнут; глазницы маленькие, расположены высоко. В целом череп с незначительно расходящимися скуловыми дугами имел укороченно-клинообразную форму. Зубы довольно брахиодонтные; самцы с мощными клыками.

Относительно короткое рыло и низкокоронковые зубы квабеской свиньи, возможно, свидетельствуют о том, что она питалась в основном сочной и мягкой пищей и что рытье не было для нее главным способом добывания пищи, хотя она и обладала довольно мощными клыками и, судя по глубоким лицевым ямкам, довольно сильными главными лицевыми мускулами. Думается, что основное назначение мощных клыков у квабеской свиньи заключалось не в добывании пищи. Мощные клыки, по-видимому, только у самцов указывают, быть может, на то, что они служили, как и у современных свиней, перигамическими образованиями.

Пропотамохерусы впервые появились в Индии в начале плейстоцена и, по-видимому, очень быстро расселились. Пути их прохода в Европу, вероятно, лежали через Переднюю Азию и Закавказье. Темпы их исторической миграции не были особенно высокими (проникновение на Кавказ и в Европу только в верхнем плейстоцене). На пути миграции им приходилось, должно быть, преодолевать не только обширные пространства, где засушливые области занимали отнюдь не последнее место, но и естественные преграды в виде относительно высоких гор и больших рек.

Как известно, *Propotamochoerus*, давший начало новому роду *Potamochoerus*, в конце плейстоцена совершенно вымер. Причину этого, по-видимому, следует искать прежде всего в конкуренции со стороны быстро распространившихся настоящих свиней (род *Sus*), имевших более совершенный, чем у *Propotamochoerus*, зубной аппарат (более высококоронковые зубы, развитие мощных бугорков, воротничков и др.), в чем было, нам думается, существенное преимущество перед *Propotamochoerus*, позволившее им полностью вытеснить последнего.

Таблица 54
Промеры (в мм) и индексы черепа

№	Промеры	<i>Propotamochoerus provincialis</i> Квабеби				<i>P. pro-</i> <i>vinc.</i> <i>minor</i>	<i>P. iligi-</i> <i>nosus</i>	<i>Sus stozzii</i>
		К-15	К-974	К-30	К-975			
1	Основная длина	320	280	—	—	—	—	357—385
2	Длина от вершины рыла до затылочного гребня	ок. 390	315	—	—	—	—	441—478
3	Наибольшая ширина черепа в скуловых дугах	—	195	—	—	—	—	—
4	Ширина лба (в области надглазничных отростков)	100	109	ок. 115	ок. 104	—	83	95—99
5	Наименьшая ширина между гребнями теменных костей	28	ок. 30	—	—	—	—	—
6	Ширина носовых костей в наиболее узком месте	ок. 38	34	ок. 40	—	—	—	—
7	Ширина нёба на переднем крае М ³	—	—	36	30	—	—	—
8	То же на переднем крае Р ²	—	—	41	34	—	—	—
9	Высота черепа от basion до середины затылочного гребня	ок. 90	110	—	—	—	100	155—156
10	Высота черепа в затылочной области	—	ок. 200	—	—	—	—	245
11	Высота глазницы (наименьшая)	—	40	—	—	—	—	—
12	Наибольшая длина глазницы	40	40	—	41	—	—	—
13	Длина мозговой части черепа	ок. 80	ок. 85	—	—	—	—	—
14	Длина лицевой части черепа	305	240	—	—	—	—	—
15	Ширина резцового отдела	45	40	—	—	—	—	—
	Индексы:							
	13 : 1	25	30,3	—	—	35,5	—	28,0 *
	14 : 1	95,3	85,7	—	—	86,4	—	87,8 *
	4 : 1	31,2	38,2	—	—	—	—	29,2 *
	9 : 1	28,1	38,5	—	—	37,1	—	40,2; 43,7

* Вычислены по рисункам Адзароли (1954).

Таблица 55

Промеры нижней челюсти (в мм)

№	Промеры	<i>Protopatachoerus provincialis</i> Квабеби				
		К-15	К-974	К-31	К-38	К-32
1	Полная длина от вершины симфиза до прос. condyloideus	—	220	—	—	—
2	Премолярная длина (передний край P ₂ — gonion caudale)	—	179	—	—	—
3	Длина горизонтальной ветви от вершины симфиза до заднего края M ₃	187	170	160	161	—
4	Ширина челюсти в суставных головках	—	ок. 85	—	—	—
5	Наибольшая высота челюсти	—	125	—	—	—
6	Высота горизонтальной ветви перед P ₂	46	52	43	—	54
7	То же перед M ₃	47	48	42	—	—
8	Наибольшая толщина горизонтальной ветви	ок. 40	37	30	25	—
9	Длина симфиза снизу	79	77	65	—	82
10	Ширина челюсти на уровне P ₄	110	87	79	—	87
11	То же на уровне M ₃	—	100	97	—	—
12	Расстояние между внутренними краями альвеол клыков	50	45	34	—	40

Промеры верхних коренных зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Propotamochoerus provincialis</i> Квабеби			<i>P. hy-</i> <i>sudricus</i>	<i>P. minor</i>	
		Череп К-975	Изолированные зубы	Череп К-30	По Пил- гриму (1926)	По Адзароли (1954)	
1	P ¹ { длина ширина	10 5	— —	— —	— —	— —	
2	P ² { длина ширина	13 8	13,5 9	13,5 8	12 8,5	15 12	— —
3	P ³ { длина ширина	14,5 12	14 12	15 12,5	13,5 13,5	14 13	— —
4	P ⁴ { длина ширина	13,5 17	13 17	13,5 16,5	13 17	13 15	— —
5	M ¹ { длина ширина	16 18	18 17	24,5 21	13 17,5	15 14	— —
6	M ² { длина ширина	24 21	22 21	23 21	22 22	18 14	20,18; 20,6 17,4; 18,5
7	M ³ { длина ширина длина талона	30 22 6,5	31 20 6,5	31 22 6	29,5 21,5 5,5	30 22 —	— — —
8	Длина ряда ко- ренных зубов	106	— —	— —	103	107	107
9	Длина премо- ляров	41	— —	— —	39	42	
10	Длина моляров	66	— —	— —	64	63	60—61,5
	Молярно-пре- молярный ин- декс	160,9	— —	— —	164,1	—	

Таблица 57

Промеры нижних коренных зубов (в мм)

№	Промеры	<i>Propotamochoerus provincialis</i> Квабеби			по Пилгриму (1926)		<i>P. prov. minor</i> по рисункам Денере (1890)
		В челюсти К-31	В челюсти К-38	Изолированные зубы	<i>Propot. salinus</i>	<i>Propot. hysudricus</i>	
1	P ₁ {	длина	9,5	7,5	—	—	—
		ширина	5,5	5	—	—	—
2	P ₂ {	длина	11	11	14	—	15
		ширина	6,5	6	8	—	—
3	P ₃ {	длина	14,5	15	14	—	19
		ширина	9	9	8	—	—
4	P ₄ {	длина	16	18	15,5	—	17
		ширина	11,5	11,5	11,5	—	—
5	M ₁ {	длина	14	18	16	—	15
		ширина	14	13	14	—	—
6	M ₂ {	длина	19,5	24	21	—	20
		ширина	20	17,5	17	—	—
7	M ₃ {	длина	32	33	33	—	34
		ширина	19,5	20	19,5	—	—
		длина та- лониды	11	12	10	—	—
8	Длина ряда коренных зубов	106	118	—	—	121	—
9	Длина премоляров	41	44	—	—	51	42
10	Длина моляров	65	74	—	—	69	—
	Молярно-премолярный индекс	158,5	168,1	—	—	—	—

Eucladoceros sp.

Рис. 50, 51; табл. XXIX, фиг. 1, 2

Материал. Три фрагмента черепа (K-592, K-595, K-192), два незначительных обломка рога (K-593, K-717) и полная плюсневая кость (K-1021).

Описание и сравнение. Из имеющихся в коллекции черепов один (K-192) сильно деформирован (рис. 50, табл. XXIX, фиг. 1). От черепа сохранились лишь зароговой отдел и короткие массивные пеньки рога. Два других фрагмента представляют собой основания рога с прилежащими лобной и теменной частями черепа, принадлежащие, очевидно, молодым особям. Судя по фрагментарному деформированному черепу, квабейский олень был скорее крупным животным, обладающим довольно мощными и массивными рогами.

Зароговая часть черепа умеренной длины (около 115 мм), со слабовыпуклой дорсальной поверхностью; затылочный гребень резко выражен; затылочные мыщелки крупные, широкие, сильно выдающиеся.

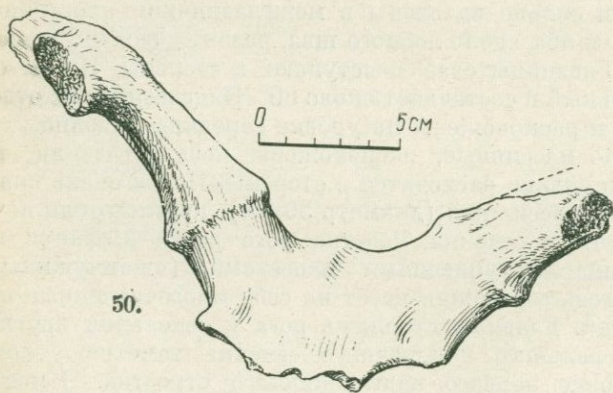
Basioscapitale относительно длинный, клиновидной формы: широкий в задней части и резко суженный спереди. Срединная часть основной кости сильно вдавлена, а передние бугры хорошо развиты.

Лобные кости сильно вдавлены в межглазничном пространстве. В задней части лба, вдоль лобного шва, развит довольно рельефный гребешок. Глазницы слабо выступают в стороны. Излом ось черепа значительный и составляет около 80°. Надглазничные отверстия маленькие и расположены на уровне середины глазниц.

Рога довольно массивные, расположены позади глазниц, наклонены назад и сильно расходятся в стороны. Пенек очень короткий (20—30 мм), массивный (диаметр 50 мм), круглого или почти круглого поперечного сечения. Розетка рога резко выдается над пеньком и усеяна выступающими наростами («жемчужины»). Поверхность рогового стержня несет на себе многочисленные продольные бороздки. Главный стержень рога у основания круглого или продольноовального поперечного сечения, заметно уплощающийся на уровне первого надглазничного отростка. Имеется только один надглазничный отросток, слабо уплощенный с боков и направленный своим основанием вперед и чуть наружу. Этот отросток расположен на некотором расстоянии выше розетки (47—52 мм). За надглазничным отростком (выше) стержень продолжает отклоняться назад и наружу.

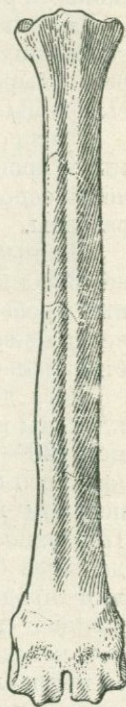
Плюсневая кость хорошей сохранности, высокая и стройная (рис. 51, табл. XXIX, фиг. 2, табл. пром. 58). Диафиз кости заметно уплощен с боков. Вдоль передней поверхности развит относительно широкий и глубокий желоб, уходящий над дистальным блоком под мостик сосудистого отверстия. Задняя поверхность диафиза сильно вогнута в верхней части и слабо уплощена в нижней четверти. Проксимальная суставная поверхность по форме и расположению фасеток не отличается от соответствующей поверхности настоящих оленей.

Квабейская форма сильно отличается от родов *Alces* Gray, *Pseudalces* Fleg. и *Tamandaces* Ver. (Соколов, 1953; Флеров, 1962б; Верещагин, 1957) большим изломом оси черепа и совершенно иным строением роговых отростков. Отличия от *Megaloceros* Brookes сводятся к относительно мелким размерам квабейского животного, более высоким расположением надглазничного отростка рога и стройностью плюсневой кости. Многие сближает квабейскую форму с представителями рода *Cervus* L., особенно с его плиоценовыми видами (*C. ramosus*, *C. perrieri*, *C. philisi* и др.), однако нашу фор-



50.

Рис. 50. *Eucladoceros* sp. Фрагмент черепа



51.

Рис. 51. *Eucladoceros* sp. Плюсневая кость

му от сравниваемых с нею оленей отличают относительно большой угол излома оси черепа, более высокое положение надглазничного отростка рога, более открытый угол между основаниями надглазничного отростка и стержня рога, а также относительная стройность плюсневой кости (табл. 58).

Т а б л и ц а 58
Промеры (в мм) и индексы плюсневой кости

№	Промеры	<i>Eucladoceros</i> sp. Квабеби	<i>Cervus ramosus</i>	<i>C. philisi</i>
			по Вире (1954)	
1	Полная длина кости	303	224—244	242—252
2	Проксимальная ширина	43	24,5—28	28—30,2
3	Передне-задний диаметр там же	45	—	—
4	Ширина диафиза	26	16—17	18,8—20
5	Передне-задний диаметр	30	—	—
6	Дистальная ширина	48	28—31	33—34
7	Передне-задний диаметр там же	31	—	—
	Индекс проксимальной ширины 2 : 1	14,1	11—11,5	11,1—13,6
	Индекс дистальной ширины 6 : 1	15,8	12,6—12,8	13,1—13,8

Квабебский олень, пожалуй, наиболее близок к плиоценовым сложнорогим оленям рода *Eucladoceros* Falc. (= *Euctenoceros* Trouess.), с которым он сходен как по размерам и строению роговых отростков, так и общими пропорциями плюсневой кости. Мы склонны, в частности, усматривать тесную близость квабебской формы к *Eucladoceros senezensis* Der., с которым у него много общего в строении рогов. Эти общие признаки: круглое поперечное сечение базальной части стержня рога, относительно низкое положение надглазничного отростка, почти вертикальное положение надглазничного отростка по отношению к основному стержню, вследствие чего угол между отростком и стержнем почти всегда близок к 90°, а также одинаковые пропорции плюсневой кости. Тем не менее от полного отождествления сравниваемых видов мы пока воздерживаемся из-за скудости и фрагментарности материала по сложнорогим оленям из Квабеби.

Общие замечания. *Eucladoceros* из Квабеби, несомненно, крупный олень, характеризующийся большим изломом оси черепа, значительной вдавленностью лба в межглазничном пространстве, относительно сильным расхождением пеньков в стороны, короткими и массивными пеньками, умеренно низким расположением надглазничного отростка и довольно стройными конечностями.

ми. Сближение этой формы, по крайней мере условно, с *E. senezensis*, нам представляется достаточно обоснованным. Следует заметить, впрочем, что вслед за Вире (1954, стр. 122) мы принимаем *E. senezensis* в широком смысле, отождествляя с ним виды *E. tetraceros*, *E. tegulensis*, *E. ctenoides* и др.

Сложнорогие олени встречаются в составе верхневиллафранкского фаунистического комплекса и приурочены в основном к отложениям верхнеплиоценового возраста Европы и Азии (Депере, 1890; Вире, 1954; Верещагин, 1957; Куртен, 1963; Громова, 1965).

На территории Советского Союза достоверные остатки сложнорогого оленя (*E. pliotarandoides*) известны только из галечников Псекупса (Громов, 1848). Отнесение остатков крупного оленя из Цимбала и Капустиной балки Таманского полуострова к *Eucladoceros* (Верещагин, 1957) В. И. Громовой ставится под сомнение (Громова, 1965, стр. 87).

Наличие сложнорогого оленя в составе квабебского фаунистического комплекса, близкого по общему облику и составу к русильонской фауне, заставляет думать, что появление этих оленей произошло не в конце верхнего плиоцена, как было принято думать раньше, а скорее в среднем плиоцене, возможно, к концу среднего плиоцена. Быстро расселившись по всему континенту, эта форма, по-видимому, достигла расцвета в позднем плиоцене.

Род *Pseudalces* Flerov, 1962

Pseudalces sp. (?)

Рис. 52—55; табл. XXIX, фиг. 3—5

М а т е р и а л. Фрагмент черепа (К-657) с обломанным лицевым отделом, фрагмент верхней челюсти (К-1022) с P^3-M^3 , нижняя челюсть (К-1020), фрагмент нижней челюсти (К-1023) M_1-M_3 ; фрагмент нижней челюсти с P_4-M_3 (К-157), фрагмент нижней челюсти с сильностертыми P_3-M_2 (К-29) и восемь изолированных нижнекоренных зубов.

Описание и сравнение

Фрагмент черепа представляет собой заглазничную часть черепа с хорошо сохранившимися лобным, теменным и височными отделами (рис. 52, табл. XXIX, фиг. 3); затылочная часть черепа значительно повреждена. От лицевой части черепа остались лишь верхнечелюстные кости с P^3-M^3 правой стороны и M^2-M^3 с левой.

Череп крупный (ширина черепа в области глазниц 182 мм), но все же значительно уступает по размерам *Pseudalces* Fler. из косякинского песчанистого карьера (Флеров, 1962б). Заглазничная часть черепа короткая и резко суживающаяся к затылочному отделу. Теменные гребни сильно выражены, заметно приподняты

над дорсальной поверхностью мозгового отдела и резко отграничивают последний от височных впадин. Теменные гребни, сливаясь с затылочными, образуют приподнятый барьер вокруг мозговой части черепа. Теменная часть дорсальной поверхности черепа сильно вздута. Линия профиля затылочного гребня скорее выпукла кверху, в противоположность вогнутой у *Pseudalces* Fler. и *Alces* L.

Череп лишен рогов, но позади глазниц имеются шишкообразные бугры, свидетельствующие, может быть, о том, что он принадлежит самке и что самцы имели рога. Лоб на уровне глазниц сильно вдавлен. Надглазничные отверстия маленькие: этмоидальные щели, по-видимому, имеются. Глазницы умеренно выступают в стороны.

Затылочные мыщелки, судя по сохранившимся половинам, широкие, заметно выступающие назад. *Basioccipitale* относительно короткая, с незначительным сужением впереди и сильно развитыми передними буграми. Базисфеноид длинный, узкий с незначительным желобком в задней части. Яремный отросток обломан почти у основания. Овальное отверстие крупных размеров и расположено впереди парных бугров основной кости.

Крыловидный отросток короткий, своим тупым концом направлен вперед и вниз. Основание крыловидного отростка продолжается за овальное отверстие. Круглое отверстие крупное, имеет форму вытянутого овала. Височные ямки довольно обширные и глубокие. Обращает на себя внимание отсутствие на нашем черепе излома оси черепа. Этот признак из червид свойствен только представителям рода *Alces*.

Нижняя челюсть. Имеется только одна горизонтальная ветвь нижней челюсти (K-1022) более или менее удовлетворительной сохранности и несколько фрагментов. Весь этот материал нами условно отнесен к *Pseudalces*.

Нижняя челюсть низкая (рис. 53), относительно длинная и широкая. Лабиальная поверхность заметно выпукла, а лингвальная выпукла в верхней половине и вогнута в нижней. Диастема умеренной длины.

Верхние коренные зубы. Зубы крупные (табл. 59), мезогипсодонтные, с кулисообразным расположением (рис. 54, 55, табл. XXIX, фиг. 4). Коронки слабо суживаются к вершинам. Стили и ребро хорошо развиты, особенно на молярах. Добавочные бугорки на заднекоренных слабо развиты. Палеомериковая складка отсутствует. На задне-наружной стороне третьего моляра имеется подобие складки, напоминающее карманообразную складку *Alces* (Соколов, 1959, стр. 240).

Нижние коренные зубы. Зубы относительно крупные (табл. 60), мезогипсодонтные. Слаборазвитые столбики и воротнички имеются на заднекоренных зубах. На премолярах все лопасти открыты и не намечается обособления долек, характерного для P_4 современных лосей.

Сравнение квабейского псевдолоса с ископаемыми и современными родами подсемейства выявило существенные отличия между ними. От рода *Cervus* L. квабейская форма отличается резко выраженными теменными и затылочными гребнями, значительной выпуклостью дорсальной поверхности зороговой части черепа, а также отсутствием излома оси черепа и слезной ямки. Те же признаки отличают квабейскую форму от представителей родов *Megaloceros* Brookes и *Eucladoceros* Falc.

К *Alces* Gray квабейский псевдолось приближается в основном общей конфигурацией мозгового отдела и отсутствием излома оси черепа, но отличаются они друг от друга такими существенными признаками, как сильно выраженные у *Pseudalces* затылочный и теменной гребни, более резкое сужение зороговой части черепа, относительно высококоронковые зубы и отсутствие на них палеомериксовской складки. Почти те же признаки отличают от нашей формы *Cervalces* Scott и *Libralces* Azzaroli, которые очень близки по строению черепа и зубов к *Alces* L. (Адзароли, 1952).

Ничего не известно о строении черепа нижнеплейстоценового таманского лоса — *Tamanalces caucasicus* Ver., который, судя по строению фрагмента лобной кости и обломка рога, все же более близок к настоящим лосям (Верещагин, 1957, 1967).

Наибольшую близость квабейский псевдолось обнаруживает, пожалуй, к среднеплиоценовому *Pseudalces mirandus* Fleg., описанному из косякинского песчаника (Флеров, 1962б). Объединяют эти

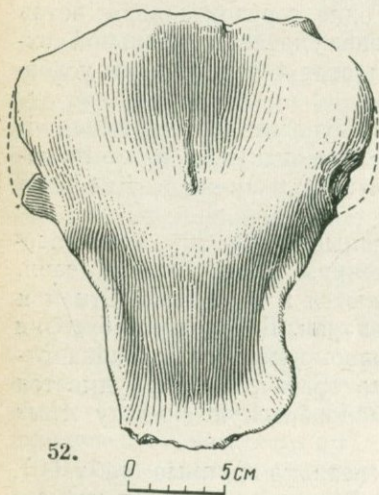


Рис. 52. *Pseudalces* sp. Фрагмент черепа сверху

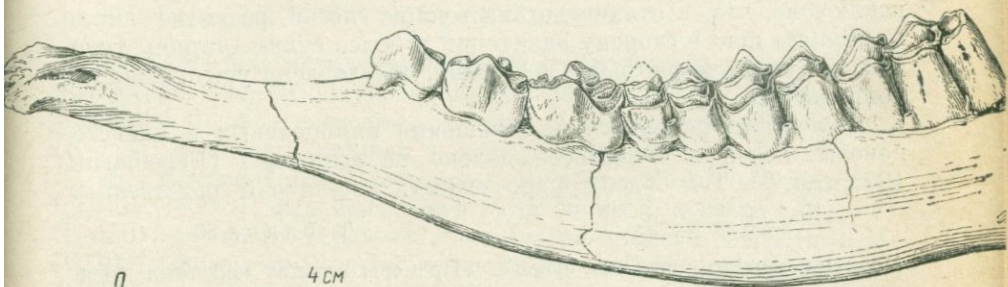
Рис. 53. *Pseudalces* sp. Нижняя челюсть

Рис. 54. *Pseudalces* sp. Верхние коренные зубы

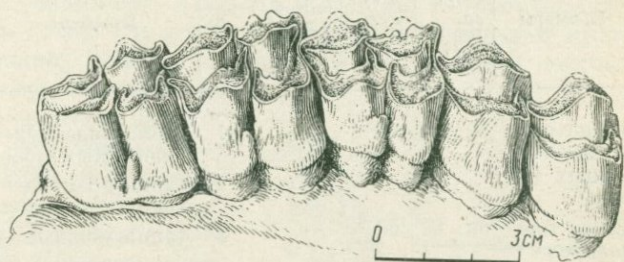
Рис. 55. *Pseudalces* sp. Верхние коренные зубы. Лабальная сторона

две формы следующие признаки: сильное сужение зароговой части черепа, слабое выступание глазниц в стороны, строение дорсальной поверхности зароговой части черепа и почти сходные размеры и строение верхнекоренных зубов. Наряду с этим имеются между ними и заметные различия. Это прежде всего валообразное строение межрогового пространства у *P. mirandus*, слегка опущенный затылок и большие надглазничные отверстия (Флеров, Шевырева, 1963).

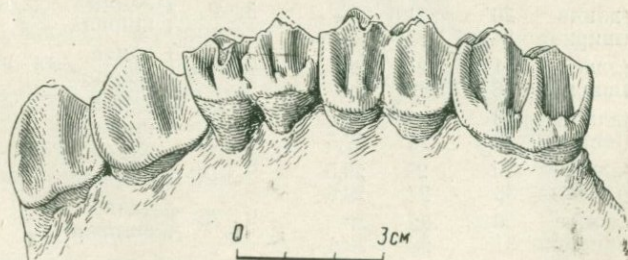
Из приведенного сравнения становится очевидным, что квабескую форму трудно отождествить с каким-либо из известных родов, но, учитывая явное сходство в строении черепа и зубов с



53.



54.



55.

Pseudalces Fler., мы решаемся условно отнести ее к этому роду. Заметим, впрочем, что у квабевской формы лосиных черт все же больше, чем у псевдолося из косякинского местонахождения фауны млекопитающих.

Общие замечания. По К. К. Флерову и Н. С. Шевыревой (1963, стр. 122), *Pseudalces mirandus* экологически был связан с влажной стацией и преимущественно питался лиственной и веточным кормом. По-видимому, сходная обстановка существовала и в районе захоронения квабевской фауны, что вполне согласуется с общим фаунистическим обликом Квабеби. Однако довольно высокие коронки псевдолося наводят на мысль, что он мог жить и в условиях саванн и питаться относительно жестким кормом. Не исключено, что, в отличие от настоящих лосей, развитие линии *Pseudalces* шло в сторону адаптации к более сухим стациям условий обитания, чем и было, возможно, обусловлено увеличение коронки зубов.

Филогенетические взаимоотношения плиоценовых и плейстоценовых лосей и оленелосей далеко не выяснены (Верецагин, 1967, стр. 6). Тем более трудно сказать что-либо о родственных

Таблица 59

Промеры верхних коренных зубов
(в мм)

№	Промеры	<i>Pseudalces</i> sp. Ква- беби	<i>Alces</i> <i>alces</i> L.	<i>Pseudalces</i> <i>miran-</i> <i>dus</i> Кося- кино
1	Длина ряда верхнекоренных зубов	ок. 146	145	—
2	Длина премоляров	ок. 60	66	—
3	Длина моляров	88	82	88
4	P_3 { длина ширина	20 24	21,5 25	— —
5	P_4 { длина ширина	21 26	21,5 27	29 29
6	M_1 { длина ширина	28 30,5	28 25	28 27,5
7	M_2 { длина ширина	30 33	29 27	29,5 29,5
8	M_3 { длина ширина	30 31	29 28	30 29,5

Таблица 60

Промеры нижних коренных зубов
(в мм)

№	Промеры	<i>Pseudalces</i> sp. Ква- беби	<i>Alces</i> <i>alces</i> L.
1	Длина ряда нижнекоренных зубов	126	158
2	Длина премоляров	51	66
3	Длина моляров	75	92
4	P_2 { длина ширина	15,5 8	18
5	P_3 { длина ширина	19 11	24 —
6	P_4 { длина ширина	19 12	27 —
7	M_1 { длина ширина	19 14	28 —
8	M_2 { длина ширина	21 15	28 —
9	M_3 { длина ширина	29 16	39 —

связях квабеской формы, представленной фрагментарным черепом. По-видимому, прав Верещагин (там же), отрицая прямую филогенетическую связь современных лосей с плиоценовыми формами. Нам кажется маловероятным также филогенетическое родство настоящих лосей со сложнорогими оленями, формирование которых, по-видимому, происходило если не позже, то, во всяком случае, не раньше предковой для настоящих лосей группы.

Род *Procapreolus* Schlosser, 1924

Procapreolus sp

Рис. 56; табл. XXXI, фиг. 3

Материал. Незначительный фрагмент черепа с правым роговым отростком (К-594); верхние коренные зубы (P^4-M^2); изолированный M^1 ; фрагмент нижней челюсти с сильностертыми P_2-M_3 (К-154); фрагмент нижней челюсти со среднестертыми P_2-M_2 (К-95); фрагмент левой ветви нижней челюсти с сильностертыми P_4-M_2 (К-148); фрагмент левой ветви нижней челюсти с M_1-M_2 (К-150); фрагмент горизонтальной ветви нижней челюсти с M_1 (К-103); фрагмент нижней челюсти со слабостертыми M_2-M_3 (К-102); изолированный M_2 (К-166).

Описание и сравнение. Фрагмент приротовой части черепа с обломанным роговым отростком (рис. 56, табл. XXXI, фиг. 3). Рог, по-видимому, длинный и тонкий. Роговой пеньек заметно отклонен назад. Он относительно длинный и имеет круглое поперечное сечение. Розетка слабоорельефная, усеянная жемчужинами и частично нависающая над пеньком. Рог почти круглого сечения с незначительным сужением спереди и довольно многочисленными продольными бороздками. Выросты и бугры отсутствуют. Судя по имеющимся фрагментам рога, по-видимому, надглазничный отросток отсутствовал. Стержень рога заметно наклонен вперед и образует с осью пенька тупой угол.

Верхние коренные зубы.
В коллекции имеются лишь

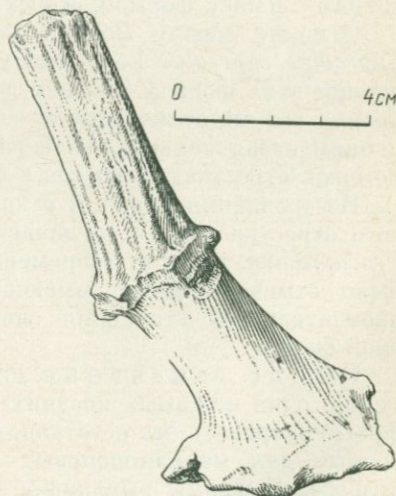


Рис. 56. *Procapreolus* sp. Фрагмент рога

P²—M² (K-100), но хорошей сохранности. Коронка коренных зубов, скорее всего, мезогипсодонтная, заметно суживающаяся к верхушке. Стенки эмали слабоморщинистые. Палеомериксовая складка слабо выражена или отсутствует вовсе. Ребра и стили хорошо развиты, особенно передние. Добавочные столбики относительно высокие, но хрупкие. У основания коронок имеются воротнички.

Нижние коренные зубы. Имеются несколько фрагментов нижней челюсти. На некоторых фрагментах сохранились почти полные ряды коренных зубов. Зубы мезогипсодонтные. Стили и ребра умеренно развиты. Наружные добавочные столбики между полулуниями хорошо представлены и при сильной стадии стирания зуба образуют изолированные замкнутые кружочки поверхности стирания. На заднекоренных зубах всегда присутствуют воротнички.

Как видно из перечня материала, квабевская форма представлена весьма скудными фрагментарными остатками, что, естественно, затрудняет ее видовое определение.

Сравнение *Procapreolus* sp. из Квабеби с известными миоценовыми представителями рода *Procapreolus*, а также с современным *Capreolus* дает следующую картину.

Квабевская форма отличается от *P. latifrons* Schlosser (1924) относительно более изящным и тонким роговым отростком, менее развитой розеткой, бóльшим отклонением пенька назад и сравнительно слабо выраженными добавочными элементами на коренных зубах.

В основном те же признаки отличают квабевскую форму от эоценовой *P. ukrainicus* Korot. (1965) и плиоценовой *P. cusanus* Cr. et Job. (1828), хотя у последней все же относительно больше общего с нашей формой, особенно в строении коренных зубов.

Отличия между *Procapreolus* sp. из Квабеби и современным *Capreolus capreolus* L. не так уж существенны, но для отождествления этих форм у нас нет достаточных оснований. Квабевская козуля все же отличается от современной более заметным отклонением назад пенька, менее развитой розеткой и отсутствием на роговых отростках выростов и бугров.

Из сравнения видно, что квабевская форма по строению рогового отростка заметно отличается как от ископаемых видов рода *Procapreolus*, так и от современной *Capreolus capreolus* L., но, как было отмечено выше, имеющийся материал недостаточен для окончательного уточнения систематического положения квабевской формы.

Общие замечания. *Procapreolus* sp. из Квабеби, несомненно, один из самых поздних представителей рода. Несмотря на фрагментарность его остатков, можно заметить все же, что характерные для миоценовых представителей рода признаки у квабевской формы выражены значительно слабее либо утрачены

вовсе. На это указывают прежде всего более стройная форма рогового отростка квабеевской формы, относительно слабое развитие добавочных столбиков и других базальных образований на ее коренных зубах, почти полное исчезновение палеомериксовой складки, а также относительное увеличение у нее высоты коронки коренных зубов.

О филогенетических связях квабеевской косули трудно что-либо сказать. Вполне допустимо, что при более полном материале удалось бы подтвердить если не полное тождество, то во всяком случае довольно близкое родство с плиоценовой *P. cusanus*.

Род *Protoryx* Major, 1891

1891. *Protoryx* Major, Cons. Nouv. Acad. Sci. Paris, CXIII, p. 608.

1904. *Pseudotrachus* Schlosser, Beitr. Paläont. Geol. Oest.-Ung., XVII, S. 31, Taf. X, f. 1—8.

1926. *Microtragus* Andree, Palaeontographica, LXVII, S. 150, Taf. XIV, f. 2, 5, 6.

1936. *Leptotrachus* Bohlin, Ark. Zool., XXVIII, N 18, S. 13, t. 1.

Типовой вид. *Protoryx carolinae* Major 1891; нижний плиоцен, Самос, Греция.

Диагноз¹. Размеры животного резко варьируют от небольшой величины до крупного (длина зароговой части черепа 70—99 мм; ширина черепа в глазницах 75—150 мм). Череп относительно высокий, с хорошо развитым мозговым и лицевым отделами. Зароговая часть черепа узка и вытянута в длину: длина зароговой части всегда больше длины лобной зоны. Профиль зароговой части почти прямой. Угол излома оси черепа около 50°. Профиль лобно-лицевой части слегка вогнутый или относительно прямой. Глазницы большие, круглые и умеренно выступающие в стороны. Роговые отростки длинные, массивные, сближены основаниями, расположены непосредственно над глазницами, круто поставлены, относительно прямые или дугообразно загнуты, мало или умеренно расходятся, с продольноовальным поперечным сечением. Зубы брахиодонтные или мезогипсодонтные; P₄ с открытыми долинками.

Сравнение. Строение и расположение роговых отростков описываемой квабейской антилопы не оставляют сомнения в том, что она принадлежит к группе лошадиных антилоп, но гораздо труднее определить ее родовую принадлежность. Дело осложняется тем, что среди ископаемых лошадиных антилоп ряд форм выделен в самостоятельные роды, обладающие, однако, признаками, которые частично или полностью перекрывают друг друга. Так, нам кажется, что роды *Protoryx* Major, *Pseudotrachus* Schlosser, *Leptotrachus* Bohlin, *Microtragus* Andree и, возможно, *Paraprotoryx* Bohlin не обнаруживают достаточно существенных отличий друг от друга. Указываемые обычно различия между ними скорее видовые, чем родовые.

Совершенно ясны отличия квабейской антилопы от современных *Hippotragus*, *Oryx* и *Addax*, которые к тому же резко обособлены от всех прочих ископаемых Hippotraginae благодаря хорошо выраженным стилям, ребрам и добавочным столбикам у них на коренных зубах.

¹ Составлен по работам Андре (1926), Пилгрима и Хопвуда (1928), Болина (1935), Соколова (1953) и частично дополнен нами.

Перечисленные элементы особенно сильно выражены у *Hippotragus* Sund., тогда как у ископаемых форм они представлены весьма слабо или совершенно отсутствуют.

Кроме того, квабейская антилопа отличается от *Hippotragus* меньшими размерами, менее гипсодонтными зубами и овальным поперечным сечением рога, в противоположность продольноовальному у *Hippotragus*.

Более существенны различия между квабейской антилопой и представителями рода *Addax* Rafin., проявляющиеся как в строении черепа, так и роговых отростков. В противоположность квабейской антилопе, у которой длина зароговой части черепа если не больше, то во всяком случае равна длине лобной зоны, у *Addax* зароговая часть черепа сильно укорочена и едва составляет 60—62% длины лобной зоны. Кроме того, у *Addax* совершенно иное строение и расположение роговых отростков. В частности, у нее роговые отростки значительно сдвинуты основаниями назад за глазницы и гетеронимно свернуты.

От современных сернобыков (*Oryx* Bl.) квабейский *Protoryx* отличается в основном мелкими размерами, более длинным зароговым отделом черепа и саблеобразно загнутыми, овального поперечного сечения роговыми отростками, в противоположность стройным, прямым круглого поперечного сечения роговым отросткам представителей *Oryx* Bl.

От древнейшего представителя группы, миоценового и плиоценового *Tragoreas* Schlos., квабейская антилопа отличается прежде всего сильным изломом оси черепа, более уплощенным лбом и саблеобразно загнутыми роговыми отростками, в отличие от почти прямых и сильно наклоненных назад роговых отростков у сравниваемой миоплиоценовой формы.

Почти те же признаки отличают квабейскую форму от сиваликского *Sivoryx* Pilg., у которого, как и у *Tragoreas*, зароговая часть черепа расположена почти горизонтально к плоскости лба (у описываемой антилопы из Квабеби излом оси черепа составляет около 50°). Кроме того, у *Sivoryx*, в отличие от нашей антилопы, относительно гипсодонтные зубы усложнены добавочными столбиками.

Самосский род *Pachitragus* Schlos. имеет много общих черт в строении черепа с квабейской антилопой, но кили у него на роговых стержнях, а также треугольное поперечное сечение роговых отростков, что исключает возможность сближения между собой этих форм.

Protoryx из Квабеби не может быть сближен и с *Palaeoryx* Gaudry, у которого зароговая часть черепа относительно укорочена и имеет сильно наклоненные назад, почти прямые и сравнительно короткие, но массивные роговые отростки.

Мало общего между квабейским *Protoryx* и китайским *Sinoryx* Teil. et Gras., по крайней мере, в строении роговых отростков, а

также лицевого отдела черепа (зароговая часть черепа *Sinoryx* неизвестна). У *Sinoryx* лобная часть черепа довольно широкая и плоская; роговые отростки широко расставлены основаниями, сильно расходятся в стороны, имеют довольно глубокие продольные борозды и почти круглое поперечное сечение (Тейяр де Шарден, Труссар, 1939, стр. 39).

Квабескую антилопу отличают от *Olonbulukia* Bohl. главным образом сближенные в основаниях роговые отростки (в отличие от широко расставленных у *Olonbulukia*) и отсутствие кила на роговых стержнях (Болин, 1937).

На наш взгляд, вполне справедливо сомнение, высказанное И. И. Соколовым (1953, стр. 220) по поводу включения китайских родов *Prosinotragus* Bohl. и *Sinotragus* Bohl. в подсемейство *Hiprottraginae*. Для обеих форм характерно заметное укорочение зарогового отдела черепа, короткие и массивные, гомонимно скрученные, снабженные заостренными киями роговые отростки. Все эти признаки отличают названные роды не только от квабеского *Protoryx*, но и от всех других представителей подсемейства *Hiprottraginae*.

Отличия между квабеской антилопой и *Sivatragus* Pilgrim, описанного из плиоценовых отложений Индии Пилгримом (1939), не так уж значительны и сводятся в основном к наличию у индийских форм почти прямых роговых отростков, в противоположность дугообразно загнутым у *Protoryx* из Квабеби.

Наконец, от недавно описанного Соколовым (1961) нового рода *Parapseudotragus* Sokolov квабеская антилопа значительно отличается более длинным зароговым отделом черепа, относительно низким положением лба, более длинными, сравнительно стройными, сближенными в основаниях роговыми отростками, тогда как у *Parapseudotragus* они сравнительно короткие, массивные, широко расставленные, с почти круглым поперечным сечением.

Явно намечается некоторое сходство между квабеской антилопой и китайской *Paraprotoryx* Bohlin, от которого квабеская форма разнится в основном наличием более сжатых с боков роговых отростков, относительно, низким по отношению к глазницам расположением лба и несравненно меньшими размерами.

Бесспорно большое сходство квабеской антилопы с представителями родов *Protoryx* Major, *Leptotragus* Bohlin, *Pseudotragus* Schlosser и *Microtragus* Andr., но прежде чем сравнить нашу антилопу с перечисленными родами, следует вкратце коснуться взаимоотношений этих родов.

Роды *Protoryx*, *Leptotragus*, *Pseudotragus* и *Microtragus* очень близки между собой: по нашему мнению, отмечаемые между ними различия носят видовой характер. Ничто не противоречит объединению представителей названных родов в один род, что привело бы к значительному упрощению и упорядочению доволь-

но запутанной классификации гиппотрагин. По праву приоритета, следовало бы сохранить для этих родов общее название *Protoryx*.

Общие особенности для сравниваемых *Protoryx*, *Leptotragus*, *Pseudotragus*, *Microtragus*, а также квабейской антилопы следующие.

1. Длина зароговой части черепа всегда больше длины лобной зоны.

2. Прямой или слегка выпуклый профиль зароговой части черепа.

3. Значительный угол излома оси черепа.

4. Глазницы относительно большие, круглых очертаний и умеренно выступающие в стороны.

5. Более или менее хорошо развитый гребень вдоль лобного шва.

6. Длинные, относительно массивные, круто поставленные и дугообразно загнутые роговые отростки.

7. В среднем удлиненоовальное поперечное сечение роговых отростков.

Отличия же между сравниваемыми родами сводятся в основном к разнице абсолютных размеров. Одни (*Protoryx*, *Pseudotragus*) были довольно крупными животными, а другие (*Leptotragus*, *Microtragus*, квабейский *Protoryx*) относительно мельче, что ни в коей мере не дает основания относить их к разным родам.

Можно привести бесчисленное множество примеров того, что представители одного и того же рода, относимые к разным видам, резко отличаются друг от друга по абсолютным размерам. Так, род *Gazella* объединяет многочисленные вымершие и современные виды, значительно отличающиеся друг от друга по размерам: *Gazella schlosseri*, *G. propria* и другие формы почти вдвое мельче *G. sinensis*, *G. postmitilini* из Квабеби и других и все же они относятся к одному роду.

То же самое можно сказать и о представителях родов *Bos* (*B. minutus* и *B. primigenius*), *Cervus* (*C. elaphus* и *C. dama*) и др.

Палеонтологи, изучавшие рассматриваемые роды подсемейства гиппотрагин, сами высказывали сомнения в целесообразности выделения новых родов. Нередко одни и те же формы относились ими к разным родам. Так, форму из Самоса, описанную Болином (1936, стр. 17) под новым родовым названием *Leptotragus*, в свое время Шлоссер (1904, стр. 53) принимал за самку одного из видов *Pseudotragus*. Новый вид *Protoryx crassicornis*, описанный Андре (1926, стр. 156) из самосских отложений, Пилгрим и Хопвуд включили в состав *P. carolinae* в качестве особого подвида. В то же время новый подвид *P. carolinae* var. *laticeps* (Андре, там же, стр. 153) теми же авторами возводится в ранг особого вида (Пилгрим, Хопвуд, 1928, стр. 36). Они же новую

форму рода *Microtragus* — *M. schafferi* (Андре, 1926, стр. 150) считают подвидом *Microtragus parvidens*, при этом последняя форма ими была изъята из состава *Palaeoryx* и отнесена к *Microtragus* (Пилгрим, Хопвуд, 1928, стр. 70).

Наконец, Болин (1936) самосских антилоп, описанных Андре как *Pseudotragus capricornis* и *P. longicornis*, а Пилгримом и Хопвудом как *P. capricornis* var. *hyppolite*, отнес к роду *Protoryx*.

Ясно, что субъективный подход разных исследователей к отдельным признакам строения черепа и роговых стержней еще больше запутывал и без того сложную и спорную классификацию гиппотрагин.

Попытку систематизировать всю эту запутанную группу животных предпринял в своей фундаментальной монографии И. И. Соколов (1953), но, к сожалению, им не были рассмотрены некоторые роды, в существовании которых он сам сомневался. По этому поводу автор пишет: «Многочисленные формы, относимые к *Protoryx*, очень изменчивы, начиная с размеров и кончая степенью изгиба и наклона роговых отростков. Трудно провести границу между ним и родом *Pseudotragus*» (1953, стр. 243).

Следует добавить, что трудно провести границу не только между *Protoryx* и *Pseudotragus*, но и между этими двумя родами и *Leptotragus* и *Microtragus*.

Исходя из изложенного, мы решаемся объединить представителей родов *Protoryx*, *Microtragus*, *Leptotragus* и *Pseudotragus* под общим родовым названием *Protoryx*, которому наиболее присущи все характерные черты объединяемых нами антилоп.

Особняком стоит вопрос о месте китайского *Paraprotoryx*, которого и сам автор (Болин, 1935) считал близкой к *Protoryx* формой, сомневаясь в ее родовой самостоятельности. Нам кажется, что отличия между *Protoryx* и *Paraprotoryx* в строении роговых отростков все же более существенны, чем между первым из них и родами, сведенными нами в его синонимы. К тому же, учитывая и скудность ископаемого материала по китайскому роду, целесообразнее оставить вопрос об его систематическом положении пока открытым, тем более, что своеобразные антилопы из местонахождения Шаньси, описанные Тейяр де Шарденом и Труссар (1938, стр. 41—49) как виды *Protoryx* (*P. yushensis*, *P. bohlini*), а также *P. planifrons* (Болин, 1935) могут быть отнесены, скорее, к *Paraprotoryx*, с которым у них, безусловно, больше общего, чем с *Protoryx*.

Квабебскую антилопу мы относим, как было отмечено, к роду *Protoryx*, выделяя ее при этом в новый вид *Protoryx heinrichi*.

Состав рода. Описаны больше десяти видов и подвидов из Пикерми, Самоса, Мараги и Квабеби.

Геологический возраст и распространение. Верхний миоцен — весь плиоцен; Греция (Пикерми, Самос), Закавказье (Квабеби), Марага (Иран).

Protoryx heinrichi Vekua sp. nov.

Рис. 57, 58; табл. XXX; XXXI, фиг. 1

Голотип. Почти полный череп с роговыми отростками; Квабеби (Восточная Грузия); акчагыл. Коллекция Института палеобиологии АН Груз. ССР, № К-16.

Диагноз. Антилопа сравнительно небольшой величины (расстояние от заднего края затылочных мышечков до P^2 150 мм; ширина черепа в глазницах 75—84 мм). Череп относительно высокий, с хорошо развитым зароговым отделом. Лицевая часть черепа высокая, сжата с боков. Излом оси черепа около 50° . Глазницы большие, круглые, умеренно выступающие в стороны. Роговые отростки сближены основаниями, расположены над глазницами, длинные, круто поставленные, почти параллельные, дугообразно загнутые назад, с вытянутоовальным поперечным сечением. Зубы мезогипсодонтные, без добавочных бугорков. P_4 с открытой передней и задней долинками.

Материал. Череп (К-16) почти полный; обломана резцовая часть и верхушки роговых отростков; незначительно повреждены носовые кости.

Череп (К-977) относительно хорошей сохранности: обломаны только передняя часть лицевого отдела и кончики роговых отростков; заметно повреждены задние края глазниц.

Череп (К-18) с обломанным зароговым отделом, резцовой частью и кончиками роговых стержней; частично повреждены орбиты.

Череп (К-205) с сильно поврежденным зароговым отделом. На черепе обломаны резцовая часть, носовые кости и роговые отростки.

Череп (К-206) сильно поврежден и деформирован. На черепе разрушены носовые кости, базальная часть черепа, левая глазница и роговые отростки.

Череп (К-202) сильно разрушен. Обломаны зароговой отдел и лицевая часть. Фактически сохранились лишь лобная часть черепа, роговые отростки и незначительная часть зарогового отдела.

Фрагмент черепа с нижней челюстью (К-978). Образец представляет собой сильно деформированную лицевую часть черепа, с неполным рядом коренных зубов и относительно лучшей сохранности нижнюю челюсть.

Фрагмент лобно-теменного отдела черепа с хорошо сохранившимися роговыми отростками (К-19). Фрагмент зароговой части черепа с роговыми отростками (К-201). Фрагмент лицевого отдела черепа с полной серией коренных зубов (К-195). Фрагмент лицевого отдела черепа с серией среднестертых коренных зубов (К-979). Роговые отростки: полных два (К-24, К-23); почти полных девять; более или менее значительных обломков стержней 21.

Нижняя челюсть: левая ветвь с обломанной восходящей ветвью, с значительно разрушенными P_2-M_3 (К-26); левая ветвь (К-140) с обломанной восходящей ветвью и разрушенным резцовым отделом; в челюсти сохранились среднестертые P_4-M_3 ; правая горизонтальная ветвь (К-141) с обломанными восходящей ветвью и резцовым отделом; сохранились относительно слабостертые P_3-M_3 ; сильно поврежденная правая ветвь (К-124), с среднестертыми P_4-M_3 ; сильно разрушенная правая горизонтальная ветвь (К-144) со слабостертыми P_2-P_4 и M_2-M_3 ; фрагмент левой ветви с P_4-M_2 (К-143); фрагмент левой ветви с M_2-M_3 (К-139); фрагмент правой ветви с M_2-M_3 (К-155); фрагмент левой ветви с M_2-M_3 (К-149); фрагмент правой ветви с M_3 (К-125); фрагмент правой ветви с M_2-M_3 (К-155); 9 экз. нижних изолированных коренных зубов.

Описание и сравнение

Череп (К-16) хорошей сохранности, почти полный; обломаны резцовая часть и кончики роговых отростков; кроме того, незначительно повреждены носовые кости. С правой стороны в верхней челюсти сохранились сильностертые P^3-M^3 (P^2 обломан), а с левой стороны только моляры. Череп принадлежит старой особи и, возможно, самцу.

По величине черепа *Protoryx heinrichi* занимает крайнее положение среди видов *Protoryx* и даже прочих представителей подсемейства Hippotraginae (расстояние от заднего края затылочных мышцелков до P^2 150 мм; длина зороговой части черепа 58—65 мм; ширина черепа в глазницах 75—84 мм). По абсолютным размерам черепа квабеская антилопа приближается к *P. schafferi* из Самоса, но она все же крупнее нашей формы.

Череп *P. heinrichi* относительно высокий и стройный (рис. 57). Лицевая часть черепа стройная, относительно высокая и сильно сжата с боков. Носовые кости умеренно длинные. Профиль лобно-лицевой части черепа почти прямой. Предглазничные ямки глубокие, узкие и незначительно удлиненные. Лицевой гребень довольно рельефный и расположен над молярами.

Надглазничные отверстия маленькие, расположены у передне-внутреннего основания роговых отростков и открываются в довольно широкие углубления.

Глазницы большие, умеренно выступающие в стороны. Верхние края глазниц расположены выше лобной поверхности черепа. Вдоль лобного шва прослеживается относительно слаборазвитый гребешок. Лобно-теменной шов довольно рельефно выражен. Подглазничные отверстия (*foramen infraorbitale*) расположены на уровне P^4 . Из-за повреждения лицевой части черепа трудно решить, имеются ли этмоидальные щели. Скорее всего они отсутствуют.

Зароговая часть черепа длинная и узкая. Ее дорсальная поверхность почти прямая, с незначительной общей выпуклостью. Длина зароговой части заметно больше длины лобной зоны. Излом оси черепа довольно значительный (около 50°). Дорсальная поверхность зарогового отдела черепа образует с плоскостью лба угол в $130-140^\circ$, а с плоскостью затылка — в $80-85^\circ$. Затылочный гребень хорошо выражен и частично нависает над затылочной плоскостью. Затылочные мышцелки относительно широкие. Большое затылочное отверстие почти круглое.

Наружный слуховой проход маленький, круглый и трубкообразный. Слуховые пузыри непосредственно примыкают к basioccipitale, заметно вытянуты в длину и незначительно сжаты с боков. Basioccipitale относительно короткое и широкое, со значительным сужением кпереди.

Костное небо почти плоское, со слабой сагиттальной вогнутостью (рис. 58). Передние края хоан расположены на уровне заднего края M^3 и боковых выемок заднего края костного неба.

Роговые отростки сближены основаниями и расположены непосредственно над глазами: передние края роговых стержней расположены немного впереди середины глазниц, а задние — заметно позади глазниц. Рога длинные, круто поставленные и резко возвышаются над черепом. Роговые стержни почти параллель-

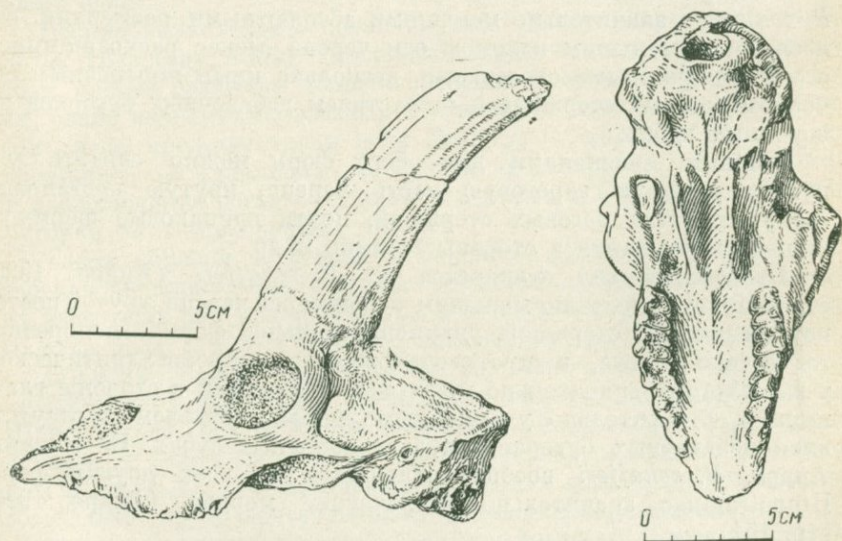


Рис. 57. *Protoryx heinrichi* sp. nov. Череп сбоку

Рис. 58. *Protoryx heinrichi* sp. nov. Череп снизу

ные, массивные, мало расходятся в стороны и дугообразно загнуты назад. Загиб рога (отношение длины рога по хорде к его же длине по кривизне) равен 72,8. Форма поперечного сечения вытянутоовальная.

Нижняя челюсть. К сожалению, в нашей коллекции не имеется нижней челюсти более или менее хорошей сохранности. Все же по имеющимся остаткам можно заключить, что челюсть у квабейского *Protoryx* относительно невысокая (высота горизонтальной ветви впереди P_4 18 мм, а позади M_3 34 мм) тонкая, с относительно плоской наружной и вогнутой внутренней поверхностями.

Зубы. Верхние коренные зубы мезогипсодонтные. На коренных зубах стили и ребра развиты весьма умеренно, скорее, слабо. Только на M_3 , у задней стенки зуба, стили незначительно удлинены. Добавочные бугорки отсутствуют. Серия премоляров относительно слабо укорочена и составляет 40% всего ряда верхних коренных.

Нижние коренные зубы также мезогипсодонтные. Внутренние стенки заднекоренных почти плоские, но не в такой степени, как у козлов. На переднем крае заднекоренных зубов имеются незначительные, но хорошо заметные наружные складки. P_4 имеет открытую переднюю и заднюю долилки.

Protoryx heinrichi из Квабеби отличается от *P. carolinae* и *P. longiceps* значительно меньшими абсолютными размерами, относительно меньшим изломом оси черепа, менее расходящимися в стороны роговыми отростками, несколько иным поперечным сечением роговых стержней и отсутствием добавочных бугорков на коренных зубах.

Общими признаками для обеих форм можно считать узкую и длинную зароговую часть черепа, крутую постановку загнутых назад роговых стержней, почти одинаковые форму и степень выступания в стороны глазниц и др.

Квабейский вид отличается от *P. schafferi* (Андре, 1926, стр. 150) относительно меньшим изломом оси черепа, крутой постановкой роговых стержней, удлиненноовальной формой поперечного сечения рога, в противоположность широкоэллиптической у *P. schafferi*, значительно менее выступающими в стороны глазницами, относительно удлиненным лицевым отделом и отсутствием добавочных бугорков на заднекоренных зубах. По мнению Андре, *P. schafferi* вообще отличается от всех других форм *Hippotraginae* значительно укороченной мордой (Андре, 1926, стр. 151).

Несомненно много общего в строении черепа у *P. heinrichi* с *P. pseudotragoides* (Болин, 1936). У обеих форм зароговая часть черепа относительно узка, удлинена, почти одинаковы излом оси черепа, лобно-лицевой профиль и форма глазниц. Но эти виды резко отличаются друг от друга по форме роговых отрост-

ков: у квабёбской антилопы роговые отростки сильно загнуты назад, а у *P. pseudotragoides* они более прямые. Кроме того, у последней на роговых стержнях развит хорошо выраженный киль, чего нет на роговых стержнях *P. heinrichi*.

Невозможно также сближение квабёбской антилопы с *P. longicornis* (Андре, 1926), который, в отличие от *P. heinrichi*, имеет сравнительно укороченную зароговую часть черепа, более выпуклую лобную поверхность и относительно заднее по отношению к глазницам расположение роговых отростков.

Почти те же признаки отличают от нашего вида *P. hentscheli* (Шлоссер, 1904), у которого к тому же на роговых стержнях развиты киль (спереди) и желобок (сзади), отсутствующие не только у квабёбской антилопы, но и у большинства видов *Protoryx*.

Сравнение квабёбского вида с *P. laticeps* (Андре, 1926) выявило большое расхождение между ними как в строении зароговой части черепа, так и роговых отростков. Так, *P. laticeps* отличается от *P. heinrichi* относительно короткой и широкой зароговой частью черепа, сравнительно передним расположением глазниц и менее изогнутыми и относительно широко расставленными роговыми отростками, с эллиптическим или почти круглым поперечным сечением. Сходство же выражается в основном в одинаковой степени излома оси черепа и слабо выраженным лобным гребешком у обеих форм.

Весьма значительны различия квабёбской формы с *P. capricornis* (Шлоссер, 1904). Последний своим относительно широким лбом, сильно развитым лобным гребешком, сравнительно короткими, слабо изогнутыми роговыми отростками как бы стоит особняком среди представителей рода *Protoryx*, с которым его все же сближают его удлиненная зароговая часть черепа, общая форма и расположение роговых отростков и глазниц, а также добавочные бугорки на заднекоренных зубах.

Таким образом по строению черепа и роговых отростков квабёбская антилопа обнаруживает довольно существенные отличия от известных нам видов *Protoryx* и ее выделение в качестве нового вида рода *Protoryx* кажется нам вполне целесообразным.

Общие замечания. *Protoryx heinrichi* — самая мелкая антилопа не только среди представителей рода, но и подсемейства Hippotraginae. Новая форма характеризуется относительно удлиненным и узким зароговым отделом черепа, сравнительно высоким и сжатым с боков лицевым отделом и длинными дугообразно загнутыми, круто поставленными роговыми отростками.

Судя по мезогипсодонтным зубам и легкости строения как черепа, так и костей конечностей, можно заключить, что квабёбские антилопы обитали в условиях полустепей или степей и были хорошо приспособлены к питанию относительно жесткой пищей. Вертикально расположенный слуховой проход, возможно, указывает на развитие у животного острого слуха (Громова, 1941; Со-

колов, 1953), столь необходимого для обитателей открытых пространств.

Трудно что-либо сказать о филогенетических связях рода *Protoryx* вообще, и тем более *P. heinrichi*. Очевидно, квабобская форма не может быть принята в качестве даже отдаленного предка современных африканских лошадиных антилоп и, по-видимому, является вымершей еще в конце плиоцена боковой ветвью некогда широко населявших евразийские континенты лошадиных антилоп. Что касается его происхождения, то можно допустить, что квабобский *Protoryx* — измельчавший потомок *P. carolinae*. В пользу такого допущения говорит то, что последний был описан из нижнего плиоцена Мараги (Меккенем, 1925), откуда он легко мог проникнуть в Закавказье, где и испытал изменения, приведшие к возникновению нового вида.

Здесь уместно, нам кажется, коснуться одной из последних работ А. В. Джентри (1968), касающейся зоогеографической истории антилоп. Этот исследователь полагает, что в гиппарионовых фаунах Евразии вообще и в самосской, в частности, отсутствуют представители гиппотрагин и трагелафин и что относимые до сих пор к лошадиным и винторогим антилопам формы из гиппарионовых местонахождений принадлежат к *Caprini*. О трагелафинах будет сказано в соответствующей главе, а здесь мы остановимся на тех признаках, которые приводятся Джентри в пользу своего, на наш взгляд, недостаточного убедительного предположения об отнесении самосских гиппотрагин к *Caprini*.

По Джентри, в строении черепа и зубов ископаемых гиппотрагин намечается ряд особенностей, якобы свидетельствующих об их близости к трибе *Caprini*. Эти признаки следующие: 1) короткая мозговая коробка; 2) сильный излом оси черепа; 3) резкое загибание кончиков роговых отростков назад; 4) вытянутые слуховые пузыри, заходящие своим передним краем дальше уровня заставных отростков; 5) длинные, узкие этмоидальные щели; 6) относительно низкие базальные столбики на молярах; 7) хорошо развитые стили на верхних молярах; 8) короткий премолярный ряд; 9) рудиментарный передний премоляр.

Рассмотрим эти признаки в отдельности.

1. Об относительной длине мозговой коробки мы судим по отношению длины последней к длине лобной зоны. У представителей трибы *Caprini* этот признак сильно варьирует. Так, роды *Hemitragus* Hodgson и *Ovis* L. обладают довольно короткими мозговыми отделами, уступающими по длине лобной зоне, и, наоборот, формы рода *Capra* L. имеют относительно длинные мозговые коробки, превосходящие длину лобной зоны.

Нет однообразия в развитии этого признака и среди ископаемых гиппотрагин. *Protoryx longiceps*, *P. carolinae*, *Pseudotragus capricornis*, *Paraprotoryx killgusi* и другие обладают довольно длинными мозговыми отделами, тогда как у *Palaeoryx woodwardi*,

P. pallasi, *Microtragus parvidens* и других та же часть черепа существенно укорочена. Такая же изменчивость наблюдается и у современных гиппотрагин. Из трех современных родов, объединяемых в подсемейство Hippotraginae, у двух (*Oryx* Bl. и *Addax* Raf.) мозговая коробка черепа короче лобной зоны, а у одной только у *Hippotragus* Sund. она заметно длиннее лобной части.

2. Излом оси черепа у Caprini действительно значителен (варьирует в пределах от 62 до 83°).

У ископаемых гиппотрагин излом оси черепа средний и никогда не превышает 65°. Чаще эта величина колеблется от 50 до 60°. По излому оси черепа ископаемые гиппотрагины приближаются скорее к современным формам того же подсемейства, а не к трибе Caprini.

3. Caprini свойственно разнообразие внешнего вида роговых отростков. Они бывают прямыми, дугообразно загнутыми, свернутыми гетеронимно или гомонимно, иногда даже первертированными. Даже в пределах родов *Capra* и *Ovis* этот признак сильно изменчив. По И. И. Соколову (1959, стр. 507), форма и размеры роговых отростков представителей даже одного вида (*Ovis orientalis* Gmel.) подвержены ярко выраженной географической изменчивости, и обладают то гетеронимными (*O. orientalis anatolica*), то гомонимными (*O. o. cycloceros*), то первертированными (*O. o. urmiana*, *O. o. orientalis*) роговыми отростками.

У большинства форм (*Protoryx carolinae*, *P. laticeps*, *Palaeoryx woodwardi*, *Protoryx bohlini* и др.) ископаемых гиппотрагин роговые отростки равномерно дугообразно загнуты и отмеченного Джентри резкого загибания верхушек мы не наблюдаем. Этот признак в большей или меньшей степени выражен у *Protoryx crassicornis*, *Pseudotragus capricornis*, *Pachitragus schlosseri* и др.

Едва ли следует доказывать, что этот признак непригоден для установления близости евразийских ископаемых гиппотрагин к капринам.

4. Как отмечает Джентри, строение, и особенно расположение (вытянутость за засуставной отросток), слуховых камер у некоторых гиппотрагин (*Palaeoryx pallasi*, *Protoryx longiceps*) сближает их с представителями Caprini.

Нам трудно судить с уверенностью об этом признаке по той простой причине, что область слуховой камеры у большинства ископаемых форм разрушена и не поддается наблюдению, но, по видимому, не все мио-плиоценовые гиппотрагины имели одинаковое строение слухового пузыря. Во всяком случае *Protoryx heinrichi* имеет довольно короткие, умеренно вздутые и невытянутые в длину слуховые камеры.

5. Для представителей трибы Caprini степень развития этмоидальных щелей — признак непостоянный. Так, у рода *Capra* этмоидальные щели всегда имеются, но они небольшие (Соколов, 1953, стр. 137) и, конечно, не вытянуты в длину (исключение состав-

ляет, возможно, *C. caucasica*). У *Ovis* этмоидальные щели чаще отсутствуют (*O. musimon*, *O. orientalis* и др.), хотя у *O. ammon* небольшие щели имеются.

Среди современных гиппотрагин у *Hippotragus* имеются узкие, вытянутые вдоль носовых костей этмоидальные щели, а у *Addax* и *Oryx* они короткие и широкие. Среди ископаемых гиппотрагин есть формы с довольно длинными этмоидальными щелями (*Pachitragus crassicornis*, *Protoryx longiceps*), у некоторых они относительно короткие (*Sivoryx sivalensis*, *Protoryx heinrichi*), а у других (*Tragoreas orixoides*, *Sinotragus wimani* и др.) они совершенно отсутствуют.

Из сказанного следует, что, если можно говорить о близости ископаемых лошадиных антилоп по размерам и форме этмоидальных щелей, то скорее с современным *Hippotragus*, но ни в коем случае не с *Caprini*.

6. Некоторое сходство между ископаемыми гиппотрагинами и представителями *Caprini* намечается в степени развития базальных столбиков, но, по нашему мнению, это конвергентные признаки. И те и другие резко отличаются от современных *Hippotraginae*, у которых базальные столбики очень сильно развиты и приобретают Т-образную форму.

7. На верхних молярах *Caprini* ребра практически отсутствуют, а стили сильно развиты.

У ископаемых гиппотрагин слабые ребра на верхних молярах всегда отмечаются, а стили, в отличие от стилей капринов, очень слабо развиты: они низкие, тупые и недифференцированы.

8. По относительной длине ряда премоляров ископаемые лошадиные антилопы не только не близки к *Caprini*, но весьма существенно отличаются от них. Мы уже отмечали, что редукция премоляров у *Caprini* резко выражена и относительная премолярная длина верхней челюсти не превышает $\frac{1}{3}$ длины всего (P^2-M^3) зубного ряда.

У ископаемых гиппотрагин эта величина значительно выше, лишь редко бывает ниже 40%, а иногда достигает 49% (род *Palaoryx*).

Современные формы по этому признаку занимают промежуточное положение между ископаемыми гиппотрагинами и представителями трибы *Caprini*.

9. Отмеченное Джентри якобы сильное уменьшение в размерах передних премоляров гиппотрагин ничем не обосновано. Мы не знаем ни одной формы *Hippotraginae*, у которой P_2^2 был бы редуцирован, как у капринов. Больше того, у *Protoryx carolinae* и *P. heinrichi* P^2 чуть крупнее P^4 (Пилгрим, Хопвуд, 1928, стр. 35).

У *Caprini* передние премоляры действительно уменьшаются в размере, что ведет к постепенному исчезновению этого зуба у более поздних форм.

Нужно ли добавить к сказанному, что фактически ни один из

Таблица 61
Промеры черепа (в мм)

№	Промеры	<i>Protoryx heinrichi</i> Квабеби	<i>P. caroliniae</i> по Тейар, Хопвуд (1928) и Андре (1926)	<i>P. longiceps</i> по Пил- гриму и Хопвуд (1928)	<i>P. laticeps</i> по Андре (1926)	<i>P. capri- cornis</i> по Шлос- серу (1904)	<i>P. schaf- feri</i> по Пил- гриму и Хопвуд (1928)	<i>P. hent- schei</i> по Андре (1926)	<i>P. longi- cornis</i> по Андре (1926)
1	Расстояние от заднего края глазницы до затылочного мыщелка	84; 58	135—145	113—127	—	99	86—87	—	—
2	Расстояние от заднего края роговых отростков до затылочного гребня	65; 58	95—99	95—98	—	76	62—65	—	—
3	Расстояние от лобно-теменного шва до затылочного гребня	62; 51	78—82	66—80	—	61	64—65	—	—
4	Ширина черепа в глазницах	84; 75	128—132	108—132	128—133	117—144	103—114	150; 140	130
5	Ширина черепа на уровне слухового канала	58; 55	106—109	87	94—100	97	72—74	90; 93	84
6	Расстояние между основаниями роговых отростков с внутренней стороны	19; 18	19—29	10—17	15—19	18—19	13—22	16; 21	17
7	Длина роговых отростков по хорде	220	250	230—280	280—285	200	195	358; 370 *	315 *
8	Передне-задний диаметр оснований роговых отростков	38	61—64	61—71	70—71	44—69	47—52	59; 65	53
9	Поперечный диаметр оснований роговых отростков	23	45—51	38—45	47—49	29—46	37—38	51; 46	47
10	Ширина нёба на уровне М ³	26; 23	47	45—50	—	44	31	49	47,5
11	Длина ряда коренных зубов	59; 62	114—118	95	98—103	—	74	—	—
12	Длина ряда премоляров	22—24	47—50	35—38	41—43	—	28	—	—
13	Длина ряда моляров	35—40	64—68	57—61	57—60	50	46	—	—

* Длина взята по большой кривизне.

отмеченных Джентри признаков не доказывает близости ископаемых евразийских гиппотрагин к *Sargini*. Скорее, эти признаки свидетельствуют о родстве ископаемых и современных гиппотрагин.

Дженри, вероятно, сознавал недостаточность своей аргументации и был вынужден поэтому отметить ряд черт в строении черепа и конечностей ископаемых лошадиных антилоп, отличающих их от каприн. В числе таких признаков им отмечается совершенно иное, чем у гиппотрагин, строение *basioscapitale* и метаподий. Впрочем, последнее он склонен объяснить адаптацией этих животных к различным зоогеографическим зонам.

Перечень отличительных признаков между сравниваемыми группами животных можно значительно увеличить (развитие полости роговых стержней у *Sargini*, сильная гипсодонтность коренных зубов, строение резцов и др.), но мы не видим в этом особой надобности.

Род *Oryx* Blainville, 1816

В род *Oryx* объединяют четыре современных вида, населяющих Месопотамию, Аравию и Африку: *O. gazella* L., *O. beisa* Rupp., *O. leucoryx* Pall. и *O. algazel* Oken. Среди этих видов наибольший интерес для нас представляет *Oryx algazel*, характеризующийся в основном саблеобразно изогнутыми роговыми стержнями, в противоположность прямым у других представителей рода. На основании своеобразно изогнутых роговых отростков, а также других, по-видимому, менее существенных особенностей этот вид был выделен Пококом в особый род *Aegoryx* (Покок, 1918—1919). И. И. Соколов, подтвердив отмеченные Пококом отличия между *O. algazel* и другими видами рода и подметив, кроме того, ряд других чисто краниологических особенностей, тем не менее отверг выделение *O. algazel* в особый род, так как этот вид, по его мнению, отличается от других представителей рода меньше, чем вся группа ориксов от других родов подсемейства (Соколов, 1953, стр. 211). Этот автор предложил данное Пококом родовое название оставить для подрода.

Описываемая ниже антилопа из Квабеби по строению своеобразно изогнутых роговых отростков и, возможно, черепа сильно приближается как раз к *O. algazel* и должна быть отнесена к подроду *Aegoryx* (по классификации Соколова).

Oryx (Aegoryx) sp.

Рис. 59; табл. XXXI, фиг. 2

Материал. Фрагмент черепа с роговыми отростками (К-21), коллекция Института палеобиологии АН Грузинской ССР; Квабеби; ачкагыл.

От черепа сохранились лишь часть лобной поверхности, поврежденные глазницы, незначительная полоса зарогового отдела черепа и роговые отростки. При этом правый роговой отросток почти полный: обломана только незначительная часть кончика; левый роговой отросток обломан чуть выше основания рога. Роговые отростки в нижней половине слегка деформированы (сжаты с боков).

Размеры (в мм): ширина черепа в глазницах около 90; расстояние между основаниями роговых отростков с внешней стороны 75; то же с внутренней стороны 16; длина рогового отростка 260; передне-задний диаметр стержня у основания 34, поперечный диаметр там же 34.

Описание и сравнение

Судя по фрагменту черепа (рис. 59), саблерогая антилопа из Квабеби была средних размеров (ширина в глазницах около 90 мм) и, по-видимому, несколько уступала в этом отношении современным африканским представителям рода *Oryx*.

Лобная поверхность черепа почти прямая, без признаков вдавленности между глазницами; расположена почти на уровне верхних краев глазниц, а возможно, чуть ниже. Надглазничные отверстия (for. supraorbitale) маленькие и помещены впереди основания роговых отростков. Вдоль лобного шва развит довольно заметный гребешок. Судя по сохранившимся верхним краям орбит, можно предположить, что глазницы были довольно большими и круглыми. Излом оси черепа, насколько можно судить по неполному черепу, — средний (около 65°).

Зароговая часть черепа относительно узкая. Ее дорсальная поверхность почти прямая или чуть выпукла. Лобно-теменной шов резко выражен.

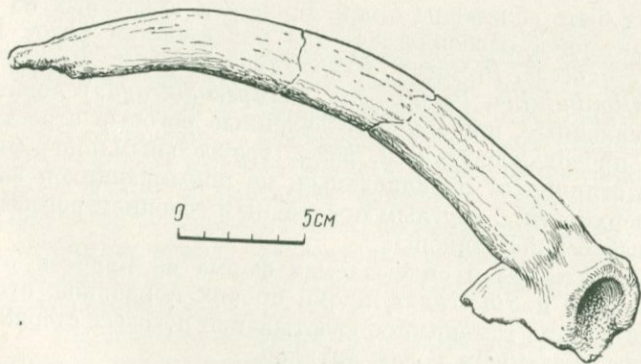


Рис. 59. *Oryx* sp. Роговой стержень

Роговые отростки очень длинные (длина по кривизне неполного рога составляет около 260 мм), тонкие (диаметр стержня у основания 34 мм), расположены непосредственно позади глазниц, сближены основаниями, параллельные, почти не поднимаются выше уровня лобной поверхности, слегка загнуты дугообразно назад. Форма поперечного сечения по всей длине стержня остается круглой.

Несмотря на то, что описываемый образец представляет собой только фрагмент черепа с одним лишь почти полным роговым отростком, определить его систематическое положение среди Bovidae не представляло большого труда. Характер строения лобной и зароговой частей черепа, рогового отростка, форма поперечного сечения последнего и его расположение исключали даже отдаленную близость квабейской саблерогой антилопы ко всем представителям подсемейств Bovidae, за исключением Hippotraginae.

Очень тонкие, длинные, слабо дугообразно изогнутые, параллельные роговые отростки квабейской антилопы резко отличаются от массивных, широко расставленных, гомонимно или гетеронимно свернутых роговых стержней у Bovinae, от коротких, гомонимно или гетеронимно свернутых, с овальным поперечным сечением роговых отростков у Caprinae, толстых у основания, гомонимно скрученных у Alcelaphinae, от очень коротких, конусообразных и значительно сдвинутых за глазницы у Cephalophinae, а также от лировидных, свернутых в штопорообразную спираль роговых отростков у Gazellinae.

Было ясно, что квабейская антилопа могла принадлежать только к подсемейству гиппотрагин, но несколько сложнее оказалась задача определения нашей антилопы до рода.

Хотя большинство ископаемых форм Hippotraginae характеризуется совершенно иным строением роговых отростков, чем квабейская антилопа, некоторые представители вымерших родов все же могут быть сближены с ней. Коснемся некоторых из них.

Характерной особенностью для большинства родов Hippotraginae (*Tragoreas*, *Protoryx*, *Hippotragus*, *Sivoryx*, *Palaeoryx*, *Sivotragus*, *Olonbulukia*, *Pachitragus*, *Parapseudotragus*) являются круто поставленные, широко расставленные роговые отростки, чаще всего с продольноовальным, реже треугольным поперечным сечением, в отличие от параллельных, не поднимающихся выше лобной поверхности, с круглым поперечным сечением роговых отростков у квабейской антилопы.

Резко отличается описываемая форма из Квабей от *Addax*, *Prosinothragus* и *Sinothragus*, кроме прочих признаков, отсутствием даже намека на гомонимное свертывание роговых стержней, свойственного указанным родам антилоп.

Бросается в глаза некоторое сходство квабейской саблерогой антилопы с *Paraprotoryx*, но оно только частичное и выражается в основном в наличии у сравниваемых форм дугообразно загнутых,

мало расходящихся, круглого поперечного сечения роговых отростков. Вместе с тем отличия между ними не менее существенны. Это прежде всего почти параллельные, не возвышающиеся над лобной поверхностью и более длинные, круглого поперечного сечения роговые отростки у квабейской антилопы, в противоположность широко расставленным, подымающимся выше лба, более коротким и иногда даже овальным роговым отросткам у *Paraprotoryx*.

Почти все те же признаки отличают квабейскую антилопу от китайского *Sinoryx*, у которого, кроме того, в отличие от нашей антилопы, роговые отростки довольно короткие и имеют коническую форму.

Большое сходство важнейших признаков строения роговых отростков и лобно-теменной области черепа наблюдается при сравнении квабейской антилопы с представителями рода *Oryx*, особенно с антилопой *O. algazel*, носящей, как мы уже отмечали, подроодовое название *O. (Aegoryx) algazel* Окен. С этой антилопой квабейскую форму объединяют следующие признаки:

- 1) приблизительно одинаковый угол излома оси черепа;
- 2) прямой профиль лобно-лицевого отдела черепа;
- 3) несколько сдвинутые за глазницы тонкие, очень длинные, сближенные в основаниях, параллельные, слабо дугообразно загнутые назад, круглого поперечного сечения роговые отростки.

Отличия же квабейского *Oryx* от *O. (Aegoryx) algazel* сводятся только к несколько меньшим у него размерам черепа.

Бесспорно, что на имеющемся у нас неполном материале трудно провести детальное сравнение, что лишает нас возможности проследить, насколько существенно отмеченное сходство квабейской антилопы с современным *Oryx*, и в частности с подроодом *Aegoryx*, для которого Соколов (1953, стр. 211) отмечает ряд таких черт (более длинный зароговой отдел черепа, относительно короткая диастема), которые отличают последнего от типичных ориксов (собственно *Oryx*).

Общие замечания. Судя по имеющимся остаткам, квабейская саблероговая антилопа была животным средних размеров, обладающим тонкими, весьма длинными, параллельно направленными и саблеобразно загнутыми роговыми отростками.

К сожалению, фрагментарность материала по квабейскому *Oryx* лишает нас возможности полнее охарактеризовать описываемую форму и высказать суждение даже в предположительной форме об ее экологических особенностях. Все же, если учесть отмеченную, правда, относительную близость *Oryx* sp. из Квабейе к современному *O. (Aegoryx) algazel*, они должны были населять сухие степи и плоскогорья.

Ископаемые остатки *Oryx* весьма редки и фактически ограничиваются только территорией Африки. В Евразии находок остатков *Oryx* до сих пор не было.

Все более или менее достоверные находки ископаемых остат-

ков *Oryx* из Африки приурочены к плейстоценовым отложениям (Арамбур, 1947, 1949; Кук, 1963; Лики, 1965) и только Ромер (1928) указывает *Oryx sp.* из верхнего плиоцена Алжира. Таким образом, получается, что квабейская находка не только первая для территории Евразии, но и самая древняя вообще.

Напрашивается вопрос, нельзя ли рассматривать квабейскую саблерогую антилопу в качестве прямого предка современных африканских антилоп-ориксов? Такая возможность вполне реальна, особенно, если учесть то обстоятельство, что квабейская фауна по составу парнокопытных, и в частности антилоп, по-видимому, очень близка к современной саванной фауне Южной Африки, которая формировалась, должно быть, за счет фауны типа квабейской, существовавшей в плиоцене, вероятно, на территории Восточного Средиземноморья.

ПОДСЕМЕЙСТВО GAZELLINAE COUES, 1889

Труба Gazellini Sokolov, 1953

Род *Gazella* Blainville, 1816

Типовой вид. *Capra dorcas* L. (1758; соврем. Северная Африка).

Диагноз¹. Животное маленького или среднего размера. Череп средней величины, с умеренно длинным мозговым и лицевым отделами; глазницы заметно выступающие в стороны; надглазничные отверстия большие; поверхность лба вдавлена между глазницами. Роговые отростки лировидные, круто поставленные, загнутые назад, параллельные или заметно расходящиеся, продольноовального или почти круглого поперечного сечения. Коренные зубы гипсодонтные, без добавочных столбиков.

З а м е ч а н и я. Многочисленные мио-плиоценовые, плейстоценовые и современные формы газелей подразделены на три подрода: *Gazella s. stricto*, *Antidorcas* и *Procapra*. Отличия между названными подрядами настолько существенны, что Симпсон (1945) выделяет их даже в самостоятельные роды.

Квабейская газель не может быть отнесена ни к *Antidorcas*, ни *Procapra*, так как между ними имеются существенные отличия. Кроме того, подобному сближению противоречит и то, что отхождение от общего ствола *Gazella* этих подродов произошло не раньше, чем в конце плиоцена или начале плейстоцена (Соколов, 1953, стр. 236), позже времени существования квабейской формы.

В Советском Союзе отмечается несколько ископаемых видов газелей (*G. schlosseri* Pavl., *G. capricornis* Wag., *G. deperdita* Gerv., *G. dorcadoides* Schlos., *G. leile* Gad., *G. propria* Mel. и др.).

¹ Составлен по Пилгриму, Хопвуду (1928) и Соколову (1953).

Однако Е. Л. Дмитриева (1966а, б) все ископаемые формы Юга СССР сводит к трем видам: *G. deperdita*, *G. leile* и *G. dorcadoides*. Здесь мы ограничимся сравнением нашей формы в основном с европейскими и азиатскими плиоценовыми видами, близость с которыми квабейского вида наиболее вероятна.

Квабейская форма нами выделяется под названием нового вида *Gazella postmitilini* sp. nov., правомочность которого вполне подтверждается дальнейшим описанием.

Gazella postmitilini sp. nov.

Рис. 60, 61; табл. XXXII, фиг. 1—4

Название вида от лат. *post* — последующий и вида *mitilini*.

Голотип. Неполный череп (К-17) с рогами; коллекция Института палеобиологии АН Груз. ССР; акчагыл, Квабеби (Восточная Грузия).

Диагноз. Газель относительно крупных размеров. Череп широкий (ширина черепа в глазницах 103 мм), сравнительно низкий, с вогнутой лобной поверхностью между глазницами; излом оси черепа около 70°; предглазничные ямки широкие и глубокие; надглазничные отверстия маленькие и расположены у основания роговых отростков; заглазничная ямка узкая, но глубокая. Глазницы круглые, заметно выступающие в стороны. Роговые отростки длинные, загнутые назад, сближенные в основаниях, умеренно расходящиеся, почти круглого поперечного сечения. Зубы относительно гипсодонтные, без добавочных столбиков. Р₄ с замкнутой задней долинкой.

Материал. Череп (К-17) значительно поврежденный: обломаны часть лицевого отдела (передний М¹), затылочная часть черепа и верхняя половина правого рогового стержня.

Фрагмент черепа (К-20) с незначительной частью зарогового отдела черепа и почти полными роговыми отростками.

Фрагмент основания рогового стержня (К-1).

Верхнечелюстные кости с полной серией зубов (К-25); неполный ряд (Р³—М³) правых верхнекоренных зубов (К-142); неполный ряд (Р⁴—М³) левых коренных зубов (К-137); изолированные М²—М³ (К-444); М¹—М² (К-120); М² (К-138).

Нижняя челюсть (К-141) с обломанными восходящей ветвью и резцовой частью. В челюсти сохранились среднестертые Р₃—М₃.

Кости конечностей: семь дистальных концов плечевой кости; 10 проксимальных и 5 дистальных концов лучевой кости; 5 проксимальных и 14 дистальных концов Мс; один верхний и 13 нижних суставных отделов большой берцовой кости; 8 пяточных и 9 таранных костей; 2 полные плюсневые кости; 8 проксимальных и 4 дистальных конца mt; 8 первых, 3 вторых и две третьих фаланги.

Череп (К-17) заметно поврежден, но сохранившиеся части дают довольно полное представление об общем строении черепа. На черепе обломаны часть лицевого отдела и чешуя затылочной кости. Из роговых отростков почти полностью сохранился левый (обломан только кончик стержня), а правый обломан на высоте 90 мм от надглазничного отверстия (рис. 60, 61; табл. XXXII, фиг. 1, 2).

Череп относительно крупный и широкий (ширина в глазницах 103 мм). По размерам черепа квабейская газель близка к китайской *G. sinensis* (Тейяр де Шарден, Пивто, 1930) и самосской *G. gaudryi* (Шлоссер, 1904), а также частично к китайской *G. blacki* (Тейяр де Шарден, Ян, 1931).

Лобная поверхность чуть вдавлена между глазницами и плоскость лба расположена ниже уровня верхних краев глазниц. Лобный шов в виде гребешка тянется только до переднего края основания роговых отростков. Лобно-теменной шов резко выражен.

Глазницы круглые, значительно выступающие в стороны. Передний край глазниц расположен на уровне задней стенки МЗ.

Дорсальная поверхность зарогового отдела довольно широкая и чуть выпуклая. Излом оси черепа довольно значительный (около 70°). Заглазничная ямка узкая и глубокая.

Предглазничная ямка не глубокая, но широкая. Верхнечелюстные кости сжаты с боков, вследствие чего носовые кости относительно узкие. Лицевой гребень выражен довольно рельефно.

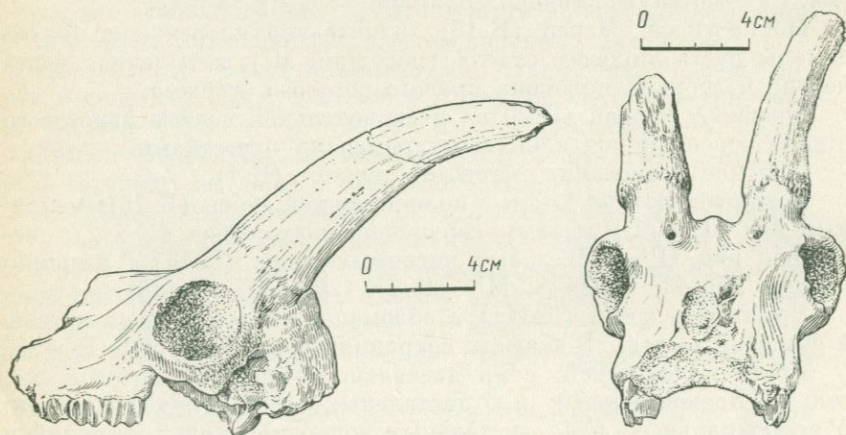


Рис. 60. *Gazella postmitilinii* sp. nov. Череп сбоку

Рис. 61. *Gazella postmitilinii* sp. nov. Череп спереди

Надглазничные отверстия маленькие, округлых очертаний и расположены непосредственно у передне-внутреннего основания роговых отростков. Неизвестно, имеются ли этмоидальные щели.

Роговые отростки длинные, массивные, загнутые назад. Они сближены основаниями, но умеренно расходятся в стороны. Форма поперечного сечения роговых стержней почти круглая. Продольные бороздки едва намечаются (К-20) или отсутствуют вовсе (К-17).

Нижняя челюсть. Имеется лишь одна горизонтальная ветвь нижней челюсти. Челюстная ветвь обломана позади M_3 и впереди R_3 . Нижняя челюсть умеренно высокая (высота впереди R_4 —17 мм) и тонкая. Латеральная поверхность челюсти чуть выпукла.

Зубы. *Верхнекоренные зубы* относительно гипсодонтные (табл. XXXII, фиг. 3, 4). Стили хорошо выражены. Ребра на наружных стенках очень слабые, особенно в задней половине зуба. Добавочные столбики и бугорки отсутствуют.

Нижнекоренные зубы относительно гипсодонтные. R_4 имеет открытые переднюю и заднюю долилки, но при средней стертости зуба задняя долилка замыкается. На заднекоренных зубах передне-наружные складки отчетливо выражены. На M_1 у основания зуба между долями едва заметен маленький бугорок. Наружные стенки полулуний заострены, особенно задние. Задняя лопасть на M_3 умеренных размеров. Лунки узкие и заметно изогнутые.

Кости конечностей. Кости конечностей в основном представлены обломками, но, судя по двум полным плюсневым костям (К-806, К-3045), квабейская газель обладала высокими и стройными конечностями.

Плечевая кость (humerus) представлена только дистальными концами, в двух случаях (К-838, К-964) в сочленении с лучевыми костями. Для нижнего блока плечевой кости характерна довольно глубокая сагиттальная бороздка и крупные размеры (табл. 63).

От *лучевой кости* (radius) имеются как верхние, так и нижние суставные концы. Эта кость у квабейской газели довольно крупная (табл. 63). Диафиз кости заметно изогнут. Верхний суставной отдел относительно расширен. Латеральный связочный бугор хорошо выражен.

На дистальном конце лучевой кости обращает на себя внимание относительно глубокий желоб для сухожилия и сильные связочные бугры.

Пястная кость (M_5) представлена многочисленными обломками, иногда со значительной частью диафиза, но нет ни одной полной метакарпальной кости.

Верхний суставной конец кости незначительно расширен. Верхние суставные фasetки почти плоские. Диафиз со спинко-

вой стороны сильно выпуклый (продольная бороздка на ней не заметна). Над дистальным суставным блоком имеется маленькое сосудистое отверстие. В целом суставной блок почти четырехугольный. Суставные валики относительно тупые спереди, но острые сзади.

Большая берцовая кость (femur) в основном представлена дистальными концами. Имеется лишь один незначительный фрагмент верхнего суставного отдела (К-825). Среди дистальных концов одна кость (К-282) найдена в сочленении с астрагалом, пяточной костью и другими костями заплюсны. Диафиз большой берцовой кости чуть сплюснен спереди-назад. Медиальная лодыжка на дистальном конце довольно крупная.

Таранная кость (astragalus). Имеется несколько таранных костей хорошей сохранности, но ничем особенно не отличающихся по своему строению от соответствующей кости современных газелей.

Пяточная кость (calcaneus) представлена двумя совершенно полными образцами (К-830, К-282) и несколькими фрагментами. Кость имеет обычное для соответствующей кости газелей строение.

Плюсневая кость (mt). Как уже было отмечено, эта кость в коллекции представлена двумя полными экземплярами и несколькими верхними и нижними суставными отделами.

Плюсневая кость довольно длинная (табл. 63) и стройная. Передняя поверхность диафиза заметно выпукла, продольный желобок на протяжении всего диафиза незаметен, но чуть выше дистального блока намечается короткий желобок, ограниченный с боков высокими гребнеподобными возвышениями.

На верхнем суставном конце основные фасетки для сочленения с заплюсневыми костями относительно узкие и заметно вогнуты. Строение нижнего суставного блока такое же, как на пяточной кости.

Фаланги. Имеется несколько первых и вторых фаланг, а также два верхних отдела копытных фаланг, строение которых ничем особенно не отличается от строения соответствующих костей современных газелей.

Общие замечания. Систематика ископаемых газелей в основном базируется на строении роговых отростков, хотя этот признак весьма изменчив и не всегда надежен. Прав Джентри (1966, стр. 52), указывая, что сходство строения роговых отростков ископаемых газелей еще не говорит о том, что они филогенетически родственны между собой.

С другой стороны, признаки строения черепа и зубов еще более расплывчаты и вряд ли могут быть положены в основу систематики данной группы животных. Приходится все же опираться на строение роговых отростков, учитывая, однако, где это возможно, особенности строения черепа и зубов.

Отличия квабейской газели от большинства европейских видов *Gazella* очевидны.

От *G. longicornis* Andree квабейская газель отличается более крупными размерами, менее крутой постановкой и значительной загнутостью назад роговых отростков, а также круглым поперечным сечением рогового стержня, в противоположность удлинено-эллиптическому у *G. longicornis* (Андре, 1926, стр. 169).

На первый взгляд многое сближает квабейскую форму с *G. mitilini* Pilgrim из Самоса (Пилгрим, Хопвуд, 1928). Общими в характеристике сравниваемых газелей являются: почти одинаково крупные размеры (хотя самосская форма все же мельче квабейской), длинные роговые отростки; почти одинаковая степень загнутоости назад роговых стержней и неширокая расстановка в основаниях роговых отростков.

Наряду со сходством между сравниваемыми формами есть и различия, выражающиеся в основном в наличии умеренно расходящихся роговых отростков у квабейской газели, в противоположность почти параллельным у *G. mitilini*, и почти круглого поперечного сечения стержней у квабейской формы, в отличие от эллиптического у самосской газели.

Квабейская газель отличается от *G. schlosseri* (Павлова, 1914, стр. 21) более крупными размерами, длинными роговыми отростками, отсутствием бороздок на роговых стержнях, более изогнутыми роговыми отростками и отсутствием добавочных столбиков на верхнекоренных зубах.

От пикермийской *G. capricornis* Wagner (= *G. brevicornis* Roth. et Wagner) квабейская газель отличается крупными размерами, широким расхождением роговых стержней, в противоположность параллельным у *G. capricornis* (Пилгрим, Хопвуд, 1928, стр. 10) и большей загнутостью назад роговых стержней.

G. postmitilini из Квабеби не может быть сближена и с маратинской *G. rodleri* Pilgr. et Norw., которая характеризуется козлообразным скручиванием роговых отростков и совершенно гладкими, лишенными желобков роговыми отростками (Пилгрим, Хопвуд, 1928, стр. 17).

Еще значительнее расхождение между квабейской газелью и *G. desperdita* Gervais из Кюкюрона. Оно выражается в более крупных размерах квабейской формы, более длинных роговых отростках, в их сближении у основания и в почти круглом поперечном сечении стержня, в отличие от треугольного у *G. desperdita* (Павлова, 1913; Пилгрим, Хопвуд, 1928; Дмитриева, 1966).

G. postmitilini из Квабеби отличается от *G. gaudryi* Schloz. (= *G. pilgrim*) более длинными роговыми отростками, близкой расстановкой роговых стержней в основаниях, почти круглым поперечным сечением стержня и отсутствием продольных бороздок (Шлоссер, 1904; Пилгрим, Хопвуд, 1928; Джентри, 1966).

Отпадает необходимость детального сравнения нашей формы

с мезотической *G. propria* Mel. из Аркнети, которая своими мелкими размерами, короткими коническими и параллельными роговыми отростками резко отличается от формы из Квабеби.

Отличия нашей формы от китайских *G. blacki* Teil. et Young (1939) и *G. dorcadoides* Bohlin (1939) почти те же, что и от *G. deperdita*. Это прежде всего более крупные размеры черепа, более длинные и массивные роговые отростки, а также менее загнутые назад роговые стержни квабебской формы.

От *G. sinensis* Teil. et Piv. квабебскую газель отличают относительно короткие, менее массивные и лишённые продольных бороздок роговые отростки (Тейяр де Шарден, Пивто, 1930). От Индийской же *G. lidekkeri* Pilg. (Пилгрим, 1937) — более крупные размеры черепа, длинные и более массивные роговые отростки, большая загнутость роговых стержней и их близкая расстановка у основания.

Анализируя результаты сравнения квабебской газели с евразийскими, мы легко убеждаемся в том, что наибольшую близость она обнаруживает с самосской *G. mitilini*, однако имеющиеся между этими формами различия в строении роговых отростков, выходящие за рамки видовых признаков, исключают возможность их отождествления.

Учитывая относительно молодой геологический возраст квабебской фауны в целом, можно было бы ожидать у квабебской газели более прогрессивные черты, чем у ранних форм. Впрочем, такие черты все же усматриваются: крупные размеры, более длинные изогнутые роговые отростки, гипсодонтные коренные зубы и замкнутая задняя долька на P_4 , свидетельствующие о лучшей приспособленности животного к питанию жесткой пищей.

Древнейшие представители рода *Gazella* отличались мелкими размерами, прямыми, тонкими и короткими, круто поставленными роговыми отростками, имеющими круглое поперечное сечение. Зубы, как правило, у них были брахиодонтны, с открытыми передней и задней дольками (Болин, 1939; Джентри, 1966).

Эволюция газелей шла по пути увеличения абсолютных размеров, удлинения роговых отростков, которые к тому же становились более уплощенными с боков, приобретая эллиптическую форму поперечного сечения и сильно изгибаясь продольно. Параллельно происходило увеличение высоты коронки зуба. По мере гипсодонтизации коренных зубов исчезали базальные столбики и бугры, усложнялся P_4 . Все эти превращения способствовали приспособлению животного к измененным условиям обитания, направляемым в сторону ксерофитизации обстановки.

Среди плейстоценовых и современных газелей нам не известны такие виды, с которыми можно было бы генетически связать квабебскую газель. По-видимому, она принадлежит к одной из многочисленных боковых ветвей газелей, не доживших до наших дней.

Таблица 62. Промеры черепа (в мм)

№	Промеры	<i>Gazella postmitilini</i> Квабеби	<i>G. lydekkeri</i> по Пилгриму (1937)	<i>G. gaudryi</i> по Болину (1935)	<i>G. deperdita</i> по Дмитриевой (1966)
1	Ширина черепа в глазницах	103	79	65—97	ок. 74
2	Длина орбит	33	34	32—40	23
3	Высота орбит	31	28	29—37	18
4	Расстояние между рогами с внешней стороны	68; 74	—	62—78	61
5	Передне-задний диа- метр рога	33; 36	26	22—28	29; 27,3
6	Поперечный диаметр рога	27; 29	21	20—22	25; 24
7	Длина рога	ок. 145	ок. 100	75—102	110; 131
8	Длина ряда корен- ных зубов	62; 68	62	50,5—63	50
9	Длина моляров	39; 42	34; 36	29,5—41	30
10	Длина премоляров	22	22,5; 26	22,4—26,5	20

№	Промеры	<i>G. mitilini</i> по Пилгриму и Хопвуд (1928)	<i>G. longicornis</i> по Андре (1926)	<i>G. propria</i> по Меладзе (1966)	<i>G. dorcadoides</i> по Болину (1935)
1	Ширина черепа в глазницах	782	82?	ок. 77	83
2	Длина орбит	—	—	—	30
3	Высота орбит	—	—	—	21; 30
4	Расстояние между ро- гами с внешней сто- роны	—	65	—	—
5	Передне-задний диа- метр рога	34	28	ок. 26	20; 22
6	Поперечный диаметр рога	26	22	ок. 20	16; 18
7	Длина рога	150	160?	ок. 117	—
8	Длина ряда коренных зубов	—	—	—	—
9	Длина моляров	—	—	28	—
10	Длина премоляров	—	—	19	—

Таблица 63. Промеры костей конечностей (в мм)

№	Промеры	Пле- чевая кость	Луче- вая кость	Пяст- ная кость	Большая сердцо- вая кость	Та- ран- ная кость	Пя- точ- ная кость	Плюсневая кость
1	Полная длина	—	—	—	—	25—28	60	170; 169
2	Ширина верхнего конца	—	22—26	19—24	27	17—18	13	18; 19
3	Поперечник верх- него конца	—	13—16	17—20	20	15—16	17	19; 22
4	Ширина нижнего конца	22—25	23—24	21—23	23—25	16—18	16	22; 21
5	Поперечник ниж- него конца	24—25	16—19	15—18	17—20	13—14	23	15; 15
6	Ширина диафиза	12—13	16—18	12—14	15—16	—	—	12; 12
7	Поперечник диа- физа	17—19	9—12	11—12	12—13	—	—	14; 15

Типовой вид.— *Parastrepsiceros sokolovi* Vekua (1968; Квабеби; акчагыл).

Диагноз. Антилопа крупных размеров (ширина черепа в глазницах 132 мм; высота в затылке 70 мм). Мозговая часть черепа относительно длинная и широкая; теменная часть supraorbitale занимает почти всю дорсальную поверхность мозговой коробки; излом оси черепа средний (около 65°). Роговые отростки длинные, массивные, круто поставленные, свернуты в открытую спираль на полтора оборота, умеренно скручены, из имеющих двух килей задне-наружный развит сильнее, а передне-внутренний хорошо выражен только в верхней половине. Зубы умеренно гипсодонтные, верхние коренные лишены добавочных бугорков, а на нижних коренных имеются только передние складки; P₄ с замкнутой передней долиной.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. По такому признаку, как гетеронимно скрученные роговые отростки, квабебская винторогая антилопа может принадлежать только трибе Tragelaphini. Однако следует коснуться все же вопроса об ее отношении к представителям подсем. Caprinae, и в частности подтрибы Caprina.

Необходимость сравнения квабебской антилопы с Caprina вызвана тем обстоятельством, что среди последних встречаются формы (*Capra falconeri* и *Capra hispanica*), имеющие хорошо развитые гетеронимно скрученные роговые отростки.

При близком сравнении квабебской винторогой антилопы с представителями подсем. Caprinae выявляется ряд существенных отличий, исключающих родственную близость между ними.

1. У представителей Caprinae, в том числе *C. falconeri* и *C. hispanica*, роговые отростки пневматизированы до верхушек.

У квабебской винторогой антилопы рога совершенно лишены внутренней полости, даже в основании стержней.

2. Капринам свойствен резкий излом оси черепа. Череп квабебской винторогой антилопы, несомненно, уступает черепу каприна в степени развития этого признака.

3. Basioccipitale у подсем. Caprinae почти плоское и короткое; ширина его передней части почти всегда больше или равна ширине задней (Соколов, 1953, стр. 141).

У квабебской винторогой антилопы basioccipitale удлиненное, относительно широкое, заметно суживающееся впереди, с сильными продольными валиками по бокам и глубоким сагиттальным желобком.

4. Подсем. *Carpinae* характеризуется сильно выступающими в стороны трубкообразными глазницами.

У квабебской винторогой антилопы глазницы не выступают в стороны.

Это сравнение показывает, что квабебская винторогоя антилопа не связана филогенетически с подсем. *Carpinae*. Имеется лишь видимое сходство в строении роговых отростков с винторогими козлами *Capra falconeri* и *C. hispanica*. С черепами этих форм мы имели возможность ознакомиться не только по литературным данным, но и по краниологическим материалам коллекции Зоологического института в Ленинграде.

Хотя *C. falconeri* и имеет гетеронимно скрученные роговые отростки, характер скручивания (полускрученные, полусвернутые), расположение килей (передне-внутреннее и задне-внутреннее) и полуокруглая форма поперечного сечения рога, не говоря уже о сильно пневматизированных роговых отростках (в отличие от сильно скрученных, непневматизированных, сильно расходящихся роговых отростков у квабебской формы), совершенно исключают даже отдаленное сближение винторогого козла с квабебской винторогой антилопой.

Еще нагляднее расхождение в строении черепа и роговых отростков между квабебским видом и *C. hispanica*. Последний характеризуется совершенно иной формой роговых отростков, чем у квабебской винторогой антилопы: гетеронимное скручивание у испанского козла весьма незначительно, а пневматизация роговых стержней выражена сильнее, чем даже у *C. falconeri*.

О принадлежности квабебской винторогой антилопы к трибе *Tragelaphini* ясно свидетельствуют как гетеронимно скрученные роговые отростки, так и массивность роговых стержней, их форма и расположение, некоторые характерные черты строения зарогового отдела черепа, а также возможно, своеобразное строение коренных зубов, совершенно лишенных добавочных элементов.

Несмотря на отмеченную близость квабебской винторогой антилопы с *Tragelaphini*, она не может быть отождествлена ни с одним из известных современных и ископаемых родов этой трибы. Детальное сравнение описываемой формы с другими родами трибы убедило нас в том, что квабебская винторогоя антилопа принадлежит к новому, не известному до сих пор роду и виду трибы *Tragelaphini*. Мы ее выделили под названием *Parastrepsiceros sokolovi*.

Новый род *Parastrepsiceros* из Квабеби отличается от представителей *Tragelaphus* Bl. относительно крупными размерами, сильной скрученностью роговых отростков, двумя хорошо выраженными киями на роговых отростках и почти круглым поперечным сечением роговых отростков, в противоположность относительно слабо скрученным роговым отросткам у сравниваемого рода, имеющим при этом три хорошо развитых кия на стержнях.

Квабевский род *Parastrepsiceros* резко отличается от рода *Taurotragus Wagner* относительно меньшими общими размерами, двумя киями на роговых отростках, ясно выраженной свернутостью и лировидной изогнутостью роговых стержней, в отличие от прямых, своеобразно скрученных только у основания, трехкилевых, с треугольным поперечным сечением роговых отростков у *Taurotragus Wagner*, у которого, кроме того, роговые стержни имеют развитую почти до вершины стержня внутреннюю полость (Соколов, 1953, стр. 120).

Бросается в глаза некоторое сходство квабевской антилопы с представителями рода *Strepsiceros* Frisch, выражающееся в основном в постановке роговых отростков, в строении полускрученных, полусвернутых роговых стержней и в почти одинаковом профиле зароговой части черепа. Впрочем, сходство между сравниваемыми антилопами этим и ограничивается. *Strepsiceros* относительно мельче квабевской антилопы, и его роговые отростки несут на себе три хорошо выраженных кия, вследствие чего поперечное сечение рога у представителей этого рода треугольное (Соколов, 1953; Лики, 1965).

Не может быть сблизена квабевская антилопа и с родом *Palaeoreas* Gaudry, который заметно уступает по размерам черепа первой, имеет почти прямые, хотя и гетеронимно скрученные, но не свернутые роговые отростки. Отличается и расположением их килей. У *Palaeoreas* на роговых отростках имеются передний и задне-наружный кили, в противоположность задне-наружному и передне-внутреннему у *Parastrepsiceros*.

Существенно отличаются от квабевской антилопы представители вымерших родов *Protragelaphus* Dames, *Helicotragus* Pal. и *Hemistrepsiceros* Pilg. Помимо того, что у перечисленных форм роговые отростки однокилевые, они отличаются и другими особенностями. Так, квабевская антилопа разнится от *Protragelaphus* несколько иным профилем зароговой части черепа, более крутой постановкой роговых отростков и относительно крупными размерами. Почти те же признаки отличают квабевскую антилопу от *Hemistrepsiceros* и *Helicotragus*. Последний, кроме того, отличается сильным выступанием глазниц в стороны, чего нельзя заметить на черепе *Parastrepsiceros*.

Нижнеплиоценовый род из Самоса и Мараги *Prostrepsiceros major*, хотя и имеет такие же роговые отростки, как у квабевской антилопы, с двумя довольно рельефными киями, но у него иное, чем у нашей формы, расположение килей (переднее и заднее). Кроме того, у *Prostrepsiceros* рога сильно наклонены назад и имеют не круглое, как у *Parastrepsiceros*, поперечное сечение, а удлиненноовальное, с плоскими поверхностями (Пилгрим и Хопвуд, 1928, стр. 89; Соколов, 1953, стр. 122).

Относительно укороченная зароговая часть черепа, прямые штопорообразно скрученные роговые стержни, продольноовальное,

почти плоское поперечное сечение у *Spirocerus* Boule et Teil. делают излишним детальное сравнение этой формы с квабейской антилопой, которая к тому же заметно крупнее *Spirocerus*.

Те же признаки отличают *Parastrepsiceros* от *Gazellospira* Pilg. et Schaub. и *Antilospira* Teil. et Young, у которых, кроме того, иное расположение килей на роговых отростках, многочисленные довольно глубокие продольные бороздки и относительно короткие, но широко расставленные в основаниях роговые отростки.

Различия, чем какие-либо из сравниваемых родов винторогих антилоп, отличаются от квабейской формы китайские *Sinoreas* Teil. et Tras. и *Lyrocerus* Teil. et Tras. Вогнутая лобная поверхность между роговыми отростками, почти прямые роговые стержни (особенно у *Sinoreas*), сильная их скрученность, асимметричное поперечное сечение рога и другие особенности строения черепа и роговых отростков (Тейяр де Шарден, Труссар, 1938, стр. 73—79) исключают возможность даже отдаленного сближения описываемой антилопы с китайскими формами.

Мало общего, по крайней мере, по форме и строению роговых отростков между квабейской *Parastrepsiceros* и индийской *Sivoreas* Pilg. Последний относительно мельче квабейской антилопы, имеет передний и задний кили и эллипсоидное поперечное сечение рога.

Проведенное нами сравнение показало, что квабейская винторогая антилопа, принадлежащая, несомненно, к трибе Tragelaphini, не может быть отождествлена ни с одним из известных современных и ископаемых родов этой трибы.

На основании выявленных особенностей в строении черепа и роговых отростков квабейской винторогой антилопы мы сочли возможным, как уже было отмечено, выделить ее в новый род и вид *Parastrepsiceros sokolovi*.

Parastrepsiceros sokolovi Vekua

Рис. 62—64; табл. XXXIII, фиг. 1—3

Голотип. Фрагмент черепа с зароговой частью и роговыми отростками. Коллекция Института палеобиологии АН Груз. ССР, К-604; Квабеби (Восточная Грузия); акчагыл.

Диагноз. Тот же, что и для рода.

Материал. Череп (К-604). На черепе сохранились зароговой отдел с кондилусами и базальной частью черепа, а также часть лобных костей и роговые отростки. Целиком обломана лицевая часть.

Череп (К-601). Имеется только мозговая коробка с затылком, часть basioccipitale и незначительный фрагмент лобной поверхно-

сти. Лицевая часть обломана. Из роговых стержней целиком сохранился только правый. Левый роговой стержень обломан в верхней половине.

Череп (К-597) с деформированным зароговым отделом; обломаны лицевая и базальная части черепа и верхняя половина левого рогового отростка.

Череп (К-605) с сильно деформированным зароговым отделом. Обломаны вентральная часть мозговой коробки и лицевая часть. Правый роговой отросток полный, а у левого недостает верхней половины.

Череп (К-603) с сильно деформированным зароговым отделом. Хорошо сохранились затылочная часть, basioccipitale и левый роговой отросток. Обломаны лицевая часть и правый роговой стержень.

Череп (К-600) с деформированным мозговым отделом. Хорошо сохранились роговые стержни, за исключением вершук. Частично сохранился и лобный отдел. Лицевая часть обломана на уровне передних краев глазниц.

Фрагмент черепа (К-598). От черепа остались только целые роговые отростки, незначительная часть лобной поверхности и узкая полоса зароговой части черепа.

Десять изолированных роговых стержней. Из них два (К-599 и К-188) относительно полные.

Материал, условно относимый нами к *Parastrepsiceros sokolovi*: 1. Верхнечелюстные кости с полной серией коренных зубов (К-596). 2. Нёбная часть черепа с почти полным рядом верхнекоренных зубов (К-602). 3. Фрагмент верхней челюсти, с сильно стертыми P^2-M^3 (К-122). 4. Фрагмент верхней челюсти с M^2-M^3 (К-106). 5. Фрагмент верхней челюсти со среднестертыми M^2-M^3 (К-112). 6. Фрагмент верхней челюсти с сильностертым M^3 (К-123). 7. Фрагмент верхней челюсти с сильностертыми P^2-P^4 (К-119). 8. Фрагмент верхней челюсти с P^2-P^4 (К-108).

Нижняя челюсть: 1. Полная правая ветвь (К-974). 2. Фрагмент правой горизонтальной ветви с P_3-M_3 (К-136). 3. Фрагмент правой горизонтальной ветви с P_3-M_3 (К-160). 4. Фрагмент правой горизонтальной ветви с P_4-M_3 (К-164). 5. Фрагмент левой горизонтальной ветви с P_4-M_3 (К-117). 6. Фрагмент левой горизонтальной ветви с M_1-M_3 (К-159). 7. Фрагмент горизонтальной ветви с M_2-M_3 (К-159). 8. Шесть изолированных M_3 . 9. Резцовая часть с полным рядом резцов (К-975).

Кости конечностей. Плечевая кость. Одна плечевая кость почти полной сохранности (К-654) и девять дистальных суставных блоков.

Лучевая кость. Имеются два радиуса хорошей сохранности (К-652; К-207) и обломки проксимальных (4 шт.) и дистальных (5 шт.) концов.

Пястная кость. Пястные кости представлены только обломками верхних (4 шт.) и нижних (2 шт.) суставных головок, причем на одной из них сохранилась значительная часть диафиза.

Бедренная кость представлена очень фрагментарным материалом. Из имеющихся двух обломков бедренной кости один верхний, а другой — нижний конец кости.

Большая берцовая кость также представлена довольно скудными остатками (один верхний и три нижних суставных отдела).

Таранная кость. Имеется шесть полных таранных костей.

Пяточная кость. Из имеющихся пяточных костей две (К-471, К-378) целые. Найдены в сочленении с другими предплюсневыми костями.

Плюсневая кость. Имеются одна полная плюсневая кость, семь проксимальных отделов и одна дистальная часть со значительным диафизом.

Описание и сравнение

Череп. Мы располагаем несколькими (8 экз.) черепами с более или менее хорошо сохранившейся роговой частью и роговыми отростками. На некоторых образцах имеется базальная часть черепа и лобный отдел, но лицевая часть и, следовательно, зубы на всех экземплярах недостают. Очевидно, в процессе транспортировки скелета животного к месту захоронения фауны лицевая часть легко обламывалась и как более легкая, чем мозговая, несущая довольно мощные роговые отростки, уносилась водой дальше и разрушалась либо захоронялась в другом месте. Возможно, этим и объясняется тот факт, что, при обилии в коллекции черепов с роговыми отростками и роговой частью, почти отсутствуют даже фрагменты лицевой части черепа.

О зубах *Parastrepsiceros* мы можем судить только по изолированным челюстям и зубам, принадлежность которых к описываемому роду у нас не вызывает сомнения, но так как они найдены не в сочленении, приходится относить их к *Parastrepsiceros sokolovi* условно.

Череп довольно крупных размеров (ширина черепа на уровне глазниц 132 мм). Роговая часть хорошо развита (длина роговой части черепа от лобно-теменного шва до заднего края затылочных мышцелков 110—125 мм). Угол излома оси черепа умеренный (около 65°). По этому признаку *Parastrepsiceros* близок к современным *Tragelaphus* и *Strepsiceros*, но отличается от *Taurotragus*, у которого излом оси черепа выражен относительно сильнее. Затылочная кость довольно круто поставлена и расположена под большим углом к дорсальной поверхности черепа. Затылочная поверхность относительно низкая, но широкая, со значительным сагиттальным гребнем.

Профиль роговой части черепа умеренно выпуклый. Этим

новый род явно отличается от *Palaeoreas*, которому свойствен почти прямой профиль зароговой части черепа, и особенно от *Taurotragus* с его вогнутым профилем того же отдела черепа (Соколов, 1953, стр. 120—121).

Теменная часть supraoccipitale занимает почти всю дорсальную поверхность зароговой части черепа. Лобно-теменной шов проходит непосредственно позади основания роговых стержней. Упомянутый шов в основном прямой, за исключением срединной части, где он образует клинообразный выступ, расположенный между основаниями роговых отростков, давая начало лобному сагиттальному гребешку.

Чешуя затылочной кости переходит узкой полосой на дорсальную поверхность зароговой части черепа. Затылочный гребень очень массивный, частично нависает над затылочной поверхностью. Затылочные мышцелки широкие и относительно низкие, чуть сдвинутые назад. Большое затылочное отверстие крупных размеров (наибольший диаметр 25—27 мм).

Глазницы, по-видимому, большие, почти не выступающие в стороны. Хотя лобные кости обломаны, сохранившиеся фрагменты дают приблизительное представление об их строении: на поверхности этих костей развиты довольно глубокие надглазничные ямки, но отсутствует даже намек на надглазничные отверстия; вдоль лобного шва тянется довольно рельефный гребешок.

Basioccipitale довольно широкое, удлиненнопрямоугольной формы, с незначительным передним сужением. По бокам кости развиты продольные валики, а между валиками тянется глубокий желобок. Передние и задние пары бугров очень рельефные.

По форме basioccipitale *Parastrepsiceros* почти не отличим от *Palaeoreas* и *Protragelaphus*, частично уподобляется *Prostrepsiceros*, но существенно отличается от *Gazellospira*.

Мощные длинные роговые отростки имеются, по-видимому, как у самцов, так и у самок (рис. 62; табл. XXXIII, фиг. 1). Возможно, самки (К-598) имели более изящные и относительно более прямые роговые отростки, чем самцы. Рога поставлены круто, основаниями расположены непосредственно над задним краем глазниц, гетеронимно полусвернутые, полускрученные на полтора оборота, лировидно расходящиеся. По форме постановки и степени свертывания роговых отростков *Parastrepsiceros* близок к *Strepsiceros* и отчасти к *Helicotragus* (Пилгрим, Хопвуд, 1928, стр. 18—23).

Рога массивные, без внутренней полости, даже в основании. Форма поперечного сечения в основном круглая, если не считать килей. Только у основания роговые отростки сзади сплющены, и поэтому на этом отрезке стержня его поперечный диаметр больше передне-заднего.

Роговые отростки несут на себе два хорошо выраженных киля: задне-наружный и передне-внутренний. При этом задне-наруж-

ный киль выражен сильнее на всем протяжении рогового отростка, а передне-внутренний делается резче только в верхней половине. По бокам передне-внутреннего кила, вернее в его верхней половине, имеются очень слабые желобки.

Большинство из вымерших родов *Tragelaphini* имеет так же, как и *Parastrepsiceros*, по два кила на роговых отростках, но все они отличаются друг от друга и от *Parastrepsiceros* иным расположением килей и степенью скручивания роговых стержней. Так, у *Palaeoreas* из имеющихся на роговых отростках двух килей один передний, а другой задний, в противоположность задне-наружному и передне-внутреннему у *Parastrepsiceros*.

Такими же, как у *Palaeoreas*, роговые отростки с передним и задним килями имеются у *Prostrepsiceros*, *Antilospira*, *Sinoreas*, *Lyroceros* и *Sivoreas*.

У *Helicotragus* кили расположены на роговых стержнях с задне-внутренней и задне-наружной сторон. И только у *Spirocerus* имеется так же, как и у *Parastrepsiceros*, передне-внутреннее и задне-наружное положение килей. Однако рога *Spirocerus* совершенно отличаются от рогов *Parastrepsiceros* формой скручивания рогового стержня, не говоря уж о других отличиях, отмеченных выше.

Нам уже пришлось отметить, что описываемые здесь зубы мы относим к парастрепсицеросу условно, хотя их размеры, форма и

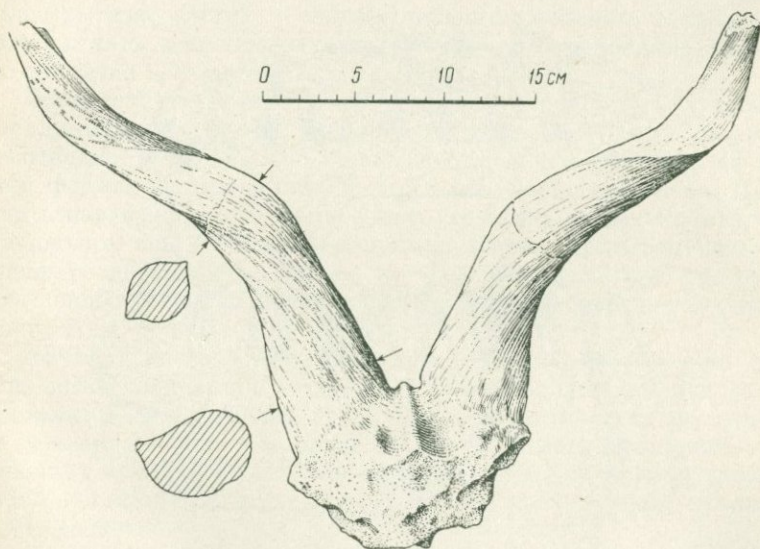


Рис. 62. *Parastrepsiceros sokolovi* Vek. Фрагмент черепа с роговыми стержнями

строение не оставляют сомнения в том, что они должны принадлежать этому роду.

Верхние коренные зубы средних размеров (табл. 65), умеренно гипсодонтные (рис. 63, табл. XXXIII, фиг. 2). Задние коренные практически лишены добавочных бугорков. На наружных долях, в передне-наружной части зуба, ребра отсутствуют или едва намечаются. Стили имеются, но не дифференцированы. Передне-коренные зубы приблизительно одинаковых размеров. Длина ряда переднекоренных составляет 31,6—36,8% длины всего ряда коренных зубов. Такой короткий ряд переднекоренных зубов не отмечается ни у одного представителя трибы *Tragelaphini*, но он достигнут не за счет редукции премоляров, а за счет сильно развитого талона на M^3 , увеличивающего общую длину ряда коренных. Без учета талона эта величина была бы заметно больше.

Нижние коренные зубы средних размеров (табл. 66), умеренно гипсодонтные, лишены добавочных столбиков (рис. 64). Передняя складка на последнем коренном зубе выражена относительно слабо. На передних молярах (M_1 — M_2) от передней складки остались только едва заметные следы, но по всему видно, что они были довольно значительными. Последний премоляр (P_4) имеет замкнутую переднюю долинку. Задняя долинка очень узкая и глубокая.

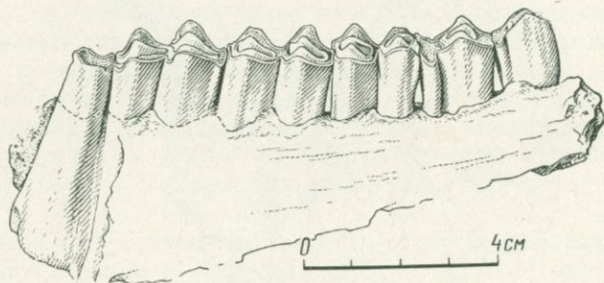
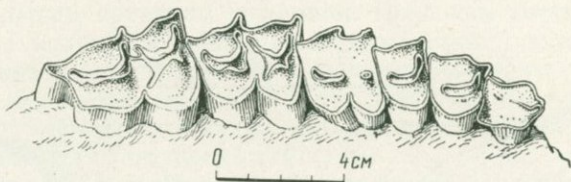


Рис. 63. *Parastrepsiceros sokolovi* Vek. Верхние коренные зубы

Рис. 64. *Parastrepsiceros sokolovi* Vek. Фрагмент нижней челюсти с P_3 — M_3

Резцы умеренно гипсодонтные. Средняя пара резцов резко расширена и имеет асимметричную форму (табл. XXXIII, фиг. 3). Остальные резцы по направлению к клыку постепенно убывают в ширине и незначительно изгибаются наружу.

Описываемые зубы нами отнесены к трагелафинам по следующим соображениям.

1. Верхнекоренные зубы совершенно лишены добавочных столбиков и бугорков.

2. На нижних коренных ребра развиты очень слабо, а стили не дифференцированы.

3. Нижние коренные имеют передне-наружные складки.

4. Передняя долинка P_4 замкнута.

Совокупность всех этих особенностей в строении коренных зубов свойственна только представителям трибы *Tragelaphini*.

Кости конечностей. О зубах *Parastrepsiceros* мы писали, что они могут быть отнесены к этому роду со значительной долей уверенности. К сожалению, мы не можем сказать то же о костях конечностей.

Все же, учитывая относительные размеры и общую форму, особенно относительную легкость строения посткраниального скелета современных *Tragelaphini*, мы выбрали из имеющегося у нас квабеского материала кости конечностей, которые, на наш взгляд, больше всего подходят к *Parastrepsiceros sokolovi*. Нельзя, конечно, категорически утверждать, что это именно так, но близость этих костей к соответствующим отделам посткраниального скелета современных трагелафин дает основание включить их описание в главу о *Parastrepsiceros*.

Плечевая кость (humerus) довольно стройная и относительно длинная (табл. 67). Большой вертлуг (trochanter major) относительно рельефный. Головка кости почти круглая, сферической формы. Дельтовидная поверхность слабо выражена. Диафиз кости почти круглого поперечного сечения, с сильно изогнутой продольной осью. Надблоковая ямка (fossa supratrochlearis) глубокая, разделенная на две части малозаметным гребнем. Суставной блок умеренно вытянутый. Средняя борозда глубокая и узкая.

Лучевая кость (radius). Лучевая кость относительно стройная, легко сложенная (табл. 67). Проксимальный конец заметно расширенный. Суставная поверхность не отличается по строению от таковой у антилоп. Диафиз кости заметно сплюснен сзади; передняя поверхность заметно выпукла. На дистальном конце лучевой кости продольные ложбинки для прохождения сухожилий слабо развиты.

Пястная кость (mc.) Пястные кости по строению очень сходны с пястными костями современных винторогих антилоп. Верхняя суставная головка довольно широкая (табл. 67) и несет две большие суставные фасетки. Медиальная фасетка почти квадратной

формы, незначительно вогнутая посередине. Латеральная фасетка треугольная.

Диафиз пястной кости довольно изящный. На передней поверхности едва намечается продольная ложбинка. Над нижним суставным блоком помещается хорошо заметный *foramen nutritium*.

Таранная кость (astragalus). Таранные кости хорошо сохранились. Одна из них (К-648) находится в сочленении с другими (большая берцовая, пяточная, плюсневая) костями.

Кость вытянута в длину, умеренно широкая и довольно изящная (табл. 67). Особых отличий от таранной кости винторогих антилоп мы не заметили. Обращает на себя внимание довольно глубокое задне-латеральное углубление для сочленения задней фасетки скафокубоидальной кости. Медиальное же углубление относительно неглубокое и лежит выше латерального. Фасетка для пяточной кости относительно маленькая и миндалевидной формы.

Пяточная кость (calcaneus) довольно длинная и изящная (табл. 67), не расширяющаяся книзу. Тело кости тонкое и стройное; головка с довольно широкой бороздкой на задней стороне. Главная фасетка для сочленения с таранной костью умеренно широкая, незначительно отогнутая вверх. Фасетка для сочленения с скафокубоидной костью лентовидной формы.

Scaphocuboideum. Кость имеет квадратную форму. Латеральная фасетка для пяточной кости узкая, но длинная. Кубоидальный отросток довольно высокий и массивный.

Дистальная фасетка для плюсневой кости лежит косо к продольной оси кости и имеет овальную форму.

Плюсневая кость (mt) длинная и стройная (табл. 67). Диафиз кости постепенно суживается к срединной части, а к дистальному концу снова расширяется. На передней поверхности диафиза имеется довольно широкая ложбинка. Медиальный борт ложбинки заметно выше латерального. *Foramen nutritium* небольших размеров и расположен непосредственно над суставным блоком. Передняя поверхность диафиза на этом уровне округленно-выпуклая; задняя поверхность незначительно вогнута.

Общие замечания. На территории Советского Союза имеются лишь единичные находки остатков винторогих антилоп. Все они разбросаны на обширнейшей площади и приурочены к разным стратиграфическим горизонтам.

Из сарматских отложений Гребенников (Павлова, 1913—1915) и Тараклии (Хоменко, 1913) описаны остатки *Protragelaphus*, а из тех же отложений Крыма *Palaeoreas*. С Северного Кавказа И. И. Соколов (1955) описывает какую-то плиоценовую винторогую антилопу *Tragelaphus* sp. В верхнеплиоценовых отложениях Южного Урала установлена какая-то крупная антилопа, условно относимая к трибе *Tragelaphini* (Яхимович, 1959). Более часты

остатки винторогих антилоп в плейстоценовых отложениях. Находки этих ископаемых антилоп указываются в плейстоцене Грузии (*Sinoreas*; Соколов, Векуа, 1966), на Тамани (*Tragelaphus* sp., *Strepsicerotini*; Верещагин, 1957, 1959), в Забайкалье (*Spirocerus*; Павлова, 1910; Буль, Тейяр де Шарден, 1928; Громов, 1946; Соколов, 1959; Вангенгейм, 1966а), Прииртышья (*Antilospira*; Камбаритдинов, 1966); близ Тирасполя (*Spirocerus* sp.; Давид, 1963).

Перечисленные находки, за исключением *Spirocerus* из Забайкалья, представлены довольно фрагментарными остатками и большинство из них относится к винторогим антилопам условно. Несравненно полнее материал по квабейской *Parastrepsicerus*.

Квабейская винторогая антилопа представляется нам более специализированной формой, чем любой из современных и ископаемых видов этой группы. На такую мысль наводят умеренно гипсодонтные зубы у *Parastrepsicerus sokolovi*, не свойственные обычно винторогим антилопам. Некоторое сходство в степени гипсодонтии намечается лишь у *Taurotragus* (*T. oryx*), имеющим относительно высококоронковые зубы и обитающим, в отличие от других современных винторогих антилоп, в саванных и полупустынных условиях.

Систематика винторогих антилоп (триба *Tragelaphini*) сложна и довольно запутана, что вызвано неполнотой ископаемого материала. Передки были случаи, когда одну и ту же форму относили к разным родам, а некоторые роды винторогих антилоп (*Protragelaphus*, *Helicotragus*, *Antilospira* и др.) помещались в подсем. *Gazellinae* (Пилгрим, Хопвуд, 1928; Пилгрим, Шауб, 1939).

На наш взгляд, наиболее стройная систематика полорогих, и в частности винторогих, антилоп была предложена И. И. Соколовым (1953), который учитывал при разработке своей классификации не только форму и строение роговых отростков, но и всю совокупность доступных морфологических и анатомических особенностей животного.

Мы уже касались работы А. В. Джентри (1968) и его концепции, согласно которой все ископаемые гиппотрагины из местонахождений гиппарионовых фаун Евразии являются капринами. Аналогично решает упомянутый автор вопрос об ископаемых трагелафинах, относя их к трибе *Sargini*. Мы попытаемся показать насколько это соответствует истине.

1. По наблюдениям Джентри, в онтогенетическом развитии рассматриваемых антилоп венечный шов не исчезает в ранней стадии (сохраняется у взрослых особей), чем якобы ископаемые трагелафины приближаются к капринам.

Насколько мы знаем, венечный шов действительно сохраняется у взрослых ископаемых трагелафин, но тот же шов в резко выраженной форме сохраняется в течение всей индивидуальной жизни у представителей *Hippotraginae*, *Gazellinae* и многих дру-

гих групп Bovidae. Следует ли из этого, что они близки или тождественны капринам? Кстати, не у всех представителей Caprinae этот признак выражен столь отчетливо: существуют формы и даже отдельные группы каприны (триба Nemorhaedini; *Nemorhaedus caudatus*), у которых венечный шов сходит на нет в относительно ранней стадии индивидуального развития.

2. Джентри считает, что относительно большой излом оси черепа самосских антилоп указывает на их близость к Caprini. Действительно, Caprinae свойствен довольно сильный излом черепа, но он далеко не одинаково выражен у всех представителей этого подсемейства. По И. И. Соколову (1953, стр. 49, табл. 1), эта величина для Caprinae колеблется от 38 до 83°, а у собственно Caprini от 62 до 83° (за исключением *Oreamnos Raf.*, у которого излом черепа относительно слабый — 55—60°).

У трагелафин излом оси черепа средний: он редко спускается ниже 50° (современный *Tragelaphus Bl.* и ископаемый *Palaeoreas Gaudry*) и никогда не бывает выше 70° (современный *Taurotragus Wagner* и ископаемый *Parastrepsiceros Vekua*). Таким образом, и этот признак не может служить доводом в пользу отнесения ископаемых евразийских трагелафин к Caprini. Наоборот, по степени излома оси черепа ископаемые формы Tragelaphini очень близки или почти не отличимы от современных представителей этой трибы.

3. Следующий признак, по Джентри, заключается в том, что орбитальная поверхность слезной кости у ископаемых трагелафин расположена сравнительно под малым углом к лицевой поверхности, что их якобы сближает с Caprini.

Этот признак с трудом поддается исследованию, особенно на ископаемом материале, который в подавляющем большинстве представлен фрагментарными и сильно деформированными остатками. Но если даже допустить, что евразийские трагелафины действительно имеют сходное с капринами расположение слезных костей (систематическая ценность которого весьма спорна, а функциональное значение едва поддается толкованию), может ли это указывать на филогенетическую близость описываемых трагелафин к капринам, столь отдаленным друг от друга весьма существенными особенностями в строении черепа и посткраниального скелета?

4. По Джентри, наличие у ископаемых трагелафин предглазничных ямок, отсутствующих у современных форм, говорит в пользу их сближения с Caprini.

Мы можем возразить автору, что не у всех групп Caprini в одинаковой степени выражен этот признак. Имеются формы, у которых предглазничные ямки совершенно отсутствуют. Даже такие близкие друг к другу роды Caprini, как *Capra* и *Ovis*, резко разнятся по этому признаку: у представителей *Capra* предглазничные ямки отсутствуют, а у *Ovis* они имеются. Больше

того, хотя большинство форм рода *Ovis* L. имеет хорошо выраженные предглазничные ямки, у некоторых видов (*Ovis nivicola*) они едва заметны, а у других (подроды *Ammotragus* и *Pseudois*) вовсе отсутствуют (Соколов, 1953, стр. 152). Из сказанного следует, что если этот признак непригоден для диагностики внутри рода, то тем более неприемлем в качестве систематического признака более крупных таксономических единиц.

Суммируя изложенное, мы приходим к выводу, что признаки, отмеченные Джентри, в силу их широкой изменчивости, а также недоступности наблюдению на ископаемом материале не могут служить достаточно убедительными доводами в пользу отнесения ископаемых винторогих антилоп Евразии к *Caprini*.

Невольно возникает вопрос, следовало ли вообще заострять внимание на каких-то трудно улавливаемых признаках сходства или различия между *Caprini* и ископаемыми представителями *Tragelaphini*, когда существует немало весьма важных диагностических признаков, по которым эти группы животных резко отличаются друг от друга. Отметим лишь наиболее существенные:

1. У представителей *Caprini* роговые отростки пневматизированы до верхушек.

Рога *Tragelaphini* лишены внутренней полости (исключение составляет лишь *Taurotragus*).

2. *Basioccipitale* у каприн короткое, широкое, плоское, квадратной формы; ширина его передней части почти всегда больше ширины задней; передние парные мускульные бугры широко расставлены.

Tragelaphini имеют относительно удлиненное *basioccipitale*, заметно или резко суживающееся кпереди, с хорошо выраженными боковыми валиками и срединным желобком; передние мускульные бугры рельефные и заметно сближены.

3. Капринам свойственно сильное выступание трубкообразных глазниц в стороны.

У трагелафин глазницы не выступают в стороны и не трубкообразны.

4. Редукция премоляров у *Caprini* резко выражена: отношение длины премоляров верхней челюсти не превышает $\frac{1}{3}$ длины всего ($P^2 - M^3$) зубного ряда.

У трагелафин премоляры слабо редуцированы и отношение длины премоляров к полной длине зубного ряда редко опускается ниже 40% (исключение составляет *Parastrepsiceros*, о чем сказано в описательной части данной главы).

5. Капринам свойствен «козлий» тип резцов, чем они и отличаются от всех других подсемейств *Bovidae* (Соколов, 1953, стр. 130). Характерными особенностями резцов этого типа считаются их долотовидная форма, постепенное убывание в ширине от средних пар (I_1) к клыкам, слабое отграничение коронки от корня и слабый изгиб резцов наружу.

У трагелафин средняя пара резцов вдвое шире остальных, все резцы, включая резцоподобные клыки, заметно изогнуты наружу и граница между коронкой и корнем ясно выражена.

По всем перечисленным признакам ископаемые трагелафины Самоса, Пикерми, Квабеби и других местонахождений Евразии, несомненно, очень близки к современным представителям *Tragelaphini*, резко отличаясь от всех без исключения каприн.

Поэтому попытку Джентри отнести ископаемых трагелафин Евразии к трибе *Caprini*, как нам кажется, следует признать неудачной.

Наша попытка выяснить филогенетические связи *Parastrep-siceros* наталкивается на серьезные препятствия. Если морфологическим показателем дивергенции *Tragelaphini*, как отмечает Соколов (1953, стр. 116), является форма роговых отростков, то родственные ему формы мы должны искать среди винторогих антилоп с двухкилевыми роговыми стержнями. Но большинство из них (*Palaeoreas*, *Prostrepsiceros*, *Gazellospira*, *Antilospira*, *Sinoreas*, *Lyroceros*, *Sivoreas*) имеет совершенно иное, чем *Parastrep-siceros*, расположение килей, а именно: спереди и сзади, в противоположность передне-внутреннему и задне-наружному положению их у *Parastrep-siceros*.

Кроме того, против сближения с квабебской антилопой перечисленных форм говорят и другие признаки строения черепа, роговых отростков и зубов этих животных (открытые лопасти P_4 , наличие бороздок на рогах и их сжатость с боков у *Antilospira*; прямые с асимметричным поперечным сечением роговые отростки у *Sinoreas*; иное строение *basioecipitale*, наличие добавочных бугорков и столбиков на коренных зубах у *Gazellospira*; прямые, сильно наклоненные назад рога у *Palaeoreas* и др.).

Вполне допустима относительная близость квабебской антилопы с *Helicotragus*. Хорошо развитая зароговая часть черепа у последнего, умеренно выраженный гребешок вдоль сагиттального лобного шва, лировидно расходящиеся, с почти круглым поперечным сечением роговые отростки как будто указывают на филогенетическое родство между этими антилопами. Однако относительно слабая свернутость и отсутствие скрученности роговых отростков у *Helicotragus*, а также довольно сильное выступание в стороны глазниц могут служить серьезным возражением против их сближения.

Из современных винторогих антилоп *Strepsiceros* по некоторым признакам строения черепа (хорошо развитая зароговая часть, вдавленность лба между глазницами, почти одинаковое строение *basioecipitale*), роговых отростков (длинные, почти лировидно свернутые, круто поставленные) и коренных зубов (слабое развитие ребер и стилей, замкнутая передняя долька на P_4) близок к квабебской антилопе. Против отождествления этих родов свидетельствуют, однако, три кили на роговых отростках у современной

Таблица 64
Промеры черепа (в мм)

№	Промеры	<i>Parastrepsiceros sokolovi</i> КваБеби				<i>S'repsiceros imberbis</i>	<i>Taurotragus tragelaphus</i>
		К-601	К-604	К-606	К-597		
1	Длина зароговой части	90	—	95	110	—	—
2	Расстояние от заднего края глазниц до заднего края затылочных мыщелков	—	—	120	—	—	—
3	Расстояние от переднего края основания роговых отростков до середины затылочного гребня	95	93	99	110	—	—
4	Ширина черепа в глазницах	—	132	—	—	—	180
5	Наибольшая ширина мозговой коробки	120	113	106	130	94	150
6	Длина роговых отростков	335	302	—	—	—	—
7	Расстояние между основаниями роговых отростков с внутренней стороны	25	23	26	22	—	—
8	То же расстояние с наружной стороны	127	138	122	132	93	155
9	Расстояние между концами роговых отростков	—	445	—	—	—	—
10	Передне-задний диаметр оснований роговых отростков	48	45	44	56	35	48
11	Поперечный диаметр оснований роговых отростков	57	62	53	63	—	—
12	Высота затылка	80	72	—	82	66	92

Таблица 65

Промеры (в мм) и индексы верхних коренных зубов

№	Промеры	Parastrepsiceros sokolovi Квабеби		Taurotragus oryx	Tragelaphus scriptus	Strepsiceros imberbis
		К-596	К-602			
1	Длина ряда верхнекоренных зубов	101	90	138	64	87
2	Длина ряда премоляров	32	32	50	27	37*
3	Длина ряда моляров	68	58	85	36	50
	Премолярно-молярный индекс	47	55,1	—	—	—
	Индекс длины премоляров к полной длине зубного ряда	31,6	36,8	36,4	42,2	42,5
4	P ² { длина	12	12	—	—	—
	{ ширина	11	—	—	—	—
5	P ³ { длина	12	11,5	—	—	—
	{ ширина	13	12	—	—	—
6	P ⁴ { длина	10	12	—	—	—
	{ ширина	14	13	—	—	—
7	M ¹ { длина	16,5	13	—	—	—
	{ ширина	18	17	—	—	—
8	M ² { длина	22	20	—	—	—
	{ ширина	19	19,5	—	—	—
9	M ³ { длина	29	26	—	—	—
	{ ширина	20	20	—	—	—

Таблица 66

Промеры (в мм) и индексы нижних коренных зубов

№	Промеры	Parastrepsiceros sokolovi Квабеби			Taurotragus oryx	Tragelaphus scriptus	Strepsiceros imberbis
		К-974	К-160	К-136			
1	Длина ряда нижнекоренных зубов	98	—	—	147	68	88
2	Длина ряда премоляров	34	—	—	54	26	37
3	Длина ряда моляров	64	71	77	92	42	55
	Премолярно-молярный индекс	53,1	—	—	58,1	61,9	67,2
	Индекс длины премоляров к полной длине зубного ряда	34,6	—	—	37,7	38,2	42,0
4	P ₂ { длина	10	—	—	—	—	—
	{ ширина	7	—	—	—	—	—
5	P ₃ { длина	11,5	13	13	—	—	—
	{ ширина	8	7	9,5	—	—	—
6	P ₄ { длина	14	14,5	15,5	—	—	—
	{ ширина	9	9	11	—	—	—
7	M ₁ { длина	16	17	16	—	—	—
	{ ширина	12	11	14	—	—	—
8	M ₂ { длина	20	21	23	—	—	—
	{ ширина	12	12	14	—	—	—
9	M ₃ { длина	29	31	36	—	—	—
	{ ширина	12	12	—	—	—	—

Таблица 67

Промеры костей конечностей *Parastrepsiceros sokolovi* Квабеби (в мм)

№	Промеры	Плечевая кость	Лучевая кость	Пястная кость	Большая берцовая кость	Таранная кость	Пяточная кость	Плюсневая кость
1	Наибольшая длина кости	260	267	—	—	70—72	150	282
2	Проксимальная ширина	57	54—63	55—59	—	45—46	29	47—50
3	Передне-задний диаметр там же	66	30—32	34—38	—	38—39	40	45—49
4	Наименьшая ширина диафиза	28	31—36	—	—	—	—	30—32
5	Передне-задний диаметр диафиза	28	23—26	—	—	—	—	28—31
6	Дистальная ширина	51	54—61	—	60	44—49	40	51—52
7	Передне-задний диаметр там же	47	34—36	—	52	31—33	55	33—35

антилопы по сравнению с двумя у *Parastrepsiceros* и, что особенно важно, заметная гипсодонтность коренных зубов у последнего.

Все изложенное дает основание предположить, что квабебская винторога антилопа — одна из неизвестных до сих пор ветвей трибы *Tragelaphini*, исчезнувшей в конце плиоцена.

Труба *Bovini* Simpson, 1945

Подтриба *Bovina* Sokolov, 1953

Род *Ioribos* Vekua gen. nov.

Название рода от Iori — Иори (река в Восточной Грузии) и рода *Bos*.

Типовой вид. *Ioribos aceros* Vekua sp. nov.

Диагноз. Череп крупный, относительно удлиненный и узкий, с хорошо развитой зароговой частью; лоб широкий, плоский, не возвышающийся над уровнем глазниц; теменные гребни сильно развиты, но не раздвоены; глазницы умеренно выступают в стороны; роговые отростки отсутствуют. Коренные зубы гипсодонтные, с хорошо развитыми ребрами, стилиями и добавочными столбиками. Цемент на зубах отсутствует.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Принадлежность квабейской формы к настоящим быкам (подтриба *Bovina*) не вызывает сомнения. Общая конфигурация черепа, характер строения затылочного и лобного отделов, а также строение коренных зубов довольно точно определяют ее место не только вообще среди бовин, но даже в группе настоящих быков. Вместе с тем наличие у квабейской формы сильно развитых теменных гребней, общая форма теменной площадки и височных впадин могут навести на ложную мысль о близости описываемой формы с представителями подтрибы *Boselaphina*, у которых так же, как у *Ioribos*, сильно развитые гребни отделяют теменную область с боков от височных впадин. Последние, заметно суживаясь кзади, направляются навстречу друг другу.

Однако сходство этим и исчерпывается. Зато гораздо более существенны отличия между сравниваемыми формами, совершенно исключая возможность даже отдаленного сближения *Ioribos* с родами *Boselaphina*. Эти отличия следующие:

1. Лобная поверхность черепа квабейской формы относительно плоская и гладкая — для сравниваемой группы животных характерна шероховатая поверхность лба, усеянная костными наростами.

2. На лобной поверхности *Ioribos* нет и намека на гребни — на черепах представителей *Boselaphina* на уровне глазниц по бокам лобной поверхности развиты довольно высокие лобные гребни, ограничивающие с боков шероховатую поверхность.

3. Теменные гребни у *Ioribos* не раздваиваются и по мере приближения к затылочной поверхности постепенно уменьшаются и, далеко не доходя до затылочного гребня, совершенно исчезают.

У представителей *Boselaphina*, особенно у рецентного рода *Boselaphus*, теменные гребни раздваиваются. Одна ветвь замыкает теменную площадку, а другая, менее резко выраженная, сливается с затылочным гребнем.

4. Надглазничные отверстия у квабейской формы расположены позади глазниц.

У *Boselaphina* те же отверстия заметно сдвинуты вперед и расположены почти у передних краев глазниц.

5. Основная затылочная кость у *Ioribos* сильно расширена в задней части и отсутствует срединный желобок.

У представителей *Boselaphina* основная затылочная кость слабо расширена в задней части и имеет глубокий срединный желобок.

Кроме перечисленных особенностей, можно привести и ряд других, более мелких признаков, указывающих на различия между сравниваемыми формами.

По строению коренных зубов *Ioribos* трудно отличить от представителей подсем. *Hippotraginae*, особенно от современных лошадиных антилоп, но это сходство, по-видимому, конвергентное, скорее всего, являющееся следствием одинакового способа пита-

ния. Вместе с тем квабевский иорибос резко отличается от гипотрагин относительно широким и удлиненным мозговым отделом черепа, сильно развитыми теменными гребнями, слабой приподнятостью лобной части, удлиненной, сильно суженной спереди и несущей продольный гребень *basioscapitale*, а также массивностью костей конечностей (у гипотрагин, как известно, мозговой отдел черепа относительно узкий, слабо развитые теменные гребни, короткий со срединным желобком *basioscapitale* и стройные конечности).

Из дальнейшего описания ископаемого материала и сравнения станет очевидной, как мы надеемся, справедливость не только отнесения квабевской находки к подтрибе *Bovina*, но и выделения ее в особый род *Ioribos*.

Квабевский *Ioribos* сильно отличается от *Bos* L., *Bison* H. Smith, *Bibos* Hodg., *Poepagus* Gray и, по-видимому, *Urmiabos* Bur. относительно меньшими размерами, значительно длинным узким черепом, удлинением зароговой части черепа, узостью затылочного отдела, отсутствием межрогового валика и сильно развитыми теменными гребнями. От *Perimia* Pilg. из миоплиоценовых отложений Индии квабевскую форму отличают несколько большие размеры и высота черепа, сильно выраженные теменные гребни, относительно уплощенная поверхность лба и слабый излом оси черепа.

Отличие *Ioribos* из Квабеби от миоплиоцевого *Proleptobos* Pilg. сводится к меньшей ширине лицевой части черепа у квабевского животного, более низкому положению лба по отношению к глазницам, отсутствию предглазничной впадины, более заднему расположению надглазничных отверстий и большей гипсодонтии коренных зубов.

Явно отличается квабевская форма также от плейстоцевого *Epileptobos* Nooijer (1956) из Явы, у которого череп относительно ниже и уже, чем у *Ioribos*, теменная область менее удлинена, а затылочная шире, ниже и имеет треугольную форму. Кроме того, эпилептобос отличается от всех лептобосов наличием у представителей обоего пола роговых отростков,

По-видимому, менее существенны отличия *Ioribos* от плиоцевого *Leptobos* Rütim. Больше того, на первый взгляд кажется, что эти формы очень близки между собой. Однако детальное сравнение выявляет ряд отличительных черт, препятствующих объединению этих форм в один род. Наиболее важные из этих отличительных черт следующие: по размерам череп у квабевской формы несколько мельче, чем у *Leptobos*; лобная поверхность черепа *Ioribos* расположена на одном уровне с верхними краями глазниц, тогда как у сравниваемой с ней формы она приподнята над глазницами; относительная ширина лба в области глазниц (в % к затылочной высоте) у *Ioribos* значительно меньше (108,9), чем у представителей *Leptobos* (161—175); также сильнее, чем у

Leptobos (об этом признаке мы судим по индексу отношения лобной ширины к ширине в области *mastoideum*), сужен череп в затылочной части (табл. 68); задние концы носовых костей сильнее суживаются и дальше заходят в область лобной поверхности; теменные гребни нераздвоены и, приближаясь к затылку, сходят на нет (в отличие от раздвоенных и сильно выраженных на всем протяжении теменных гребней у *Leptobos*); верх эмали коренных зубов нет и следа цемента, тогда как у *Leptobos* цемент хорошо развит. Перечисленные признаки, наряду с некоторыми другими, возможно, менее существенными (на теменной площадке валикообразный бугор, относительно слабое выступание глазниц в стороны; позади глазниц, по краям лобных костей, довольно выпуклые валики и др.) признаками оправдывают выделение квабевской формы в новый род.

При описании материала мы приводим сравнение порибоса лишь с представителями *Leptobos*, *Proleptobos* и *Epileptobos* как с наиболее близкими к квабевскому роду формами.

Ioribos aceros Vekua sp. nov.

Рис. 65—70; табл. XXXIV; XXXV

Название вида от греч. *aceros* — безрогий.

Голотип. Череп хорошей сохранности (К-1); коллекция Института палеобиологии АН Грузинской ССР; Квабети (Восточная Грузия); акчагыл.

Диагноз. Тот же, что и для рода.

Материал. Череп: 1) почти полный; обломана лишь резцовая часть (К-1); 2) неполной сохранности (К-2); обломаны затылочная и резцовая части; 3) неполной сохранности (К-3); обломаны зароговая часть черепа, резцовый отдел и носовые кости; 4) сильно поврежденный (К-9); обломаны затылочный отдел черепа и лицевая часть на уровне M^1 ; 5) сильно поврежденный и заметно деформированный (К-4); обломаны затылочная и базальная части черепа, а также лицевой отдел впереди P^2 ; 6) сильно поврежденный и деформированный череп (К-5); от черепа сохранились лишь лобно-теменные области и правая верхнечелюстная кость; 7) сильно поврежденный череп без затылочной и резцовой частей (К-1056); 8) сильно поврежденный череп (К-1057) с обломанным затылком и резцовой частью; 9) лобно-теменная часть черепа (К-6); 10) лобная часть черепа (К-8); 11) сильно поврежденный череп (К-1057) с обломанным затылком, резцовым и базальным отделами.

Все перечисленные черепа принадлежат взрослым особям.

Верхнечелюстные кости: 1) сильно поврежденные (К-7); с правой стороны сохранились среднестертые P^3-M^3 , а с левой P^3-M^1 ; 2) заметно поврежденная правая (К-400) с сильно стертым Pd^4

и слабостертыми $M^1 - M^3$; из-под Pd^4 пробивается P^4 ; 3) фрагмент с M^2, M^3 ; 5) фрагмент (К-390) с сильностертыми $P^3 - M^2$; 6) правая с сильностертыми $P^3 - M^2$ (К-375); 7) правая с полным рядом слабостертых коренных зубов (К-506); 8) фрагмент правой с $P^4 - M^2$ (К-171); 9) фрагмент левой с $M^1 - M^3$ (К-174); 10) фрагмент правой с сильностертыми $M^1 - M^3$ (К-382); 11) фрагмент правой со стертым до основания рядом коренных (К-434); 12) незначительный фрагмент (К-442) с сильностертыми предкоренными зубами.

Нижняя челюсть: 1) правая горизонтальная ветвь со среднестертыми $P_2 - M_3$ и обломанным резцовым отделом (К-185); 2) левая горизонтальная ветвь с сильностертыми $P_3 - M_3$ (К-177); 3) правая горизонтальная ветвь с сильностертыми $P_2 - M_3$ (К-184); 4) левая горизонтальная ветвь со среднестертыми $P_2 - M_3$ (К-176); 5) левая горизонтальная ветвь с сильностертыми Pd_3, Pd_4 и слабостертыми $M_1 - M_3$ (К-175); 6) фрагмент левой горизонтальной ветви с полным рядом среднестертых зубов (К-180); 7) правая горизонтальная ветвь с обломанными восходящим и резцовым отделами; в челюсти сохранились сильностертые $P_2 - M_2$ (К-182); 8) правая горизонтальная ветвь со среднестертыми $P_2 - M_3$ (К-443); 9) обломок правой горизонтальной ветви со среднестертыми $P_3 - M_3$ (К-170); 10) обломок правой горизонтальной ветви; в челюсти имеются сильностертые Pd_4 ; слабостертые $M_1 - M_2$ и прорезывающийся M_3 (К-178); 11) обломок левой горизонтальной ветви с Pd_4 и M_1 (К-169); 12) обломок правой горизонтальной ветви с $P_2 - M_2$ (К-181); 13) обломок левой горизонтальной ветви со среднестертыми $P_2 - M_2$ (К-433); 14) обломок правой горизонтальной ветви с Pd_4 (К-183); 15) незначительный фрагмент правой горизонтальной ветви со слабостертыми $M_1 - M_3$ (К-480); 16) незначительный фрагмент левой горизонтальной ветви со слабостертыми $M_1 - M_3$ (К-481).

Около ста изолированных верхних и нижних коренных зубов разной степени сохранности и стирания, а также три среднестертых резца.

Кости конечностей. Плечевые кости представлены лишь дистальными эпифизами (16 экз.); на некоторых образцах сохранилась часть диафиза.

Лучевая кость. В коллекции имеется 25 экз. лучевой кости, из них три почти полной сохранности.

От локтевой кости имеется лишь незначительный обломок локтевого отростка.

Пястных костей 11, в том числе: три совершенно полной сохранности, пять верхних и три нижних отдела.

Из фаланг имеются два проксимальных отдела первой фаланги и одна вторая фаланга.

Бедренная кость представлена лишь одним сильно поврежденным дистальным отделом (К-3034).

Большая берцовая кость представлена двумя проксимальными и девятью дистальными эпифизами; при этом кости обломаны у оснований и совершенно не сохранился диафиз.

Таранных костей девять, из них только две незначительно повреждены, остальные же семь цельные.

Пяточная кость представлена 8 экз., из которых три почти полной сохранности, а у остальных обломаны бугры.

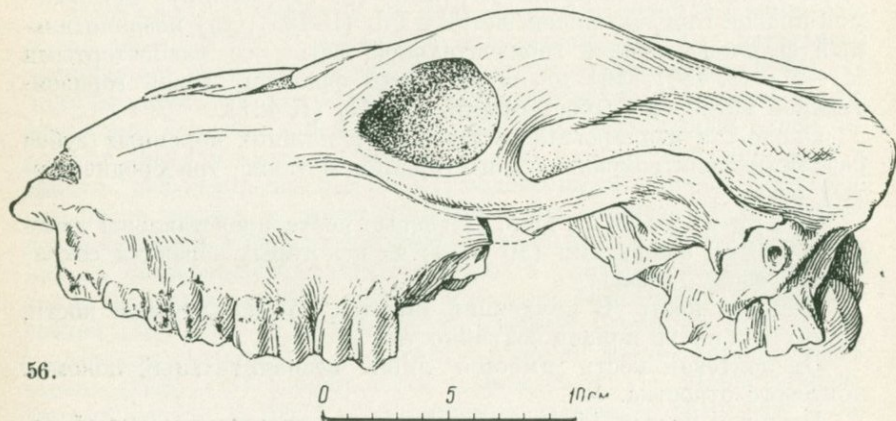
Плюсневых костей 12, в том числе два полных, семь нижних и два дистальных отдела кости.

Кроме того, в коллекции имеются 7 экз. скафокубоидальной кости, одна лодыжковая кость и одна коленная чашка.

Описание и сравнение

Череп (cranium). В коллекции имеются один полный (обломаны лишь резцовые кости) и 12 более или менее удовлетворительной сохранности черепов. У большинства образцов обломаны затылочный и резцовый отделы, но хорошо представлена лобно-теменная область, свидетельствующая о том, что животное было лишено рогов. Все черепа принадлежат взрослым особям.

Череп крупных размеров, относительно низкий и вытянутый в длину (рис. 65, табл. XXXIV, фиг. 1,2). Лобная поверхность



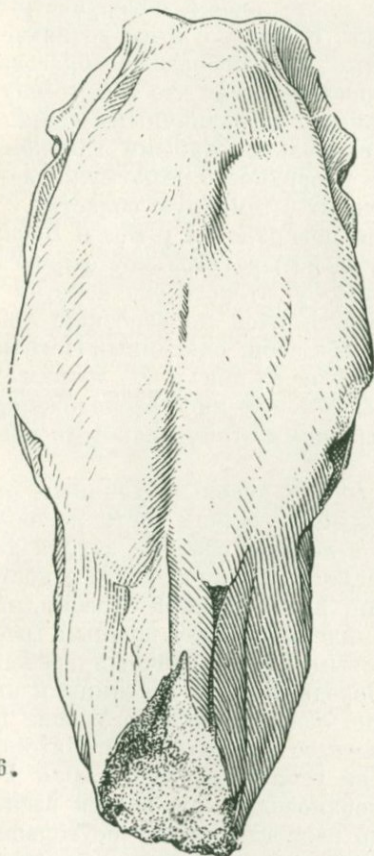
56.

Рис. 65. *Ioribos aceros* gen. et sp. nov. Череп сбоку

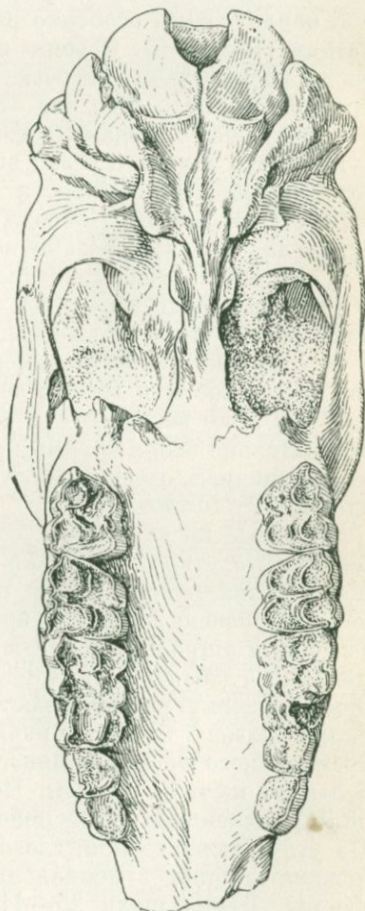
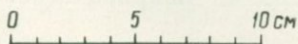
Рис. 66. *Ioribos aceros* gen. et sp. nov. Череп сверху

Рис. 67. *Ioribos aceros* gen. et sp. nov. Череп снизу

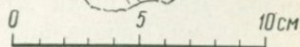
широкая и плоская, сильно суживающаяся кпереди (рис. 66). На одном экземпляре (К-1) в срединной части лоб слабо вдавлен, а на другом (К-6) — хорошо заметен короткий сагиттальный гребешок вдоль лобного шва. Лоб не приподнят над глазницами, хотя на некоторых образцах лобная поверхность слегка вздута. На лобной поверхности, на расстоянии 20—25 мм от верхних краев глазниц, расположены отчетливо выраженные продольные сосудистые желобки. Задняя точка желобка оканчивается надглазничным отверстием, расположенным позади заднего края глазницы, на расстоянии 10—15 мм от него, а передняя доходит до переднего края глазницы. Желобок по бокам ограничен относительно пологими возвышениями, внешнее из которых сильнее выражено.



66.



67.



Сагиттальный гребешок имеется не на всех черепах. Он хорошо представлен только на двух образцах (К-1, К-6) и имеет форму короткого, слабо приподнятого гребня. Гребень берет начало от лобно-теменного шва и, едва достигнув уровня задних краев глазниц, сходит на нет. К сагиттальному гребню с обеих сторон примыкают отчетливо выраженные, довольно внушительных размеров углубления, внешняя стенка которых относительно полого, а внутренняя заметно круче. На уровне надглазничных отверстий углубления постепенно ступеньваются, переходя в относительно плоскую лобную поверхность. Большинство черепов лишено сагиттального гребешка, и на его месте имеется лишь след шва, но углубления, хотя с менее четко выраженными границами, имеются.

Непосредственно позади глазниц, по краям лобных костей, развиты сильные продольные валикообразные образования длиной около 70 мм, особенно рельефно представленные на двух образцах (К-1, К-5). Обычно на этом месте лобной поверхности у бовин расположены роговые отростки. В связи с этим возникает предположение о том, что отмеченные валикообразные образования могут быть следами роговых отростков. Если это так, то надо думать, что черепа с резко выраженными заглазничными валиками принадлежат самцам, а со сравнительно слабыми валиками относятся к самкам. Кпереди лобная поверхность резко суживается. Ее задняя часть незаметно переходит в теменную область.

Совершенно иное строение лобной поверхности у *Bos* и *Bison*. У первого лобная зона узка, вытянута, четырехугольной формы и нависающая над плоскостью затылка, у второго она коротка и очень широка, трапецевидной формы. Близок по строению лобной поверхности к *Ioribos* лептобос из Сааби, описанный Петрокки (1956), но вогнутость в срединной части лба у *L. sirticus* и относительно более крупные размеры, а также иное расположение надглазничных отверстий служат хорошими отличительными признаками от *Ioribos*.

Носовые кости на всех черепах *Ioribos* довольно длинные, относительно узкие и сильно выпуклые. В задней части носовые кости вклиниваются узким клином в лобную область, заходя далеко за уровень передних краев глазниц. Верхнечелюстные кости высокие и широкие. Впереди глазниц, выше щёчного гребня, намечается слабая вдавленность, ограниченная снизу щёчным гребнем, а сверху верхнечелюстно-носовым швом. Щёчный гребень сильно развит. Он берет начало у переднего края глазницы и направлен косо вперед и вниз. Гребень оканчивается на уровне P⁴ большим щёчным бугром. Подглазничное отверстие (for. infraorbitale) маленькое и расположено на уровне переднего края P². На углу стыка лобной, слезной и верхнечелюстной костей расположена крупная этмоидальная щель равносторонней треугольной формы. Длина щели 25—41 мм, высота ее (ширина основания треугольника) абсорально 10—15 мм.

Теменная область помещена на дорсальной поверхности черепа, образует свод мозговой коробки. Она сильно бугриста. Орально теменную площадку ограничивают вдавления задне-лобной поверхности, с боков — сильно развитые теменные гребни, а сзади — ламбдоидальный гребень. Наибольшая длина теменной площадки по сагиттальной линии равна 82—97 мм, ширина в передней части 120—135 мм, а в задней 47—53 мм. В передней части теменной площадки, по ее краям, намечаются явственные вздутия. Между сагиттальным гребнем и вздутиями расположены продольные, едва заметные желобки. Аборально к этим вздутиям примыкают довольно широкие, поперечно расположенные впадины, занимающие больше $\frac{2}{3}$ теменной площадки. Ламбдоидальный гребень сильно развит. На supraoccipitale имеется очень рельефный бугор круглых очертаний, который резко выдается над теменной поверхностью.

Сходное с *Ioribos* строение теменной области наблюдается у лептобосов из долины Арно (Италия) и из Сааби (Африка), а у *Epileptobos* из Явы эта область черепа заметно короче и шире, чем у квабобской формы.

Височная впадина (*fossa temporale*) длинная, широкая, заметно суживающаяся орально к скуловой дуге (*arcus zygomaticus*). Аборально височная впадина, сильно расширяясь, ограничена затылочным гребнем, но в задне-верхней части открывается на теменную поверхность. Сверху описываемую впадину ограничивает сильно развитый теменной гребень. В области теменной впадины намечаются еще два продольных гребня, параллельных к основным теменным гребням. Верхний из них расположен непосредственно ниже основного теменного гребня, короче (40—55 мм) и резко выражен, а нижний помещается посередине впадины, длиннее (около 80 мм) и едва заметен.

По характеру строения височной впадины квабобский *Ioribos* близок к *Leptobos*, хотя полного сходства с ним все же нет. В частности, отличие от него выражается в том, что у квабобской формы височные впадины, направляясь друг к другу в задне-верхней части, открываются на теменную поверхность. Это происходит оттого, что впадина в этой части сверху не ограничена теменным гребнем, тогда как у лептобосов теменной гребень прослеживается до затылочного гребня, резко обособляя височную впадину от теменной области. У *Epileptobos* височные впадины слабее сходятся друг с другом и имеют совершенно иную форму, чем у *Ioribos* и *Leptobos*.

Затылочная поверхность относительно низкая и узкая. Чешуя затылочной кости (*squama occipitalis*) незначительно сжата с боков. Затылочный гребень (*crista occipitalis*) сильно развит и резко выдается над выйной поверхностью. В срединной части затылочный гребень несколько вогнут, образуя вместе с теменной частью маленькую слабовыпуклую площадку. Если смотреть на череп

сверху, то профиль затылочной части черепа посередине заметно вогнутый. Височные гребни сильно развиты и далеко выдвинуты аборально. Затылочное предбугорье (*protuberantia occipitalis*) слабо представлено и имеет вид низкой треугольной возвышенности. Выйная ямка (*fossa nuchalis*) непосредственно граничит с затылочным предбугорьем и представляет собой незначительное углубление, разделенное слабым сагиттальным гребешком, отходящим от предбугорья и направленным вниз к затылочным мышцелкам.

Затылочные мышцелки очень широкие (80 мм) и относительно высокие (43 мм). Они занимают в ширину почти всю затылочную область. Большое затылочное отверстие (*foramen magnum*) относительно крупное, слабо вытянутое в высоту (ширина большого отверстия 27 мм, его же высота 28 мм).

Basioccipitale в задней части сильно расширенное, с выпуклой срединной частью и слабым продольным гребнем. Слуховые пузыри (*bullae tympani*) длинные, сильно сжатые с боков и выступающие значительно ниже уровня *basioccipitale*. Яремный отросток короткий, с закругленным концом. Наружный слуховой проход (*meatus acusticus externus*) трубкообразный, круглого поперечного сечения. Он направлен чуть вниз и в стороны. Разорванное отверстие (*for. lacerum*) имеет щелеобразную форму и непосредственно граничит с овальным отверстием (*for. ovale*).

По форме и размерам затылочной области и прилежащих с вентральной стороны частей черепа *Ioribos* имеет много общего с *Leptobos*, но резко отличается от *Epileptobos*, у которого вообще затылочная область гораздо ниже, шире и треугольных очертаний, в отличие от относительно узкой, высокой, полукруглой формы у *Ioribos* и *Leptobos*.

Скуловая дуга сохранилась только на одном черепе (K-1). Она тонкая, низкая, слабо выдающаяся в стороны. На скуловой кости развит сильный гребень с заостренной вершиной. Он берет начало у переднего края глазницы, и, ограничивая последнюю снизу, направляется назад, переходя на скуловой отросток. Сочленовная ямка развита в виде узкого, неглубокого желобка, ограниченного сзади засуставным отростком.

Орбиты крупные (передне-задний диаметр 57—61 мм, высота 49—51 мм), ромбической формы, с более удлиненной продольной осью, слабо выдающиеся в стороны. Верхний край орбиты расположен на уровне лобной поверхности, а ее передний край приходится на уровне переднего полулуния М³. По нижнему краю развит довольно рельефный гребень.

На нёбной поверхности все швы срослись. Она в целом заметно вогнута, чуть шероховата и слабо сужена кпереди (рис. 67, табл. XXXIV, фиг. 3). Большое отверстие нёбного канала (*for. palatinum majus*) относительно некрупное и расположено на уровне заднего края М². Кпереди от основания Р² отходят дугообразные гребни, обращенные выпуклой стороной друг к другу. Посе-

редине передней части нёбной поверхности развита довольно глубокая, относительно узкая желобкообразная впадина. Она берет начало на уровне P^3 и, постепенно углубляясь, прослеживается, по-видимому, до резцовой вырезки. Передний край хоан лежит далеко позади от заднего края последнего моляра и боковых выемок заднего края костного нёба.

Нижняя челюсть (mandibula) (табл. XXXV, фиг. 1). Имеется более десятка экземпляров неполной сохранности и большая серия фрагментов нижней челюсти. Большинство из них представлено горизонтальной ветвью с зубами и лишь на одном экземпляре (K-185) сохранилась часть восходящей ветви, а на другом (K-184) резцовая часть без резцов.

Нижняя челюсть крупных размеров, массивная; горизонтальная ветвь челюсти низкая, толстая с сильно выпуклой латеральной и выпуклой в верхней части и вогнутой в нижней медиальной поверхностями. Сосудистая вырезка (incisura vasorum) слабо выражена и только на одном экземпляре (K-169) более отчетливо проявляется. Подбородочное отверстие (for. mentale) выдвинуто далеко вперед от P^2 (расстояние от переднего края P^2 до подбородочного отверстия около 50 мм). Оно расположено ближе к верхнему краю резцовой части челюсти и имеет форму слабовытянутого овала. Резцовая часть нижней челюсти относительно длинная, узкая с плоской внутренней и выпуклой наружной поверхностями. Вдоль верхнего свободного края, ближе к внутренней поверхности, развит гребень прослеживающийся от P^2 до альвеолы крайнего резца. Диастема длинная.

Зубы. Имеется большая серия зубов как верхних, так и нижних на черепах и нижних челюстях всех стадий стирания и смены. Зубы крупные, гипсодонтные, с резко выраженными стилями, ребрами и добавочными столбиками. Последние на верхних заднекоренных настолько сильно развиты, что своими внутренними краями нередко выступают на внутренний край заднего полулуния и приобретают наподобие зубов гиппотрагин Т-образную форму. На нижних молярах добавочные столбики представлены как на лингвальной, так и на лабиальной стенках зуба. Смена зубов как у настоящих быков: последним прорезывается четвертый премоляр. При этом передние премоляры (P^2 — P^3) лишь незначительно опережают P^4 . В общем, постоянные премоляры появляются, когда заднекоренные (включая M^3) давно уже функционируют. Премоляры верхней челюсти относительно сильно редуцированы: индекс отношения длины премоляров к длине зубного ряда в семи случаях дает величину ниже 40 (38,2—39,4).

Среди представителей подсем. Bovinae лишь у сулавесского карликового буйвола (*Anoa* H. Smith) этот индекс спускается ниже 40 и равен 36—38% (Соколов, 1953, стр. 88).

По-видимому, сильная редукция премоляров у квабебского животного связана с его относительной короткомордостью.

Зубы лишены цементного покрова поверх эмали.

Верхние зубы (рис. 68). Из молочных зубов верхней челюсти сохранился лишь Pd^4 , выталкиваемый постоянным P^4 (K-400). Этот зуб почти не отличим по своему строению от первого моляра. Стили, ребра и добавочный столбик развиты так же, как на M^1 . Отличия проявляются только в более квадратной форме коронки молочного премоляра и в относительной брахиодонтности.

P^2 крупный, довольно высокий, со слабоморщинистой поверхностью эмали. На латеральной поверхности зуба образованы три складки. Передняя из них очень короткая (около 7 мм), направленная косо вниз и назад. Вторая средняя складка сильно развита, наиболее длинная и широкая в основании (длина складки 25 мм, ширина 8 мм). Между оральной и срединной складками развит узкий желобок. Задняя (аборальная) складка также сильно выражена и отделена от срединной складки более широким с пологими краями желобком. Коронка сильно суживается медиально, и ее медиальные складки слабее выражены.

P^3 отличается от предыдущего премоляра более крупными размерами, относительно сильно выраженной орально-латеральной складкой и сравнительно слабым сужением зуба медиально. Внутренняя марка замкнута. Внутри марки намечаются две маленькие складочки, направленные свободными концами латерально и назад.

P^4 по общей конфигурации схож с P^3 , по коронка зуба относительно короче, наружные складки сильнее выражены, а внутрен-

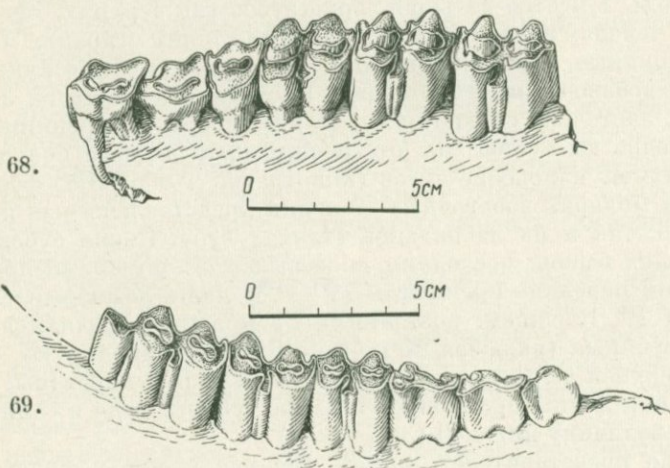


Рис. 68. *Ioribos aceros* gen. et sp. nov. Верхние коренные зубы

Рис. 69. *Ioribos aceros* gen. et sp. nov. Нижние коренные зубы

няя марка более округлена и ближе к аборальному краю зуба имеет хорошо выраженную складку.

M^1 крупный, высокий. Поверхность эмали мелкоморщинистая, особенно с внутренней стороны. Наружные доли коронки с сильно развитыми, заостренными стилями и широкими ребрами с закругленной верхушкой. Добавочный столбик очень сильно развит. Он на слабостертом зубе едва не достигает жевательной поверхности и образует обособленный островок эмали, которая при средней стадии стирания зуба соединяется с внутренней стенкой коронки и нередко образует довольно мощную шпору, достигающую своим внутренним концом лабиального края зуба. В редких случаях у основания коронки появляется базальное образование в виде незначительного воротничка.

M^2 намного крупнее и выше первого моляра. Следует отметить, что высота коронки моляров значительно увеличивается спереди назад. Цемент на поверхности эмали отсутствует.

M^3 незначительно крупнее и выше предыдущих моляров. Коронка зуба заметно суживается к жевательной поверхности. Ребра, стили и добавочный столбик так же сильно развиты, как на описанных молярах. Стенка задненаружной доли заметно загнута вовнутрь. Цемент отсутствует.

Нижние зубы (рис. 69). В коллекции имеется лишь три резца. Id_1 крупный, лопатообразный, слабо асимметричный. Поверхность эмали слабоморщиниста. I_1 крупный, асимметричный, заметно загнутый во внешнюю сторону. Поверхность эмали блестящая, гладкая, без морщинок, матово-молочного цвета.

Pd_2 маленький, узкий, с заостренной передней кромкой. На наружной стенке едва заметна маленькая складка. На внутренней поверхности зуба, ближе к задней части, имеется хорошо выраженная складка.

Pd_3 в два раза крупнее предыдущего молочного зуба. Наружная поверхность заметно выпукла. На внутренней стороне зуба, ближе к передней части, помещается довольно глубокая передняя долинка. Задняя долинка замкнута.

Pd_4 трехдольчатый, сильно удлинённый, с относительно низкой коронкой. Ребра и стили умеренно развиты. Добавочные столбики имеются как на внутренней, так и на наружной стенках зуба.

P_2 относительно некрупный, с острым передним гребнем. На внутренней и наружной поверхностях, ближе к задней части зуба, навстречу друг к другу развиты желобки, отделяющие заднюю часть зуба от передней.

P_3 гораздо крупнее первого премоляра, значительно удлинён и сжат с боков. Наружная поверхность зуба заметно выпукла, но в задней части этой поверхности развита неглубокая, относительно широкая бороздка. На внутренней стороне обе долинок глубокие и открытые. Заднее крыло неразделено.

P_4 относительно крупнее P_3 , и все элементы строения выра-

жены на нем резче. Бороздка на наружной стенке глубокая и широкая. Передняя долинка на внутренней стенке очень широкая. Она глубоко входит во внутрь тела зуба, едва не достигая наружной стенки. Задняя долинка также глубокая, но несравненно более узкая. Долинки открыты. Заднее крыло не раздвоено, но обособленный эмалевый островок на одном зубе (K-185) у заднего крыла свидетельствует о том, что здесь оно было раздвоенным.

M₁ относительно крупный, прямоугольной формы, довольно гипсодонтный. Стили узкие, но высокие. Ребра очень широкие, закругленные. На внутренней стенке зуба, между долями, у их основания, развит добавочный обособленный столбик. Он редко достигает половины высоты коронки, в отличие от добавочного столбика, развитого между долями наружной поверхности. Последний лишь в начальной стадии стирания зуба обособлен, а затем соединяется с наружной стенкой, чаще всего достигая значительных размеров как в высоту, так и в ширину.

M₂ мало чем отличается от M₁. Все элементы зуба развиты в одинаковой степени, и лишь внутренний добавочный столбик выражен немного сильнее, чем на M₁.

M₃ трехдольчатый, длинный, заметно суживающийся кзади. Срединные ребра на внутренней стенке очень широкие. Стили относительно слабее развиты. Добавочные столбики высокие, широкие и развиты на обеих стенках зуба.

Кости конечностей. В коллекции имеется немногим более ста костей конечностей, но большинство из них представлено обломками и разрозненными частями скелета конечностей. Совершенно отсутствуют в коллекции лопатка и тазовая кость. Сравнительно многочисленны находки костей скакательного сустава в сочленении, и только в одном случае из породы была извлечена почти полная передняя левая конечность (в сочленении плечевая, лучевая, локтевая, запястье и пястная кости).

Плечевая кость (humerus). У наиболее полно сохранившегося экземпляра обломан проксимальный конец и незначительно поврежден дистальный в области венечной ямки. Кость крупных размеров (табл. 72), массивная с уплощенным диафизом с боков. Диафиз относительно короткий и массивный. Дельтовидная бугристость резко выражена. Гребень плечевой кости относительно слабый и, не достигая середины плеча, сходит на нет. Блок дистального конца широкий, массивный и значительно суживающийся к наружному концу. Об этом признаке мы судим по индексу соотношения латерального диаметра блока к медиальному, который для квабевской формы равен 69,5—77,2.

Сгибательный надмышцелок несколько опущен дистально, вытянут назад и загнут в наружную сторону. Разгибательный надмышцелок относительно слабо выражен; он расположен несколько выше медиального валика блока и чуть загнут латерально. Коронковидная ямка глубокая, широкая и относительно низкая. Локте-

вая ямка узкая и высокая. Связочные ямки, особенно медиальная, глубокие и широкие. Медиальная связочная ямка сзади ограничена косо поставленным, резко выраженным гребнем.

Лучевая кость (radius) представлена несколькими относительно полными экземплярами (K-427, K-531, K-3006) и десятком верхних и нижних отделов. Кость крупная, массивная и сравнительно длинная (табл. 72). Диафиз кости широкий, со слабовыпуклой спинковой и значительно вогнутой волярной сторонами. Проксимальный конец лучевой кости широкий, толстый, с невысокими над диафизом краями. Суставная поверхность значительно вогнута, а разделяющие ее гребни относительно высокие. Венечный отросток слабо выражен. Связочные бугры на проксимальном конце рельефно выступают, особенно латеральный и задний. Место прикрепления двуглавого мускула плеча — шероховатость луча занимает довольно обширную площадь медиальной поверхности кости.

На дистальном конце кости обращают на себя внимание довольно широкие и глубокие желобки для сухожилия мускулов, ограниченные с боков высокими продольными гребнями. Медиальный связочный бугор сильно развит.

Локтевая кость (ulna). Имеется только одна, значительно поврежденная локтевая кость в сочленении с лучевой. Локтевой отросток относительно высокий, со значительным поперечником. Локтевой бугор сильно развит и значительно отогнут назад.

Кости запястья. Все кости запястья (за исключением os pisiforme) извлечены из породы в естественном сочленении и хорошо сохранены.

Ладьевидная кость (os scaphoideum s. radiale) относительно высокая, умеренно узкая и со значительным поперечником. Передняя и внутренняя поверхности кости заметно шероховатые. Проксимальный конец представляет собой сочленовную поверхность для медиальной части лучевой кости. Эта поверхность широкая в передней части, с пирамидальным возвышением ближе к середине и узкая, седлообразно вогнутая в задней части.

На латеральной стороне помещены три фасетки для полулунной кости. Верхняя фасетка низкая, длинная (высота фасетки 7 мм; передне-задний диаметр 22 мм), и ее передняя наиболее широкая часть лежит под тупым углом к проксимальной поверхности. В нижней части латеральной стороны кости лежат две фасетки, разобщенные срединным пережимом. Передняя из них плоская, трапецевидная и относительно короткая (высота фасетки 8 мм, ее передне-задний диаметр 13 мм), а задняя состоит из двух частей, расположенных друг к другу почти под углом 90° и разделенных гребневидным возвышением (высота фасетки 10 мм, передне-задний диаметр 18 мм).

Дистальная поверхность кости представляет собой одну сплошную фасетку для сочленения с os carpi 2 + 3, с выпуклой перед-

ней частью и сильно вогнутой задней (наибольшая ширина фасетки 30 мм, ее передне-задний диаметр 40 мм). На задней поверхности кости помещается большой связочный бугор, занимающий всю высоту кости.

Размеры кости (в мм): высота в передней части 31; ширина там же 29; передне-задний диаметр 50.

Полулунная кость (os semilunare s. lunatum s. intermedium) относительно крупная, умеренной высоты и, если не считать задне-медиального выступа, заметно сужена кзади. Передняя и задняя поверхности кости слабовыпуклые, с сильно развитыми связочными буграми, особенно в задней части. Проксимальная поверхность кости сочленяется с лучевой костью. Фасетка для сочленения с radius в передней части широкая, заметно выпуклая. В задней части сочленовая поверхность седлообразно вогнута и заметно сужена, снова расширяясь в области медиального выступа.

На медиальной поверхности кости в основном развиты две фасетки — верхняя и нижняя. Верхняя фасетка относительно высокая в передней части, заметно удлинена в передне-заднем направлении и переходит в лентовидную фасеточную полосу в задней части (высота передней части фасетки 9 мм, задней 2 мм, длина фасетки 38 мм). Нижняя фасетка как бы разделена срединным выступом на две части. Передняя часть низкая (высота 6 мм), плоская, а задняя более широкая, высокая (высота 10 мм) и заметно вогнута. Все описанные фасетки медиальной поверхности служат сочленению полулунной кости с ладьевидной запястья.

Связь полулунной кости с трехгранной осуществляется с помощью двух фасеток, лежащих на латеральной поверхности полулунной кости. Верхняя, овальной формы фасетка расположена у верхне-передней части кости. Она относительно мелкая (высота фасетки 10 мм, передне-задний диаметр 13 мм) и плоская. Нижняя фасетка узкая, клиновидной формы, направленная острым концом вперед (высота фасетки 7 мм, передне-задний диаметр 20 мм). На дистальной поверхности описываемой кости лежат две фасетки, предназначенные для сочленения с os carpi 2 + 3 и os hamatum. Медиальная фасетка более мелкая, сравнительно узкая и короткая (ширина фасетки 7 мм, передне-задний диаметр 19 мм), сочленяется с os carpi 2 + 3, а латеральная, занимающая $\frac{2}{3}$ всей дистальной поверхности кости, — с os hamatum. Эта фасетка лежит под тупым углом к медиальной фасетке, удлинена спереди-назад, слабовыпукла в передней части и сильновогнута в задней (ширина фасетки 18 мм, передне-задний диаметр 28 мм).

Размеры кости (в мм): ширина в передней части 31; высота кости там же 28; наибольший передне-задний диаметр 49.

Трехгранная кость (os triquetrum s. pyramidale s. ulnare) неправильной формы, высокая, узкая, с сильно развитым зад-

ним крючковатым выступом. Проксимальная суставная поверхность для дистального конца локтевой кости сильно выпукла в продольном направлении (спереди-назад) и вогнута поперечно. На медиальной стороне кости лежат две фасетки, разобщенные широким желобком. Верхняя фасетка, удлиненоовальной формы (передне-задний диаметр фасетки 14 мм, ее высота 10 мм), сочленяется с верхне-латеральной фасеткой *os lunatum*, а нижняя, узкая, клинообразно заостренная — с ниже-латеральной фасеткой той же кости. На дистальном конце лежит сильно вогнутая фасетка для крючковатой кости. Заднюю поверхность трехгранной кости занимает удлиненоовальная фасетка (высота фасетки 23 мм, ее ширина 15 мм) для добавочной (*os pissiforme*) кости. Наружная поверхность кости сильно бугорчата.

Размеры кости в (мм): наибольшая высота 34; ширина кости в передней части 22; наибольший передне-задний диаметр 47.

Вторая и третья запястные кости (*os carpi 2 + 3*) квадратной формы, широкие и низкие. Передняя поверхность заметно выпукла и бугриста. Медиальная поверхность слабовогнута, если не считать сильно развитых связочных бугров. На латеральной поверхности кости лежат две фасетки, сочленяющиеся с соответствующими фасетками *os hamatum*. Большая из них занимает всю переднюю часть латеральной поверхности и верхнюю полосу задней части (высота фасетки в передней части 11 мм, в задней части 5 мм, длина фасетки 30 мм). Более мелкая фасетка, занимающая задне-нижнюю часть латеральной поверхности, имеет круглые очертания (передне-задний диаметр 11 мм, высота 10,5 мм).

На проксимальной поверхности кости лежат две фасетки. Основная, медиальная фасетка занимает $\frac{4}{5}$ всей проксимальной поверхности. Она слабовогнута в передней половине и сильно, валикообразно выпукла в задней. Этой фасеткой описываемая кость сочленяется с ладьевидной костью запястья. Другая, латеральная фасетка, расположенная узкой полосой (ширина фасетки 7 мм) в передне-заднем направлении и под некоторым углом к основной фасетке, сочленяется с дистально-медиальной фасеткой полудунной кости. На дистальном конце кости лежит одна относительно плоская фасетка квадратной формы для медиальной фасетки проксимального конца пястной кости.

Размеры кости (в мм): ширина в передней части 41; ширина в задней части 36; наибольшая высота кости 19; передне-задний диаметр 44.

Крючковатая кость (*os hamatum s. unciforme*) относительно высокая и сравнительно узкая. Передняя поверхность почти гладкая, с незначительной шероховатостью, постепенно переходящей в наружную поверхность кости. На медиальной стороне кости расположены две фасетки. Передняя фасетка ши-

рокая, в основном занимает переднюю часть медиальной поверхности и узкой полосой переходит на заднюю половину. От этой фасетки широким и глубоким желобком отделена задняя маленькая фасетка высотой 8 мм и поперечником 13 мм. Обе фасетки сочленяются с подобными фасетками по форме и размерам на латеральной поверхности os carpi 2 + 3.

На проксимальном конце также две фасетки. Медиальная фасетка слабовогнута в передней части и сильно валикообразно выпукла в задней. Фасетка служит сочленению крючковатой кости с ниже-латеральной фасеткой полулунной кости (ширина фасетки 17 мм, передне-задний диаметр 25 мм, диаметр валикообразной выпуклости 12 мм). Латеральнее описанной фасетки лежит другая фасетка для дистальной поверхности трехгранной кости. Она почти уплощена в передней части, выпукла в средней и сильно вогнута в задней. На дистальном конце кости развита относительно широкая плоская фасетка, опирающаяся на латеральную фасетку проксимального конца пясти.

Размеры кости (в мм): наибольшая ширина кости посередине 35; передне-задний диаметр 40; наибольшая высота кости 25.

Кости пясти. Имеются четыре полных и несколько верхних и нижних отделов кости. На одном экземпляре (K-3009) сохранились рудимент mc II (нижний отдел кости) и верхний отдел mc V.

Вторая пястная кость (mc II), как известно, утрачена у настоящих быков и только у примитивных представителей Bovinae сохраняется в виде рудиментарного придатка. У квабеской формы этот рудимент, по-видимому, встречался чаще и достигал довольно значительных размеров. В одном случае (K-3009) нижняя половина mc II имеется в сочленении с основной (mc III + IV) пястной. Проксимальный отдел mc II при препарировке материала был разрушен и утерян. Кость довольно длинная, почти достигающая середины диафиза mc III + IV. Она сверху вниз постепенно суживается и оканчивается шиловидным сужением. Почти на всех основных пястных костях нашей коллекции позади медиальной фасетки расположена маленькая слабоудлиненная поперечно фасетка для mc II. Высота этой фасетки не больше 4 мм, а ширина 11 мм. Чуть ниже фасетки лежит довольно обширная шероховатость, продолжающаяся по медиальному краю кости почти до середины диафиза. Ясно, что mc II у квабеского иорибоса был развит не менее, если не больше, чем mc V.

Основная пястная кость (mc III + IV) крупная, массивная, умеренной длины (табл. 72, рис. 70, б, табл. XXXV, фиг. 2). Проксимальный отдел кости довольно широкий, с постепенным сужением в области диафиза. Под проксимальной суставной поверхностью на верхнем конце кости очень сильно развиты связочные бугры и шероховатости для прикрепления лучевого разгибателя запястья. Латеральная проксимальная суставная фасетка для os

hamatum имеет треугольные очертания, направлена своим острым углом вперед. Медиальная фасетка для os carpi 2+3 более широкая, плоская, с незначительной срединной вогнутостью, квадратной формы (индекс отношения ширины этих фасеток равен 75%).

Диафиз кости относительно слабо суживается к середине (индекс отношения ширины диафиза в середине к проксимальной ширине 60,3—63,6). Спинковая поверхность диафиза равномерно выпуклая, с продольным желобком по сагиттальной линии, уходящим под мостик сосудистого отверстия выше дистального блока. Волярная поверхность диафиза сильно вогнута. По краям верхней части диафиза развиты шероховатости — места прилегания боковых пястных костей. На проксимальном конце, в его задне-медиальном углу, лежит уже описанная нами фасетка для mc II, а на задне-латеральном углу другая, квадратной формы фасетка (высота фасетки 13 мм, ширина 10 мм) для mc V. В нижнем отделе диафиз равномерно расширяется и переходит в дистальный блок. Надблоковое спинковое пространство выпуклое. Боковые связочные ямки глубокие.

Пятая пястная кость (mc V). Имеется только один верхний отдел этой кости. Она относительно широкая (ширина проксимального конца 20 мм), заметно уплощена спереди-назад и резко сужена дистально. Судя по шероховатости на основной пястной кости, mc V имела длину около 90 мм.

От бедренной кости (femur) сохранился лишь сильно поврежденный, сплюснутый с боков дистальный отдел. Судя по передне-заднему поперечнику (129 мм) дистального отдела, кость крупная. Медиальный мыщелок массивный (латеральный обломан). Желоб блока широкий и глубокий. Ямка подколенного мускула (fossa intercondiloidea) глубокая, круглых очертаний. Разгибательная ямка (fossa extensoria) относительно мелкая.

Коленная чашка (patella) крупная, треугольной формы, острая вершина которой обращена вверх. Сочленовная фасетка широкая, разделенная продольным возвышением на латеральную и медиальную части. Спинковая сторона кости сильно бугристая.

Размеры кости (в мм): наибольшая ширина 78; наибольшая высота 78; ширина фасетки 54; ее высота 58.

Большая берцовая кость (tibia) представлена одним проксимальным концом (K-668) и несколькими дистальными отделами. Кость крупная, широкая. Латеральный и медиальный мыщелки на проксимальном конце относительно широкие и слабовыпуклые. Межмышцелковые выступы высокие, сближенные между собой. Межмышцелковая борозда глубокая и узкая. На дистальном конце кости обращает на себя внимание его относительно сильное расширение и сильные продольные желобки. В области malleolus lateralis кость значительно сужена.

Кости заплюсны чаще всего попадались в сочленении, реже

в разрозненном виде. Имеется также несколько экземпляров в естественном сочленении с костями голени и метаподий.

Таранная кость (astragalus) крупных размеров, массивная и заметно удлиненная (табл. 72). Нижняя пяточная фасетка на латеральной поверхности относительно длинная и высокая (длина фасетки 28 мм, высота 13 мм, индекс высоты к длине 46,6). Задняя пяточная фасетка широкая и высокая, занимает всю заднюю поверхность таранных костей. Ладьевидная ямка отчетливо выражена, ее верхний край закруглен и расположен у внутренней стенки кости. Кубоидная ямка на задней поверхности по степени развития сильно варьирует: в одном случае эта ямка довольно глубокая и широкая, а в другом напоминает незначительное вдавление. Бугорок внутреннего гребня рельефный и заметно выступает вовнутрь. Гребни таранного блока высокие и массивные, особенно латеральный.

Пяточная кость (calcaneus) крупная, длинная. Внутренний бугор держателя таранной кости массивный и загнутый вверх. Коракоидная фасетка широкая, чуть вогнутая и отделенная от астрагальной фасетки глубокой и широкой впадиной. Нижняя внутренняя фасетка для надпяточной кости не шире, но и не уже кубоидной фасетки. Индекс ширины астрагальной фасетки к ширине кубоидной равен около 100%.

Кубоидная фасетка слабо изогнута латерально и по всей длине сохраняет почти одинаковую ширину. Малевлярная фасетка резко выступает, создавая с нижним отделом близкий к прямому угол.

Лодыжковая кость (os maleolare) относительно крупная, узкая и сравнительно низкая. На проксимальном конце две обособленные друг от друга высоким выступом фасетки для сочленения с латеральной лодыжкой большой берцовой кости. Медиальной фасеткой кость сочленяется с таранной костью. Фасетка для сочленения с пяточной костью чашеобразно вогнута.

Размеры кости (в мм): вы-

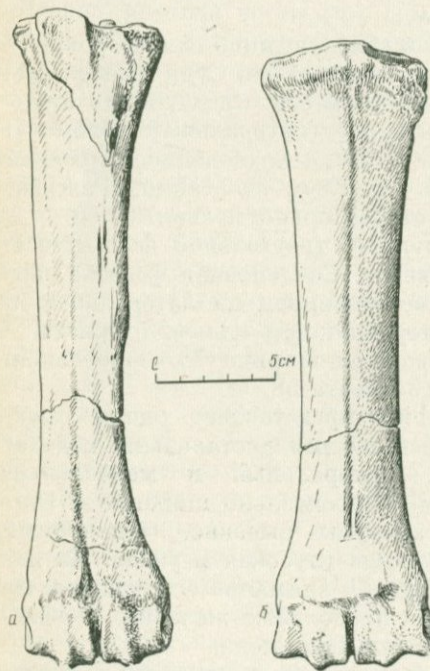


Рис. 70. *Ioribos aceros* gen. et sp. nov.

а — плюсовая кость;
б — пястная кость

сота кости 32; ширина 22; наибольший передне-задний диаметр 41.

В коллекции имеются шесть *scaphocuboideum* хорошей сохранности. Кость широкая, в задней части высокая. Сочленовная поверхность для таранной кости относительно глубокая и широкая. Фасетка для пяточной кости кзади резко возвышается. Она имеет одинаковую ширину по всей длине и лишь у задней стенки резко суживается. На дистальной поверхности размещено несколько фасеток. Латерально лежат две фасетки. Передняя из них крупнее других (ширина фасетки 24 мм, передне-задний диаметр 35 мм) и расположена заметно выше медиальной фасетки. Описанная фасетка опирается на tarsale 2 + 3. Задне-латеральная фасетка для tarsale I маленькая, треугольной формы, с удлинненным наружным поперечником (ширина фасетки 14 мм, поперечник 12 мм). На медиальной стороне дистальной поверхности также две фасетки, сочленяющиеся с проксимальным концом основной плюсневой кости. Большая фасетка слабовыпукла в передней части и вогнута в задней. Маленькая фасетка расположена в задней части кости и лежит поперечно по отношению к продольной оси кости. Скафоидальный отросток очень высокий, с гребнеобразным бугром на задней поверхности. Кубоидальный отросток относительно низкий.

Размеры кости (в мм): наибольшая ширина кости 61; высота кости спереди 31; высота в области скафоидального отростка 48; передне-задний диаметр 55.

Заплюсневая 2+3 представляет собой низкую угловатую кость, проксимальная поверхность которой слабовогнута, а дистальная выпукла. На медиальной стороне кости лежит плоская фасетка для сочленения с *scaphocuboideum*. Ширина кости 28 мм; высота 16 мм; передне-задний диаметр 37 мм.

Первая плюсневая кость очень мелкая, плоская, почти круглая. Проксимально она сочленяется с задне-латеральной фасеткой *scaphocuboideum*, а дистально — с задне-латеральной фасеткой основной плюсневой кости. Ширина кости 17 мм; высота 12 мм; передне-задний диаметр 13 мм.

Плюсневая кость (mt) (табл. XXXV, фиг. 3) крупных размеров, относительно массивная (табл. 72). Проксимальный отдел кости широкий, квадратной формы, с выпуклой спинковой стороной. На проксимальной поверхности расположены четыре фасетки, обеспечивающие сочленение с дистальным рядом костей заплюсны.

Спинковая поверхность кости сагиттально вогнута благодаря широкому продольному желобку. Над дистальным суставным блоком сосудистое отверстие открывается в широкий канал. Волярная поверхность кости сильно вогнута, особенно над дистальным блоком. Сужение диафиза в середине умеренное, но сильнее, чем на пястной кости. Надсуставные бугры и ямки сильно выражены (рис. 70,а).

Из фаланг в коллекции имеется лишь два верхних отдела первых фаланг и одна вторая фаланга, отличающиеся от соответствующих костей настоящих быков большей стройностью.

Общие замечания. Квабевский *Ioribos* крупный представитель Bovinae, характеризующийся в строении черепа рядом черт антилопы. К ним можно отнести в первую очередь относительное удлинение черепа в целом, удлинение зароговой части, строение дорсальной поверхности мозговой коробки, форму и строение затылка и височных впадин и др. Несмотря на это, строение лобной поверхности и базикраниальной части черепа, положение хоан и строение коренных зубов не оставляют сомнения в принадлежности квабевского животного к разбираемой группе бовин.

Может вызвать некоторое сомнение отсутствие роговых отростков на черепах *Ioribos*. Трудно утверждать, что животное было совершенно безрогим, но комолость квабевской формы нам представляется более чем вероятной. Наше предположение основывается на следующих фактах.

1. В коллекции из Квабеби имеется 13 более или менее хорошей сохранности черепов (во всяком случае, лобно-теменная область на всех черепах цела), совершенно лишенных даже намека на роговые отростки.

2. Среди более чем 3000 костей ископаемых животных из Квабеби нет ни одного обломка, который можно было бы, хотя бы с некоторой долей приближения, считать фрагментом рога *Ioribos* или каких-либо других Bovina.

Конечно, можно было бы допустить, что в Квабеби в захоронение попали черепа только самок, но такая выборочность захоронения в Квабеби, где обильно представлены остатки обоих полов и разных индивидуальных возрастов многих групп млекопитающих животных, представляется нам маловероятной. Ведь общеизвестно, что черепа животных с роговыми отростками более массивны, компактны и в меньшей степени, чем безрогие, подвержены разрушению при транспортировке и захоронении. Примечательно, что среди костных остатков *Ioribos* немалый процент принадлежит молодым и полувзрослым особям. Наблюдения же над бизонами в природных условиях, как отмечает И. И. Соколов (1959, стр. 586), показывают, что молодняк всегда держится около самок. Из этого следует, что в Квабеби, даже при выборочном захоронении самок, вместе с ними должны были захорониться и молодые самцы, и если бы они были рогатыми, то их черепа или обломки рогов обязательно сохранились бы в местонахождении.

Следует в связи с этим отметить, что единственный имеющийся череп *Proleptobos* Pilg. из миоплиоценовых отложений Бирмы, относимый из-за отсутствия роговых отростков к самке, мог принадлежать на самом деле безроговому животному.

Наконец, у наиболее близкого к иорибосу рода *Leptobos*, с которым квабевский род, несомненно, имел общего предка, самцы

имели рога, а самки были безрогие. У другой формы, тоже довольно близкой к этим обоим родам, — *Epileptobos* — как самцы, так и самки обладали роговыми отростками. Можно думать поэтому, что *Epileptobos* не связан непосредственным родством с *Leptobos*, а происходит, скорее, от общего предка, который дал начало как *Leptobos*, так и *Ioribos*. Возможно, от какой-то родоначальной формы, существовавшей в позднем миоцене, ответвились три филогенетические линии: одна из них вела к совершенно безрогим (*Ioribos*), другая — к *Leptobos*, у которого самцы рогатые, а самки лишены рогов, а третья — к *Epileptobos*, у которого особи обоих полов рогатые. Если *Proleptobos* окажется безрогим, то он займет промежуточное положение между общим предком всей группы и *Ioribos*.

Как уже было отмечено нами, по морфологическим особенностям черепа *Ioribos* заметно приближается к представителям *Voselaphina*. Однако это сходство явно конвергентное и объясняется, вероятно, сходной адаптацией обеих форм к условиям светлого леса и лесостепи. Учитывая относительную массивность конечностей *Ioribos* (табл. 72), можно полагать, что он не был особенно быстро бегающим животным. Отсутствие роговых отростков и способности быстро бегать ставило, должно быть, порибоса в трудное положение в борьбе за существование, но зато он обладал острым обонянием, помогающим на значительном расстоянии чувствовать приближение опасности, на что указывают, возможно, сильно развитые у него этмоидальные щели.

Подтриба *Syncerina* Sokolov, 1953

Eosyncerus Vekua gen. nov.

Название рода от греч. *Eos* — рассвет и рода *Syncerus*.

Типовой вид. *Eosyncerus ivericus* sp. nov.

Диагноз. Буйвол крупных размеров; рога средней длины, очень массивные, слегка загнутые вверх, в стороны и назад, гетеронимно слабо скручены, сближены основаниями, незначительно сплющены дорсо-вентрально.

Сравнение. Прежде всего следует отметить, что квабевский буйвол, без сомнения, принадлежит к подсем. *Vovinae*. Все представители других подсемейств бовид по строению рогов резко отличаются от квабевской формы. И лишь овцебыки из подсем. *Sarginae* обнаруживают отдаленное сходство с квабевским буйволом. Однако совершенно исключена близость квабевского буйвола к *Ovibovini* по следующим соображениям.

1. Квабевский буйвол обладал гетеронимно скрученными роговыми отростками.

Все представители *Ovibovini*, за исключением, быть может, плейстоценового *Boopsis* (последний резко отличается от *Eosynce-*

гус по расположению и направлению роговых стержней), имеют гомонимно скрученные роговые отростки.

2. У квабебского буйвола рога средней длины, массивные, слабо суживающиеся, удлиненоовального поперечного сечения. При этом рога незначительно сплющены дорсо-вентрально.

У овивовин рога очень короткие и массивные или длинные, резко убывающие в диаметре. Если у них рога и сплющены, то преимущественно спереди-назад, а не дорсо-вентрально. Кроме того, кили придают поперечному сечению рогов овивовин треугольную форму.

3. Пневматизация роговых отростков у квабебского буйвола прослеживается почти до верхушек, тогда как у овивовин внутренняя полость ограничена основанием рога.

4. Рога у квабебского буйвола направлены чуть вверх, в стороны и назад.

Ни один представитель *Ovibovini* не имеет подобного расположения рогов. Чаще всего у овивовин рога направлены вниз, вперед и только кончиками загнуты вверх и назад.

5. У большинства форм *Ovibovini* основания роговых отростков, а иногда и часть лобной поверхности покрыты околороговыми экзостозами, совершенно отсутствующими у квабебского буйвола.

Не просто определить систематическое положение квабебского буйвола и в подсем. *Vovinae*. Скорее всего близких форм следует искать среди представителей трибы *Vovini*, но *Eosyncerus* настолько отличается от всех известных нам форм этой трибы, что отнесение его к какой-либо из ее групп встречает большие затруднения.

К подтрибе *Vovinae* он не может быть отнесен из-за наличия у него, в противоположность стройным, гомонимно изогнутым и округлого поперечного сечения рогам настоящих быков, массивных, гетеронимно скрученных рогов с удлиненоэллиптическим сечением.

Сравнение квабебского *Eosyncerus* с родами подтрибы *Helicoportacina* выявило большое расхождение между ними как по общим размерам, так по форме и строению рогов. Представители *Helicoportacina* характеризуются мелкими размерами, очень длинными, стройными, широко расставленными рогами, снабженными двумя резко выраженными киями, в отличие от массивных, гетеронимно изогнутых, лишенных килей рогов у *Eosyncerus* из Квабеби.

Роды подтрибы *Boselaphina* своими короткими и почти прямыми, вертикально поставленными рогами, снабженными тремя киями, настолько резко отличаются от нашей формы, что вызывает сомнение даже отдаленная близость между сравниваемыми группами животных.

Не избежать более подробного сравнения *Eosyncerus* с родами подтрибы *Vubalina*. Сходство исследуемой формы из Квабеби с последним проявляется в массивности рогов, гетеронимной скрученности их и общей изогнутости. Однако отличия *Eosyncerus* от

представителей *Bubalina* весьма существенны. Так, от *Anoa* Н. Smith квабевский буйвол отличается крупными размерами и массивными, изогнутыми, относительно сильно расходящимися рогами, в отличие от прямых, стройных, слабо расходящихся рогов у целебесского буйвола.

От ископаемых азиатских *Hemibos* Fals. et Rüt., *Proamphibos* Pilg. и *Parabos* Agam. et Piv. описываемый буйвол из Квабеби отличается гетеронимной скрученностью рогов, отсутствием килей и удлиненоэллиптическим поперечным сечением, в противоположность трехкилевым рогам треугольного сечения у сравниваемых с ним форм.

От сиваликских мио-плиоценовых *Strepsiptorax* Pilg. и *Pachiptorax* Pilg. квабевская форма отличается массивными, скрученными бескилевыми рогами, имеющими удлиненоэллиптическое сечение (у сиваликских форм рога стройные, прямые, двухкилевые, с треугольным поперечным сечением).

Квабевский *Eosyncerus* не может быть отождествлен также с азиатским родом *Bubalus* Н. Smith, от которого отличается многими довольно существенными признаками, хотя и обнаруживает с ним некоторое сходство: у квабевского буйвола рога массивные, средней длины, гетеронимно скручены, без килей, приподняты выше лба и отходят близко от сагиттальной линии. У азиатского буйвола рога очень длинные, постепенно суживающиеся, с килями, широко расставлены, лежат в одной плоскости с лобной поверхностью, а чаще всего ниже ее, отходят от краев лобных костей (Пилгрим, 1937; Соколов, 1953, 1962).

Сравнение *Eosyncerus* с представителями африканских буйволов подтрибы *Syncerina* Sokolov не оставляет сомнения в том, что квабевская форма ближе к группе африканских буйволов. На это, в частности, указывают массивные и сближенные в основаниях средней длины рога, поднимающиеся своими расширенными основаниями выше лобной поверхности, и их удлинено овальное поперечное сечение.

Вместе с тем квабевская форма обладает совокупностью особенностей в строении и расположении рогов, существенно отличающих ее от обоих родов подтрибы *Syncerina* (*Homoiocerus* Bate и *Syncerus* Hodgson).

От верхнеплейстоценового буйвола из Судана *Homoiocerus singae* Bate квабевская форма отличается относительно короткими рогами, их широким расхождением, сравнительно расширенным основанием стержня и отсутствием характерной для африканских буйволов отогнутостью рогов вниз.

На первый взгляд буйволы рода *Syncerus* Hodgson обнаруживают большое сходство с *Eosyncerus*. Как и у квабевской формы, у них рога средней длины, массивные, сближены и заметно расширены в основаниях, удлиненоовального сечения и лишены килей (*B. iselini* Stehlin).

Однако дугообразная загнуто́сть рогов назад у *Eosyncerus*, возвышение рогов над черепом (в противоположность отогнутым вниз у *Syncerus*), гетеронимная скрученность стержня (в отличие от гомонимного у *Syncerus*) и отсутствие характерной шероховатости в основаниях стержней и на лобной поверхности исключают возможность тесного сближения квабейского буйвола не только с рецентными видами рода *Syncerus*, но и с ископаемым виллафранкским *S. iselini* Stehlin, мало отличающимся от современных африканских буйволов (Лидеккер, 1908; Штелин, 1934; Соколов, 1953; Хальтенорт, Тренс, 1956).

Все изложенное дает основание отнести квабейскую форму к новому роду и виду ископаемых буйволов, принадлежащих к подтрибе *Syncerina*.

Eosyncerus ivericus Vekua sp. nov.

Рис. 71—73; табл. XXXVI

Название вида от Ivergia — древнее название Грузии.

Голотип. Фрагмент черепа с роговыми стержнями. Коллекция Института палеобиологии АН Грузинской ССР, К-105; Квабей (Восточная Грузия); акчагыл.

Материал. 1. Фрагмент черепа с роговыми стержнями (К-1051). От черепа сохранились лишь лобные кости и роговые отростки. Рога хорошей сохранности: обломана только незначительная часть верхушек. 2. Фрагмент черепа с роговыми стержнями (К-1052). Череп со значительной частью лобных костей и роговыми отростками. Рога относительно хорошей сохранности: правый стержень обломан по середине, а левый в верхушечной части. 3. Целая пястная кость (К-1053).

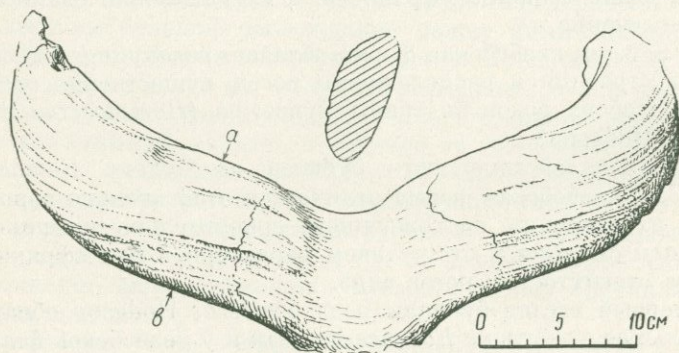


Рис. 71. *Eosyncerus ivericus* gen. et sp. nov. Роговые стержни

Описание. Рога (К-1051) массивные, средней длины (длина неполного рога вдоль заднего края 250 мм), широкие в основаниях и постепенно суживающиеся к верхней части. Рога отходят почти от срединной линии лба, с чем связано и сравнительно узкое межроговое пространство. В отличие от всех азиатских буйволиных, рога не отогнуты вниз, а загнуты вверх, назад и в стороны. В силу этого рога значительно возвышены над лобной поверхностью. Несмотря на то, что концы рогов обломаны, нетрудно заметить их явное загибание вверх. В целом рога слабо гетеронимно скручены. Межроговое пространство заметно выпукло. Полностью отсутствуют следы шероховатости как на роговых стержнях, так и на лобной поверхности. Форма поперечного сечения удлинненно-эллиптическая, с относительно выпуклой верхней и более плоской нижней поверхностями (рис. 71).

Другой экземпляр (К-1052) в основном имеет сходное с описанным образцом строение. Отличается он лишь в деталях. Так, загибание роговых стержней вверх и назад здесь выражено сильнее; рога в основаниях настолько сильно сближены, что межроговое пространство представлено в виде узкой, продольно выпуклой полосы; роговые стержни у основания относительно уже, а в середине значительно расширены (рис. 72). Форма поперечного сечения в основном такая же, как у первого экземпляра, но верхняя (внутренняя) поверхность относительно сильнее выпукла. В целом рога на этом черепе сильнее загнуты вверх, слабее раскинуты в стороны и более возвышены над лбом.

Мы далеки от мысли, что эти образцы могут принадлежать к разным видам *Eosyncerus*. Указанные отличия в строении рогов гледует объяснить, скорее всего, половым диморфизмом. Нам кажется, что относительно более мощные, широко раскинутые и низ-

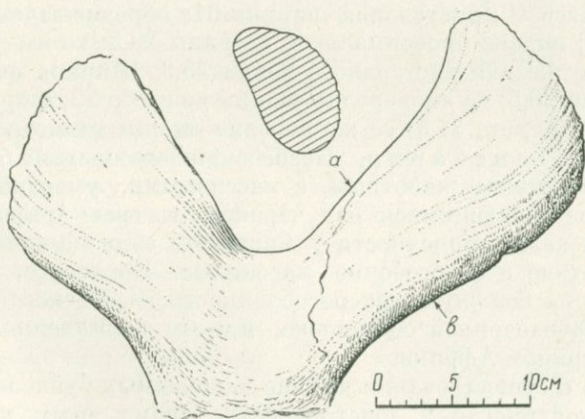


Рис. 72. *Eosyncerus ivericus* gen. et sp. nov. Роговые стержни

ко посаженные рога принадлежат самцу, а менее раскинутые, но более высоко загнутые — самке.

Размеры рогов (в мм): образец К-1051 — продольный диаметр (передне-задний диаметр рога) у основания 137; поперечный диаметр там же 64; продольный диаметр рога посередине 115; поперечный диаметр там же 62; расстояние между концами (обломанными) рогов 400; длина неполного рога вдоль заднего края около 250.

Образец К-1052 — продольный диаметр рога у основания 127; поперечный диаметр там же 75; продольный диаметр посередине 135; поперечный диаметр там же 85.

Пястная кость (Mc, К-1053) очень короткая, умеренно массивная, с значительно расширенным дистальным концом (рис. 73). Проксимальный конец незначительно шире диафиза. Суставные фасетки имеют в общем такую же форму и расположение, как у настоящих быков. Фасетка для *os hamatum* треугольной формы, относительно мелкая, а фасетка для *os magnum* имеет четырехугольные очертания, с сильно выпуклой передней стороной. В средней части фасетка заметно вогнута. Связочные бугры на верхнем отделе кости достаточно рельефны.

Диафиз кости короткий, относительно узкий в верхней части и постепенно расширяющийся к дистальному концу. Передняя поверхность со слабым продольным желобком, ступеньчато расширяющимся к середине диафиза. Сосудистое отверстие незначительных размеров и расположено чуть выше дистального конца. Задняя поверхность диафиза со значительной вогнутостью.

Дистальный конец пястной кости значительной ширины, уплощенный и с узкими направляющими валиками.

Размеры пястной кости (в мм): полная длина кости 183; проксимальная ширина 54; передне-задний диаметр там же 35; ширина диафиза 40; дистальная ширина 61; передне-задний диаметр там же 29; индекс проксимальной ширины 29,5; то же для диафиза 21,8; то же для дистального конца 33,3. Ширина фасетки для *os hamatum* 20,5; ее же передне-задний диаметр 22; ширина фасетки для *os magnum* 31,5; ее же передне-задний диаметр 33.

Общие замечания. Квабебский ископаемый буйвол был довольно крупным животным, с массивными, умеренной длины рогами, возвышающимися над черепом и сравнительно сильно загнутыми назад. Конечности у животного судя по пястной кости, были короткие и не особенно массивные. Последнее, возможно, указывает на большую приспособленность квабебского буйвола к жизни в заболоченной обстановке, чем это свойственно современным синцеринам Африки.

Вопрос о существовании вообще ископаемых буйволов на европейском континенте в доисторическое время долго не находил ответа. Несколько находок остатков бовид в плейстоценовых отложениях Европы, раньше относимых Рютимейером (1866—1867) к

буйволам, оказались принадлежащими бычьим. И только в 1927 г. в плейстоценовых отложениях Штейнгейма (Steinheim) был найден череп буйвола, отнесенного Беркемером (1927) к азиатской группе буйволов. Более ранних находок остатков *Bubalus* в Европе нет. Неизвестны в плейстоцене Европы и остатки африканских буйволов.

Штелин (1934), изучавший в Базельском музее ископаемую коллекцию по лептобосам из верхнеплиоценовых отложений Валь д' Арно, обнаружил фрагмент черепа с рогами, существенно отличающийся по строению рогов от черепов лептобоса и отнесенный им впоследствии к африканским буйволам.

Этот автор, детально сравнивая упомянутую форму с азиатскими и африканскими буйволами, нашел, что буйвол из Валь д' Арно сильно отличается от азиатских буйволов. Он с уверенностью относит итальянскую находку к африканским буйволам, выделив, однако, на основании некоторых ее отличительных черт ископаемую форму в особый новый вид *Syncerus* (*Bubalus*, по Штелину) *S. iselini*. До кваббеской находки итальянский вид Штелина оставался самым древним представителем африканских буйволов.

Подытоживая данные об ископаемых буйволах Европы и Африки (родов *Bubalus* и *Syncerus*), мы приходим к следующему выводу. В плиоценовое время на европейском континенте, а также, возможно, и в Азии жили буйволы типа африканских синцерин, мигрировавшие к концу плиоцена или, скорее всего, в начале плейстоцена в Африку. То, что буйволы группы *Syncerus* проникли в Африку из Европы, нам думается, не должно казаться сомнительным, так как в Африке нет доплейстоценовых находок остатков буйвола вообще, а плейстоценовые отождествляются с современными формами. По-видимому, становление группы африканских буйволов завершилось уже в Европе. В плейстоцене на смену синцеринам в Европу из Азии мигрировали азиатские формы, занимая те же ниши, которые

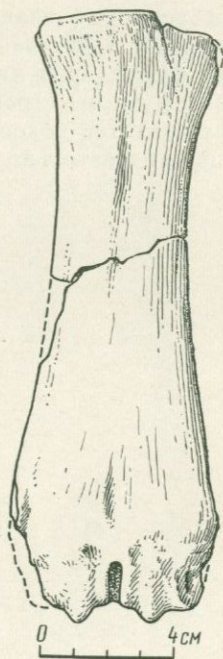


Рис. 73. *Eosyncerus ivericus* gen. et sp. nov. Пястная кость

принадлежали африканским буйволам. В Африку, вопреки утверждению некоторых исследователей, азиатские буйволы, вероятно, не проникали. Примечательно, что в новейших сводках в составе плиоценовых и плейстоценовых фаун Африки указывается только *Syncerus caffer* Sparrm. (Боне, Зингер, 1965).

Трудно судить о филогенетических связях квабейского буйвола. Среди представителей бовин нет формы, которую можно было бы с достаточной долей уверенности принять предковой для *Eosyncerus* формой. К числу таких форм можно было бы отнести *Parabos* Agamb. et Riv. (1929), если бы не явно выраженные кили на рогах и их треугольное поперечное сечение у последнего, в противоположность бескилевому, продольноэллиптического сечения (признаки более примитивные, по Соколову) рогам у *Eosyncerus*. Те же возражения могут возникнуть при попытке генетического сближения квабейской формы с сиваликскими *Strepsiptorax* Pilg. (1937) и *Pachiptorax* Pilg. (1937).

Не лишена, однако, основания мысль о возможной родственной связи квабейской формы и африканских буйволов с недавно описанным из понтических отложений Удабно (Восточная Грузия) *Udabnocerus georgicus* Bur. et Gab. (1968). Наличие у последнего гетеронимно скрученных овального сечения рогов, направленных назад и лишенных килей, не противоречит, по-видимому, такому допущению.

Неясен вопрос о взаимоотношениях *Eosyncerus* из Квабеби с африканскими *Syncerus*. Непосредственным предком последнего квабейская форма вряд ли могла быть: слишком велика разница между ними в форме строения рогов. Можно, однако, думать, что *Eosyncerus* является боковой угасшей ветвью линии африканских буйволов и, следовательно, обе эти формы берут начало от общего предка.

Промеры (в мм) и индексы черепа

№	Промеры	<i>Toribos aceros</i> Квабеби	<i>Leptobos falconeri</i> по Пил- гриму (1937) и Петровки (1956)	<i>L. val- liasar- ni</i> по Мерля (1949)	<i>L. et- ruscus</i> по Пет- ровки (1956)	<i>L. sir- ticus</i> по Пет- ровки (1956)	<i>Bose- laphus</i> Пе- цент
1	Премолярная основ- ная длина (basion — передний край P ²)	300	—	—	—	—	248
2	Передний край P ² — суставная впадина	261	—	—	—	—	203
3	Передний край P ² — передний край глаз- ницы	127	—	—	—	—	110
4	Длина лобных ко- стей	149	144	170	170	130	—
5	Расстояние между надглазничными от- верстиями	94; 100	71	110	108	80	65
6	Ширина лба в обла- сти глазниц	155—178	227	224	200	208	154
7	Ширина черепа в области mastoideum	134	217	208	208	200	121
8	Высота черепа в за- тылке	123	125	124	127	114	97
9	Ширина мозговой ко- робки	87	111	120	115	120	78
10	Ширина затылочных мышцелков	80	103	94; 100	108	94	75
11	Ширина foramen magnum	27	—	—	—	—	32
12	Высота foramen mag- num	28	—	—	—	—	30
13	Длина зароговой ча- сти черепа	78	—	—	—	—	91
14	Ширина носовых ко- стей	37—57	—	—	—	—	28
15	Передне-задний диа- метр глазницы	57—61	—	—	—	—	53
16	Высота глазницы	49—51	—	—	—	—	49
	Индекс ширины чере- па в области mastoide- um к высоте затылка	108,9	161	171	164	175	124,7
	Индекс лобной шири- ны к ширине черепа в области mastoideum	115,6	110,4	107,7	96,1	104	127,3

Т а б л и ц а 69. Промеры нижней челюсти (в мм)

№	Промеры	<i>Ioribos aceris</i> Квабеби			
		К-184	К-185	К-177	К-176
1	Высота горизонтальной ветви вперед P_2	28	31	34	29
2	Высота горизонтальной ветви позади M_3	55	60	61	58
3	Наибольшая толщина горизон- тальной ветви	28	29	31	30
4	Длина диастемы	75	—	—	—

Т а б л и ц а 70. Промеры (в мм) и индексы верхних коренных зубов

№	Промеры	<i>Ioribos aceris</i> Квабеби				
		К-3	К-2	К-7	К-1	
1	P_2 {	длина	20	17	22	21
		ширина	16,5	15	19	18
2	P_3 {	длина	18	18	21,5	19
		ширина	18	19	20	19,5
3	P_1 {	длина	17	16	17	16,5
		ширина	21,5	19	22	20
4	M^1 {	длина	21	22	28	27
		ширина	27	25	26	26
5	M^2 {	длина	29	29	32	27,5
		ширина	28	29	29	27
6	M^3 {	длина	32	31,5	35	32
		ширина	26	27	29	26,5
7	Длина ряда коренных зубов	134	131	152	123	
8	Длина ряда премоляров	55	50	60	45	
9	Длина ряда моляров	80	81	92	78	
	Премолярно-молярный ин- декс	68,7	61,7	65,2	57,7	

Т а б л и ц а 71. Промеры (в мм) и индексы нижних коренных зубов

№	Промеры	<i>Ioribos aceris</i> Квабеби				
		К-185	К-177	К-443	К-176	
1	P_2 {	длина	15	15	15,5	16
		ширина	10	9,5	9	9
2	P_3 {	длина	19,5	20	21,5	20,5
		ширина	13	11	12	11,5
3	P_4 {	длина	21,5	21	22	21,5
		ширина	16	15	13	14
4	M_1 {	длина	23,0	23	24	23
		ширина	19	17	18	17,5
5	M_2 {	длина	26,5	28	25,5	28
		ширина	20	20	19	19,5
6	M_3 {	длина	39	44	42	41,3
		ширина	20,5	20	19	19,4
7	Длина ряда коренных зубов	145	147	148	144	
8	Длина ряда премоляров	55	56	56	55	
9	Длина ряда моляров	90	91	92	89	
	Премолярно-молярный индекс	62,1	63,2	63,5	61,8	

Таблица 72

Промеры (в мм) и индексы костей конечностей

№	Промеры	<i>Ioribos aceros</i> Квабеби	<i>Leptobos etruscus</i> Оливюла по Мерла (1949)	<i>L. etruscus</i> по Вире (1954)
Плечевая кость				
1	Ширина диафиза	35—38	—	—
2	Передне-задний диаметр там же	44—47	—	—
3	Наибольшая ширина дисталь- ного конца	81—84	—	—
4	Передне-задний диаметр ди- стального конца	75—81	—	—
5	Диаметр наружного валика блока	33—38	—	—
6	Диаметр внутреннего валика блока	47—55	—	—
7	Диаметр средней борозды блока	34—40	—	—
Лучевая кость				
1	Наибольшая длина кости	210—221	209—327	—
2	Наибольшая ширина верхнего конца	81—86	—	—
3	Передне-задний диаметр там же	48—51	—	—
4	Ширина диафиза посередине	49—52	—	—
5	Передне-задний диаметр там же	29—31	—	—
6	Наибольшая ширина нижнего конца	79—82	—	—
7	Передне-задний диаметр там же	52—62	—	—
Пястная кость				
1	Полная длина кости	258—265	236—266	249; 250,5
2	Наибольшая ширина верхнего конца	63—68	—	57; 53,2
3	Передне-задний диаметр там же	43—45	—	—
4	Ширина диафиза	39—45	—	35,4; 32,8
5	Передне-задний диаметр там же	29—33	—	—
6	Наибольшая ширина нижнего конца	61—68	—	54,5; 52,8

Т а б л и ц а 72 (продолжение)

№	Промеры	<i>Toribus aceris</i> Квабеби	<i>Leptobos etruscus</i> Оливюла по Мерла (1949)	<i>L. etruscus</i> по Вире (1954)
7	Передне-задний диаметр там же	38—41	—	—
	Индексы:			
	2 : 1	23,7—25,6	—	22,9; 21,2
	4 : 1	14,7—16,0	—	14,0; 12,8
	6 : 1	23,7—25,6	—	21,7; 20,8
	Бедренная кость			
1	Передне-задний диаметр нижнего конца	129	—	—
2	Ширина диафиза	62	—	—
3	Передне-задний диаметр диафиза	42	—	—
	Большая берцовая кость			
1	Наибольшая ширина верхнего конца	88	—	—
2	Ширина нижнего конца	65—76	—	—
3	Передне-задний диаметр там же	52—61	—	—
4	Ширина суставной поверхности нижнего конца	42—50	—	—
5	Передне-задний диаметр внутреннего желоба	43—47	—	—
6	Передне-задний диаметр наружного желоба	37—40	—	—
	Таранная кость			
1	Наибольшая длина по наружной поверхности	75—82	—	—
2	Наибольшая длина по внутренней поверхности	71—75	—	—
3	Наибольшая длина посередине	62—64	—	—
4	Ширина верхнего конца	49—52	—	—
5	Наибольшая ширина нижнего конца	50—54	—	—
6	Наибольший передне-задний диаметр кости	41—48	—	—
	Пяточная кость			
1	Наибольшая длина кости	140—142	—	—

Таблица 72 (окончание)

№	Промеры	<i>Ioribos aceros</i> Квабеби	<i>Leptobos etruscus</i> Оливюла по Мерла (1949)	<i>L. etruscus</i> по Вире (1954)
2	Длина по средней линии от головки до суставной фasetки	92—93	—	—
3	Высота суставной фasetки для надпяточной кости	49—51	—	—
4	Ширина кости на уровне держателя таранной кости	46—49	—	—
5	Наибольший передне-задний диаметр кости	63—68	—	—
<i>Scaphocuboideum</i>				
1	Наибольшая ширина кости	65—70	—	—
2	Ширина суставной поверхности для надпяточной кости	51—57	—	—
3	Ширина нижней суставной поверхности	53—56	—	—
4	Наибольшая высота кости	44—47	—	—
5	Высота скафоидальной части спереди	17—20	—	—
6	Высота кубоидальной части спереди	25—29	—	—
Плюсневая кость				
1	Полная длина кости	269—277	258—280	278,5—290
2	Наибольшая ширина верхнего конца	56—66	—	46,5—53,2
3	Передне-задний диаметр верхнего конца	48—60	—	—
4	Ширина диафиза	36—38	—	28,5—34,4
5	Передне-задний диаметр диафиза	35—37	—	—
6	Наибольшая ширина нижнего конца	62—63	—	49—55,8
7	Передне-задний диаметр нижнего конца	37—39	—	—
Индексы:				
	2 : 1	22,3—23,9	—	16,3—18,2
	4 : 1	13,2—13,4	—	9,6—11,7
	6 : 1	22,8—23	—	17,6—18,9

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КВАБЕБСКИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

В главе о геологических условиях квабевского местонахождения ископаемых млекопитающих мы показали, что в среднем акчагыле море наступало с востока на запад и в районе Квабеби, по-видимому, оно омывало далеко вклинивающуюся в море сушу, населенную разнообразной фауной млекопитающих.

В этой главе нами предпринимается попытка дать экологический анализ наиболее характерных представителей квабевской фауны и выяснить условия обитания фаунистического комплекса в целом. Но прежде чем приступить к экологическому обзору фауны, следует хотя бы вкратце ознакомиться с палеоботаническими данными, основывающимися на многочисленных остатках акчагыльской флоры на территории Кахетии.

Судя по листовым остаткам, собранным Ж. Ш. Долидзе (1968) в среднеакчагыльских отложениях местности Квабеби, здесь произрастали белая ива (*Salix alba*), осина (*Populus tremula*), ольха (*Alnus hoernesi*), лещина (*Corylus avellana*), черешчатый дуб (*Quercus robur*), карач (*Ulnus tuberosa*), дзельква (*Zelkova caprinifolia*), рябина (*Sorbus caucasigena*), груша дикая (*Pyrus caucasica*), надуб (*Ilex horrida*), бирючина (*Ligustrum vulgare*), калина восточная (*Viburnum orientale*). Как видно из этого списка, в квабевской флоре представлены листопадные деревья и кустарники, при участии лишь одного вечнозеленого вида (падуб), свидетельствующие в целом об умеренно теплых климатических условиях. Участие в квабевской флоре, наряду с пойменными и низинными растениями, представителей лесов горных зон склоняет автора к мысли о существовании в Кахетии горного рельефа (Долидзе, 1968, стр. 473). Это заключение не вполне согласуется с общим характером фауны квабевских млекопитающих, среди которых почти отсутствуют обитатели собственно горных поясов. Кроме того, и в самой квабевской флоре нет, как нам кажется,

таких элементов, которые могли быть бесспорным доказательством развития в данной области горного рельефа. Из только что перечисленных акчагыльских растений Квабеби, согласно экологической таблице, приводимой Дюлидзе, лишь рябина (*S. caucasigena*) характерна для лесов субальпийского пояса, а все остальные могут произрастать в прибрежных, низинных лесах (белая ива, осина и др.), что, по-видимому, свидетельствует, скорее, о довольно мягком рельефе данной местности, где, наряду с открытыми дугами саванного типа, заросшими кустарниковыми растениями, были распространены также относительно обширные прибрежные леса и подлески.

М. Д. Узнадзе (1965) приводит довольно обширный список акчагыльской флоры, составленной по материалам из разных местонахождений Кахетии. Это — *Pteridium aquilinum*, *Pinus communis*, *P. pithyusa*, *Phragmites communis*, *Carex riparia*, *Populus tremula*, *Salix pentandra*, *S. triandra*, *S. varians*, *Juglans acuminata*, *Alnus glutinosa*, *A. hoernesi*, *Betula raddeana*, *Corylus avellana*, *Costanea atavia*, *Fagus orientalis*, *Quercus cerris*, *Zelkova caprinifolia*, *Z. ungeri*, *Morus* cf. *alba*, *Laurocerasus officinalis*, *Pyrus communis*, *P. thoebroma*, *Prunus mahaleb*, *P.* cf. *spinulosa*, *Acer brachyphyllum*, *A. insigne*, *Frangula alnus*, *Rhus gradifolia*, *Tilia platyphyllos*. Анализ этой флоры приводит автора к заключению, что в ней преобладают (73%) элементы умеренных лесных флор, при довольно широком участии компонентов теплоумеренных лесов горных и низовых приречных зон (Узнадзе, 1965, стр. 124).

Экологический характер основных групп квабебских млекопитающих (список фауны №1) в основном подтверждает выводы палеоботаников. Коснемся подробнее этого вопроса.

С экологической точки зрения квабебский фаунистический комплекс можно подразделить на три группы. В первую группу мы объединяем формы, приспособленные к существованию в полукрытых лесостепных условиях. Эта группа представлена наиболее богато в Квабеби. К ней относятся сухопутная черепаха, винторогие, саблерогие и лошадиные антилопы, косуля, иорибос и, по-видимому, носорог.

Вторая группа характеризуется животными, населяющими леса, прибрежные пойменные заросли и заболоченные участки берегов водоемов. Это — олени, псевдосось, свинья, овернский медведь, рысь, эосинцерос и квабегигирак.

В третью группу мы включаем формы, занимавшие открытые степные экологические ниши. В нашей фауне они представлены довольно бедно не только по составу форм (гиппарийон, газель, страус), но и по числу индивидов.

Самые многочисленные в Квабеби винторогие антилопы (*Parastrepsiceros sokolovi*), судя по аналогии с современными винторогими антилопами Африки, могут рассматриваться в качестве обитателей полукрытых пространств саванного типа, отдавших, долж-

Видовой состав и соотношение количества костных остатков
и числа особей в квабейской фауне позвоночных

Вид	Число костей	Мини- мальное число особей
<i>Testudo</i> sp.	1	1
<i>Struthio transcausicus</i> Burt. et Vek.	1	1
<i>Nyctereutes megamastoides</i> (Pomel)	419	14
<i>Canis</i> sp.	1	1
<i>Ursus arvernensis</i> Cr. et Job.	2	1
<i>Therailurus</i> sp.	1	1
<i>Felis (Lynx) issidorensis</i> Cr. es Job.	8	2
<i>Machairodus davitašvili</i> sp. nov.	9	2
<i>Hystrix</i> cf. <i>primigenia</i> (Wagner)	2	1
<i>Kvabebihyrax kacheticus</i> Gab. et Vek.	13	5
<i>Anancus arvernensis</i> (Cr. et Job.)	36	4
<i>Hipparion crusafonti</i> Vill.	55	7
<i>Dicerorhinus megarhinus</i> (Christol)	194	16
<i>Propotamochoerus provincialis</i> (Gerv.)	88	10
<i>Eucladoceros</i> sp.	6	3
<i>Pseudalces</i> sp.	13	2
<i>Procapreolus</i> sp.	9	4
<i>Protoryx heinrichi</i> sp. nov.	163	11
<i>Oryx</i> sp.	1	1
<i>Gazella postmitilini</i> sp. nov.	209	9
<i>Parastrepsiceros sokolovi</i> Vek.	296	14
<i>Ioribos aceros</i> gen. et sp. nov.	547	28
<i>Eosyncerus ivericus</i> gen. et sp. nov.	3	2

но быть, предпочтение заросшей кустарниковыми растениями прибрежной полосе водоема. Но, если учесть относительно большую, чем у рецентного *Strepsiceros*, гипсодонтность коренных зубов, то надо будет признать ее несколько более специализированной формой, способной приспосабливаться к условиям более или менее сухих саванн и к питанию относительно жесткой пищей.

Не уступают в богатстве винторогой антилопе также квабевские гиппотрагины (*Protoryx heinrichi Oryx* sp.). Современные представители этого подсемейства являются, как известно, типичными обитателями сухих пустынь или полупустынь и приспособлены к питанию жесткой сухой растительностью (Соколов, 1953, стр. 205). К такому образу жизни у них хорошо приспособлены зубы, характеризующиеся значительной гипсодонтностью коренных зубов и хорошо развитыми добавочными столбиками на них. Особое место среди современных гиппотрагин занимает лишь *Hippotragus niger*, обитающая в лесах с хорошо развитым травянистым покровом (Лидеккер, 1908, стр. 292).

Ископаемые гиппотрагины, в том числе и квабевские, отличаются от современных форм значительно меньшей гипсодонтностью и некоторыми признаками строения черепа. В частности, у квабевского *Protoryx heinrichi* зубы мезогипсодонтные, лишенные добавочных столбиков, с относительно слабо развитыми стилями и ребрами на коренных зубах. Можно думать поэтому, что квабевский проторикс жил в условиях лесостепи типа относительно влажных саванн.

Богато представлен в Квабеби и безрогий бык (*Ioribus aceros*), напоминающий своим сложением скорее крупных антилоп, чем настоящих быков. Довольно высококоронковые коренные зубы, усложненные добавочными элементами, относительно длинные и умеренно стройные конечности этого животного должны свидетельствовать, как нам кажется, об его адаптации к ландшафту лесостепного типа, где он мог кормиться на опушках светлого леса не только относительно жестким травянистым кормом, но и побегами кустарниковых растений.

Обитателем лесостепного ландшафта следует считать, по-видимому, и ископаемую косулю (*Procapreolus* sp.). К такому предположению нас приводит ее аналогия с современными косулями, которые привязаны к светлым лесам и лесостепи, отдавая предпочтение участкам леса, перемежающегося открытыми лесными полянами и лугами, при хорошо развитом травянистом покрове (Соколов, 1959; Бобринский, Гладков, 1961). По Соколову, ареал ископаемых косуль существенно не отличался от ареала современных, но, учитывая, что квабевская косуля имела, скорее, мезогипсодонтные, лишенные добавочных элементов коренные зубы, в отличие от брахиодонтных у *Capreolus*, мы можем думать, что квабевская форма не очень избегала открытых пространств и была лучше приспособлена к относительно жесткой пище.

К рассматриваемой экологической группировке следует отнести, как нам кажется, и квабевского носорога.

Рецентные носороги, как правило, плохо переносят сырой климат и поэтому избегают влажных, заболоченных биотопов, хотя в основном держатся в непосредственной близости от водоемов. Для этих животных наиболее подходящие условия обитания — сухие равнинные места и склоны гор. Они одинаково хорошо чувствуют себя на сухих открытых участках, в густых зарослях и на склонах гор, где имеются обширные пастбища (Лидеккер, 1908, стр. 31). Однако плиоценовый носорог *Dicerorhinus megarhinus*, по-видимому, был менее приспособлен к жизни в таких условиях. Судя по относительно мезогипсодонтным коренным зубам и довольно стройным конечностям, уступавшим, впрочем, в этом отношении этрусскому носорогу, *D. megarhinus*, должно быть, тяготел к условиям лесостепи и, как отмечает Громова (1965, стр. 52), был менее специализирован для жизни в открытых засушливых условиях. Приуроченность *D. megarhinus* к лесостепному образу жизни отмечается также Адамом (1961).

Сухопутные черепахи рода *Testudo* населяют самые разнообразные биотопы, но, исходя из относительной близости квабевской черепахи к греческой черепахе (*T. graeca*), которая населяет сухие, поросшие кустарниковыми зарослями места, мы находим возможным отнести ее условно к той группировке животных, которая, по нашему мнению, обитала в лесостепных участках предполагаемой акчагыльской суши Кавкази.

Богато и разнообразно представлена в Квабеби и другая экологическая группировка животных, связанная преимущественно с лесом, с пойменными лесными зарослями и заболоченными участками вблизи водоемов. В первую очередь рассмотрим, на наш взгляд, типично лесные формы, хотя не они являются в данной группировке доминантными.

Таковыми лесными животными были в Квабеби, по-видимому, лишь олень, рысь и медведь.

Большинство представителей cervid приспособлено к жизни в лесах; кормятся они преимущественно листьями деревьев и сочной травой. К жизни в степных условиях они мало приспособлены: низкоронковые, довольно хрупкого строения зубы непригодны для перетирания сухой жесткой пищи, особенно с примесью песка и других частиц пыли. Поэтому надо полагать, что и сложнорогие олени, у которых зубы довольно брахиодонтны и усложнены добавочными элементами, должны были обитать в условиях леса, по крайней мере лесостепи.

Известно, что для большинства хищных определяющим фактором заселения той или иной экологической станции является не столько характер ландшафта и его растительного покрова, сколько наличие соответствующей пищи (Флеров, 1962а, стр. 31), но некоторые представители этой обширной группы все же довольно тесно

связаны с определенным типом биотопа. Именно таким типично лесным животным представляется рысь, обитающая в настоящее время в широколиственных и смешанных лесах Кавказа, от побережья моря до субальпийской зоны, предпочитая наиболее глухие участки с густым подлеском (Новиков, 1956, стр. 254). Мы уже отмечали, что ископаемые кошки, относимые к *F. (Lynx) issidorensis*, очень близки к современной рыси. Это — одна из тех форм млекопитающих, которая почти не испытывала изменений с плиоцена до наших дней. Поэтому квабепскую форму мы смело относим к числу обитателей лесов.

Менее ясен вопрос об образе жизни квабепского медведя (*Ursus arvernensis*). Учитывая, однако, большое сходство квабепской формы в строении черепа и зубной системы с тибетским черным медведем (*U. tibetanus*), мы находим возможным допустить и их экологическую близость между собой. Тибетский черный медведь держится преимущественно широколиственных лесов, но обычен он и около речных и пойменных лесов. Питается этот зверь в основном растительной пищей, но не отказывается и от грызунов и других мелких животных (Новиков, 1954; Бобринский, Гладков, 1961). По-видимому, в сходных условиях жил и *U. arvernensis* с той лишь, как нам кажется, разницей, что он был относительно более плотоядным, чем его тибетский сородич, на что указывают относительно крупные клыки и более режущие предкоренные этого ископаемого медведя.

Многочисленными остатками представлены в Квабеби животные (свинья, псевдосось, буйвол, мастодонт), населяющие обычно заболоченные прибрежные участки водоемов и пойменные стаии. Богаче других из этой экологической группы представлена плиоценовая свинья пропатохоерус (*Propotamochoerus provincialis*), несомненно, обнаруживающая некоторую близость к ныне живущей речной свинье (*Potamochoerus*) Африки.

Экологический характер фауны суин вряд ли нуждается в особом разъяснении. В большинстве случаев это — обитатели жаркого и умеренного поясов, приспособляющиеся к жизни преимущественно в низинных местностях, около речных зарослей и на болотистых участках вблизи водоемов. В этом отношении, по-видимому, пропатохоерусы не составляли исключения и, надо полагать, занимали наиболее влажные стаии.

Мало что известно нам об образе жизни псевдосося (*Pseudalces*). И все же строение коренных зубов этого животного и относительное сходство его черепа с черепом современного *Alces*, живущего во влажных и болотистых местах, дало основание К. К. Флерову и Н. А. Шевыревой (1963) считать его обитателем пойменной стаии, питавшимся листвой и веточным кормом.

Очень интересным животным, по-видимому, также тяготеющим к влажным биотопам, следует считать квабепского буйвола, обнаруживающего некоторую, правда, довольно отдаленную сходство в

строении роговых стержней с африканскими формами. Современный азиатский (индийский) буйвол — большой любитель воды. Он живет в заболоченных местностях и преимущественно питается травой. В отличие от азиатского, африканский буйвол хорошо чувствует себя как на открытых равнинах, так и в горах (Лидеккер, 1908). Пасется он на небольших лугах, в светлых кустарниковых зарослях, но неприменным условием для его жизни является близость воды — реки или другие водоемы.

Конечно, трудно с уверенностью судить об образе жизни квабебского буйвола, представленного лишь роговыми стержнями и одной пястной костью. Однако, если основываться на очень короткой и относительно массивной пясти квабебской формы, можно думать, что он жил в условиях влажного климата, выбирая, как и прочие представители рассматриваемой экологической группировки, более или менее заболоченные участки пойменных лесов.

Особого внимания заслуживает квабебский даман (*Kvabebihyrax kachethicus*), приспособленный, по нашему мнению, к амфибиотическим условиям жизни (Габунья, Векуа, 1966). В описательной части работы мы касались некоторых экологических особенностей этого животного, но и здесь находим не излишним напомнить, что, в отличие от современных даманов, которые населяют скалистые горные местности пустынь и степей (некоторые формы, даже древесные), квабебский даман, по-видимому, вел гишпопотамовидный образ жизни, будучи неразрывно связан с водой. На эту мысль наводит ряд таких особенностей в строении черепа и зубов этого животного, как относительно мелкие глазницы, явственно возвышающиеся над дорсальной поверхностью черепа, гипсодонтные заднекоренные зубы, постоянно растущие клыкообразные резцы и др.

Мы склонны думать, что отмеченное сочетание признаков квабебигиракса указывает на его своеобразную адаптацию к жизни возле водоемов, среди заболоченных зарослей лесных чащ, где он питался, быть может, преимущественно болотными травами, стеблями растений, а также корневищами и клубнями.

Степные животные представлены в Квабеби, как уже отмечалось, небольшой группировкой, объединяющей страуса, газель и гиппариона.

Страус — типичный представитель пустынь, степей и саванн Внутренней Африки. Его присутствие в Квабеби свидетельствует о том, что степные участки не были редкостью в ачкагыле, и особенно апшероне Восточной Грузии. Здесь они могли найти вполне подходящие для себя станции среди сухой степи и полупустыни с пересыхающими речками, а также на склонах скалистых гор (Бурчак-Абрамович, 1966).

Сходную со страусом стацию занимала и квабебская газель, вероятно, обитавшая здесь в степях и реже в лесостепных участках.

Несколько иначе обстоит дело с квабевским гиппарионом (*Hipparion crusafonti*). Гиппарионов принято считать обитателями открытых пространств. Но не все гиппарионы жили в одинаковых условиях. Ранние гиппарионы Старого света по своим морфологическим признакам являются показателями влажной обстановки и облесенного ландшафта. Приуроченность некоторых сарматских гиппарионов к условиям жизни во влажных биотопах отмечается рядом исследователей (Громова, 1952; Габунья, 1959б; Лунгу, 1968). Однако у поздних гиппарионов развивается комплекс признаков, указывающий на их адаптацию к относительно засушливой обстановке (степи, лесостепи). Эти изменения были обусловлены, как полагают, существенными изменениями экологических условий в раннем плиоцене, направленных в сторону все усиливающейся аридизации. Переход гиппарионов к более жесткому корму и к жизни в засушливой обстановке, естественно, повлек за собой изменения в строении их зубного аппарата и конечностей, выразившиеся в развитии ряда кабаллоидных черт.

Такие кабаллоидные признаки, как увеличение высоты коронки, уменьшение складчатости, удлинение протокона, перестройка конечностей в сторону дальнейшей редукции боковых пальцев и другие у квабевского гиппариона, позволяют думать, что он жил в условиях относительно сухого климата и питался более жесткой растительностью, чем большинство его сородичей.

Другие представители квабевской фауны (дикобраз, волк и др.) безразличны к ландшафтным условиям, а посему не могут быть использованы для экологической характеристики квабевского комплекса в целом.

Квабевское местонахождение, как и подавляющее большинство местонахождений ископаемых млекопитающих, представляет собой некроценоз, состоящий из представителей ряда характерных биоценозов. Трудно сказать, какому из них принадлежала в действительности ведущая роль. Скорее всего, можно думать, что в Восточной Грузии в акчагыльское время одинаково широко были представлены формы, обитавшие как в лесах и во влажных биотопах, так и в лесостепных (типа савани). Более подчиненная же роль в этой фауне газели, гиппариона и страуса, представленная к тому же разрозненными фрагментарными остатками, свидетельствует, должно быть, о том, что местообитания последних были расположены в довольно значительном отдалении от места захоронения фауны. Примечательно, что в то же время основная масса костей, принадлежащих лесным, лесостепным и болотным формам, представлена в Квабеби черепами довольно хорошей сохранности, а также частями посткраниального скелета в их естественном взаиморасположении, свидетельствующими, по-видимому, о близости к водоему подлинного места обитания этих животных.

Такое распределение группировок дает основание думать, что леса, лесостепи и пойменные заболоченные участки имели широкое развитие в Кахетии в акчагыльское время. На это указывают, однако, не только квабейская фауна, но и упоминавшиеся уже остатки лиственной флоры восточногрузинского акчагыла. Сугубо аридные участки (степь, пустыня) занимали, должно быть, не очень значительное место в акчагыльском ландшафте Восточной Грузии. Но, судя по тому, как умножаются находки остатков закавказского страуса (*Struthio transcaucasicus*) в Восточном Закавказье от позднего акчагыла к апшерону, надо думать, что шла усиленная аридизация этой области.

Условия теплого и относительно влажного климата, существовавшие в акчагыльское время, по-видимому, на большей части территории Восточного Закавказья, к началу апшеронского века постепенно меняются в сторону усиления аридности обстановки. Ксерофитизация ландшафта приобретает все больший размах. Дальнейшее развитие этого процесса прослеживается в начале плейстоцена, на что указывает преобладание в ахалкалакской нижнелейстоценовой фауне млекопитающих представителей ксерофитных ландшафтов (лошади, этрусский носорог, суслик, сурок), а также находка в костеносных слоях Ахалкалаки плодов ксерофитных растений воробейника (*Lithospermum arvense*) и гладкого каркаса (*Celtis glabrata*), указывающих на условия засушливого климата (Векуа, 1959, 1962; Аваков, 1960).

По-видимому, ксерофитный ландшафт в начале плейстоцена был широко распространен почти по всей территории Закавказья и даже прилегающих к ней областей Азии. В частности, господство такого ландшафта в указанное время предполагается на плоскогорье Армении (Верещагин, 1959), в Иране (Кун, 1951), в Палестине (Бейт, 1937), в Турции (Фюрон, 1955) и других местах.

Господство теплого и влажного климата в акчагыльское время не было локальным явлением. Лесные ландшафты широко были развиты, как утверждают палеоботаники (Шатилова, 1968; Узнадзе, 1965), и в куяльнике Западной Грузии, соответствуя, по-видимому, во времени акчагылу Восточной Грузии. В частности, И. И. Шатилова отмечает, что: «в куяльницкое время на территории Западной Грузии были распространены широколиственные леса из дуба, дзельквы и гикори. Это были светлые леса с богатым травяно-папоротниковым покровом» (1968, стр. 457).

Примечательно, что сходная картина физико-географической среды Восточной Грузии акчагыльского времени выявляется и на территории Башкирии. Здесь, в среднеакчагыльских отложениях (аккулаевский горизонт), найдены остатки богатой фауны мелких млекопитающих, в составе которой преобладают обитатели приречных и речных биотопов, а также лесов. Обитателям открытых пространств принадлежит в этой фауне подчиненная роль. Наобо-

рот, в более молодых отложениях (демский и давлекановский горизонты), соответствующих, по-видимому, апшерону, доминирующими являются представители степных и полупустынных ландшафтов (Сухов, 1969, стр. 9).

В общих чертах сходный климат отмечается и для Средиземноморской области и прилегающих к ней стран. По мнению Куртена (1963, стр. 13), в фауне нижнего виллафранка, аналога руссильонско-квабебской фауны, преобладали лесные формы. Присутствие в этих фаунах влаголюбивых, амфибиотических и луговых форм свидетельствует о том, что ландшафт Юго-Западной Европы в то время был в основном лесным, с участками лесостепей типа саванн. В начале среднего виллафранка здесь так же, как и на территории Восточной Грузии, наблюдается довольно резкое обновление фауны: представители лесных и влажных биотопов уступают место степным и лесостепным элементам. Климат становится относительно засушливым (там же, стр. 14).

Преобладание лесного биотопа и умеренно теплого и влажного климата для нижнего виллафранка Франции отмечает также Бу (1960, стр. 297).

В Восточной Европе в это время климат несколько отличается от западноевропейского. Здесь явно преобладают условия континентального климата, что находит свое отражение и в составе фауны того периода, характеризующегося обилием верблюдов, страусов, черепах и значительно меньшим участием лесных форм (Громов, Алексеев и др., 1965).

СОПОСТАВЛЕНИЕ КВАБЕБСКОЙ ФАУНЫ С ПОЗДНЕТРЕТИЧНЫМИ И РАННЕЧЕТВЕРТИЧНЫМИ ФАУНАМИ ЕВРАЗИИ И АФРИКИ

До последнего времени на территории Грузии и вообще Закавказья не были известны фауны руссильонского типа. Правда, иногда попадались отдельные ее элементы, но они, естественно, не могли восполнить имевшийся существенный пробел в изучении истории развития поздненеогеновой фауны рассматриваемой области. Между тем, как известно, именно она соответствует важнейшему этапу истории формирования кайнозойских млекопитающих, когда закладывались элементы существенно новой, современной фауны, все чаще именуемой антропогеновой. В силу отмеченного раскопки и монографическое изучение квабейской фауны млекопитающих приобретают весьма важное значение для правильного понимания истории развития и формирования поздне-третичной фауны Кавказского перешейка. Кроме того, важное значение этой фауны определяется и тем обстоятельством, что Закавказье географически расположено на стыке Европы и Передней Азии и, по-видимому, путь миграции многих представителей третичной фауны из Азии в Европу проходил именно здесь. К этому следует добавить и то, что квабейские морские отложения (рис. 74), содержащие описываемую фауну млекопитающих, точно датируются моллюсковой фауной акчагылом, что, в свою очередь, позволяет широко сопоставлять морские акчагыльские отложения и их аналогии в отдаленных участках суши с континентальными толщами, содержащими остатки млекопитающих квабейского типа.

Как показали наши исследования, в состав квабейской фауны входят следующие формы.

Reptilia: *Testudo* sp.

Aves: *Struthio transcaucasicus* Burtsch. et Vek.

Mammalia: *Canis* sp., *Nyctereutes megastoides* (Pomel), *Ursus arvernensis* Cr. et Job., *Therailurus* sp., *Felis (Lynx) issido-*

rensis Cr. et Job., *Machairodus davitašvili* sp. nov., *Hystrix* cf. *primigenia* (Wagner), *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Kvabebihyrax kachethicus* Gab. et Vek., *Hipparion crusafonti* Vill., *Dicrorhinus megarhinus* (Christol), *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.), *Eucladoceros* sp., *Pseudalces* sp., *Procapreolus* sp., *Parastrepsiceros sokolovi* Vekua, *Ioribos aceros* gen. et sp. nov., *Protoryx heinrichi* sp. nov., *Oryx* sp., *Gazella postmitilini* sp. nov., *Eosynceurus ivericus* gen. et sp. nov.

Нетрудно заметить, что в этом фаунистическом комплексе важное место принадлежит представителям так называемой руссильонской фауны. Действительно, присутствие в Квабеби крупного саблезубого тигра, бунодонтного мастодонта, гигантского дамана, носорога мегаринуса, гиппариона, пропотамохеруса и других архаических форм свидетельствует о довольно тесной близости к фауне Руссильона, сменившей во времени типичную гиппарионовую фауну и характеризующей, как известно, астиийский ярус западноевропейского плиоцена. Впрочем, такие реликтовые формы, как *Hipparion* и *Protoryx*, представлены в Квабеби остатками многочисленных особей, что не свойственно обычно местонахождениям руссильонской фауны. Можно думать поэтому, что указанные формы составляли в акчагыле по-прежнему существенный элемент фауны ископаемых млекопитающих Закавказья.

Наиболее характерная особенность квабебской фауны заключается, однако, в обилии гигантских даманоу, и особенно лесных и лошадиных антилоп.

Квабебский даман, выделенный в особый род (Габуния, Веква, 1966), по-видимому, связан родством с *Pliohyrax* из гиппарионовой фауны о-ва Самос и Пикерми, а также, возможно, с плиоценовым *Postschizotherium* из Китая, которого до недавнего времени относили к халикотериям.

Особенно многочисленны в Квабеби винторогие антилопы, напоминающие по строению роговых отростков винторогих антилоп из Самоса, но по ряду признаков существенно отличающихся от последних, а также лошадиные антилопы, принадлежащие к *Protoryx*, совершенно безрогие быки, сближаемые нами с *Leptobos*, и своеобразные буйволы, близкие к африканским *Syncerina*.

В то же время в Квабеби нередки и такие формы, как *Nyctereutes megastoides*, *Ursus arvernensis*, *Anancus arvernensis*, *Hipparion crusafonti* и др. Реже попадаются *Eucladoceros*, *Procapreolus* и *Pseudalces*, характерные для виллафранкских фаун Европы и Азии.

Краткий обзор форм показывает, что квабебская фауна состоит как из руссильонских форм и сопутствующих им реликтов гиппарионовой фауны, так и из многочисленных бовин, принадлежащих к предковым для южноафриканских антилоп группам. Резкое преобладание этих бовин придает акчагыльской фауне млекопитающих исключительное своеобразие, отличающее ее от

типичной руссильонской фауны Франции и близких к ней комплексов Австрии, Румынии и некоторых других стран. Надо заметить, кроме того, что квабейская фауна обнаруживает явно более тесную связь с гиппарионовой фауной, чем руссильонская. Эта связь заметна при сравнении квабейского комплекса с такими относительно поздними гиппарионовыми фаунами, как марагинская, самоская, и особенно кефрайская, где характерно обилие бовин, принадлежащих к южноафриканским группам лесных и лошадиных антилоп.

С другой стороны, квабейская фауна, несомненно, тесно связана также с нижневиллафранкской фауной, с которой ее сближают многочисленные остатки некоторых хищных (енотовидная собака, волк, рысь) и парнокопытных (бык, близкий к лептобосу, сложнорогий олень др.), а также *Hipparion crusafonti*.

Постараемся подробнее сопоставить квабейскую фауну с наиболее полно охарактеризованными фаунами руссильонского и виллафранкского типов.

На территории Советского Союза местонахождения руссильонской и виллафранкской фаун известны в Молдавии (Дермеджи, Катюган и др.), на Украине (Кучурган, одесские катакомбы), в Приазовье (Хапры, Ливенцовка) и на Северном Кавказе (Пескупс, Косякино). Отдельные элементы позднеплиоценовой фауны млекопитающих указываются также из других мест, но сведения о них крайне скудны.

Молдавия. Фаунистический комплекс руссильонского типа в Молдавии впервые был установлен И. П. Хоменко (1917) на основании собранного им богатого материала из нескольких местонахождений (Дермеджи, Владимировка, Катюган и др.). Подробное исследование этого материала привело автора к выводу, что изученный им комплекс может рассматриваться в качестве

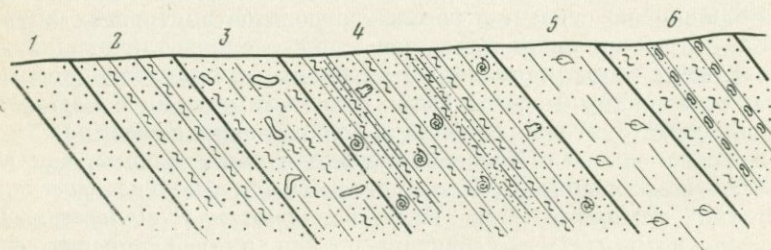


Рис. 74. Квабей. Схематический разрез костеносных отложений

- 1 — песчаники;
- 2 — чередование глин и песчаников;
- 3 — костеносные песчаники и глины;
- 4 — песчаники, глины и глинистые песчаники с раковинами моллюсков;
- 5 — флороносные слои;
- 6 — чередование песчаных глин с прослойками конгломератов

аналога руссильонской фауны Франции. Упомянутая же группа местонахождений была выделена им под названием «молдавский руссильон». Впоследствии фауна из этих местонахождений получила наименование молдавского фаунистического комплекса (Алексеева, 1961).

По А. Г. Эберзину (1948), остатки молдавской фауны приурочены к кварцевым и кварцево-слюдистым пескам с прослоями песчаника и разноцветного галечника. При этом сцементированные галечники нередко образуют довольно плотный конгломерат.

За последние годы в Молдавии проводились раскопки указанных местонахождений. В результате появился ряд работ о фауне «молдавского руссильона» (Алексеева, 1961а, б; 1967; Давид, 1967; Константинова, 1965; Шевченко, 1965, и др.).

В настоящее время в составе молдавского комплекса указываются следующие формы.

Reptilia: *Chelonia* gen.?

Aves: *Aegipius melitensis* Chom.

Mammalia: *Dolichopithecus rusciniensis* Dep., *Talpa minor* Frend. *Sorex* sp., *Canis* sp., *Vulpes praecorsac* Korm., *V. odessana* Odinz., *Hyaena borissiaki* Chom., *Mustela* sp., *Machairodus cultridens* Cuv., *Lynx brevirostris* Cr. et Job., *Prolagus* sp., *Ochotona* cf. *eximia* Chom., *O. antiqua* Pidopl., *Ochotona* sp., *Alilepus* sp., *Lepus* sp., Leporidae gen. indet., *Sciurus (Myoxis)* sp., *Hystrix* sp., *Hystri-comorpha* fam.? gen.?, *Castor praefiber* Dep., Castorinae gen.?, *Spalax* sp., *Mus* sp., Cricetidae gen.?, *Dolomys milleri* Nehr., *Pliomys kowalskii* Schevt., *Pliomys* sp., *Mymomys* cf. *Stehlini* Korm., Microtinae gen.? (с корнями без цемента), *Zygodolopodon borsoni* (Hays.), *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Hipparion crassum* Gerv., *Equus* sp., *Dicerorhinus megarhinus* (Christol), *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.), *Sus* sp. *Hippopotamus* sp., *Paracamelus bessarabiensis* Chom., *Capreolus australis* de Serr., *Cervus (Rusa) moldavicum* Janovs., *C. ramosus* Cr. et Job., *C. pyrenaicus* Dep., *Parabos boodon* Gerv., *Gazella* sp.

Приведенный список показывает, что эта фауна разновозрастна. Правда, в ней преобладают представители руссильонской фауны, но имеются виллафранкские и даже плейстоценовые (*Hippopotamus*) формы. На это указывал также А. Г. Эберзин (1948), считавший, что молдавский фаунистический комплекс происходил из разновозрастных слоев.

О геологическом возрасте молдавской фауны высказываются разноречивые суждения. Хоменко (1917) на основании сходства с руссильонской фауной Франции датировал молдавскую фауну верхами среднего плиоцена. Того же мнения придерживаются Давид (1967) и Давид и Верещагин (1967). Другие авторы эту фауну относят к среднему плиоцену (Пидопличко, 1954; Рошка, Хубка, 1964). Наконец, третья группа авторов датирует ее верхним плиоценом (Роцин, 1956; Алексеева, 1961; Никифорова, 1961; Яцко, 1964; Константинова, 1965).

Общий облик фауны молдавского комплекса, несомненно, свидетельствует о тесной близости его с руссильонской, от которой он отличается в основном присутствием *Equus*, *Paracamelus* и *Hippopotamus* (наличие этой формы ставится под сомнение), а также обилием грызунов. Впрочем, отсутствие грызунов в Руссильоне можно объяснить тем, что в эпоху, когда описывалась руссильонская фауна, грызунам не придавали особого значения (да и метод просеивания и промывания костеносных пород появился значительно позже). Что же касается *Equus* и *Paracamelus*, то они, по-видимому, несколько омолаживают молдавскую фауну. Не исключено поэтому, что их остатки происходят из более молодых отложений. Следует учесть, однако, что в Азии и в Восточной Европе в среднем и начале позднего плейстоцена (Габунья, 1961; Габунья, Векуа, 1963) уже появляются однопалые лошади и настоящие слоны и их присутствие в фауне руссильонского возраста не должно нас смущать.

При сопоставлении квабейской фауны с молдавской бросается в глаза общность основного ядра форм, характерных для всех фаунистических комплексов руссильонского и нижневиллафранкского типов. Это прежде всего *Hystrix primigenia*, *Anancus arvernensis*, *Hipparion*, *Dicerorhinus megarhinus* и др. В то же время обилие в квабейском местонахождении многообразных антилоп, характерных для позднегиппарионовых фаун Евразии, свидетельствует, как будто, в пользу ее принадлежности к более ранней стадии развития плейстоценовых фаун, чем та, к которой относится молдавская. Впрочем, этому противоречит, казалось бы, наличие в Квабейи более прогрессивного по сравнению с руссильонским *H. crassum*, *H. crusafonti*, но это может быть и не так; *H. crusafonti*, возможно, произошел где-то в Азии и в процессе прохореза достиг территории Западной Европы только к концу плейстоцена (Виллароя).

Косьякино. Недалеко от г. Ставрополя в песчаном карьере «Косьякино» были обнаружены остатки третичных млекопитающих, привлечших к себе внимание палеонтологов. Разрез (рис. 75), записанный Верещагиным (1959) в районе местонахождения, дает следующую картину (приводится по Габунья, 1959б).

1. Контакт речных наносов со среднесарматскими песками — на размытой неровной поверхности морских песков лежат валуны среднесарматского известняка, ориентированные в направлении юго-запад — северо-восток; между валунами находятся гальки из песчаника, того же известняка, кремня и глины, а также гравий, крупнозернистый песок и кости млекопитающих. Здесь найдены остатки *Hipparion* и бивни мастодонтов.
Мощность . . . до 50—70 см.
2. Плотные белые и желтовато-белые диагонально-слоистые кварцевые пески.
Мощность 1—1,5 м.
3. Серовато-белые, очень мелкие пески из кварцевых зерен и глинистых частиц.
Мощность до 40 см.

4. Непрерывная прослойка, сложенная из крупнозернистого желтоватого песка с угловатыми кварцевыми зернами, из гравия, глинистых галек и обломков костей. Мощность 20—30 см.
5. Желтовато-серые и белые диагонально-слоистые кварцевые пески с угловатыми зернами; здесь же крупные линзы гравия и глинистой гальки. Мощность 1 м.
6. Темно-серые и желтовато-серые пески с диагональной слоистостью, выраженные слабее, чем в предыдущем случае.
7. Плотные глинистые желтовато-серые пески, залегающие спокойно; диагональной слоистости нет.
8. Делювиальный почвенный слой.

Наиболее полный список косякинской фауны приводится Н. К. Верецагиным (1959).

Mammalia: *Crocidura* sp., *Talpa* sp., *Desmana* sp., Canidae gen.?, *Dinocyon* cf. *thenardi* Jourd., *Ursus* cf. *arvernensis* Cr. et Job., *Felis* cf. *issidorensis* Cr. et Job., *Lepus* sp., *Ochotona* cf. *antiqua* Pidopl., *Mus* sp., *Steneofiber* sp., *Amblicastor caucasicus* Arg., *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Dinotherium* sp., *Hipparion* sp., *Hipparion gracile* Kaup., *Tapirus* cf. *arvernensis* Dev. et Bouill., *Dicerorhinus orientalis* Schloss., *Aceratherium* cf. *incisivum* Kaup., Rhinocerotidae gen. (cf. *Chilotherium*), *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.), *Procacpreolus* sp., *Pliocervus* sp., *Pseudalces mirandus* Fler., Giraffidae gen. (cf. *Sivatherium*), *Gazella* sp.

Этот список был позже дополнен Л. К. Габуния (1961) весьма существенными компонентами верхнеплиоценовой фауны: *Archidiskodon* ex gr. *meridionalis* (Nesti) и *Equus* cf. *stenonis* Cocchi.

О возрасте косякинских песков и содержащейся в них фауне существуют разноречивые суждения. По А. А. Борисяку (1943), косякинскую фауну следует датировать понтом. А. И. Аргиропуло (1932, 1940), основываясь на находках в Косякино остатков амбликастора, обнаруживающего некоторую близость к верхнеплиоценовым формам Монголии и Северной Америки, считает возможным

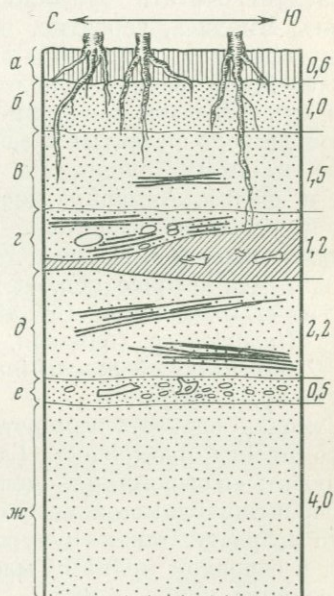


Рис. 75. Разрез косякинского карьера (по Верецагину)

а, б — гумусированные суглинки;
в — ж — костеносные речные пески

относит косякинские пески к верхнему миоцену. Н. К. Верещагин (1959, стр. 52), считающий косякинскую фауну смешанной, признает нижнеплиоценовый возраст основной фауны. Л. К. Габуния (1959б, стр. 200; 1961, стр. 163) относит основную фауну из Косякино к верхам нижнего плиоцена и к нижнему отделу среднего плиоцена (киммерии).

Почти всеми исследователями косякинской фауны признается факт смещения остатков из разновозрастных слоев, но основные представители этой фауны, несомненно, принадлежат к среднеплиоценовому фаунистическому комплексу типа руссильонского. По-видимому, из более древних отложений происходят остатки *Aceratherium* cf. *incisivum* Каур., *Dicerorhinus orientalis* Schloss. и, возможно, *Dinocyon* cf. *thenardi* Jourd. Верхнеплиоценовыми же элементами фауны являются олени, стеноновая лошадь и архидискодон.

Очевидна некоторая близость квабейской фауны с косякинской, выражающаяся в основном в наличии в обоих комплексах характерных представителей руссильонской фауны (*Ursus arvernensis*, *Anancus arvernensis*, *Hipparion*, *Propotamochoerus provincialis*). Однако отличия между этими фаунами весьма существенны. Это, помимо отсутствия в Квабей лошади, слона, тапира и других, обилие многочисленных антилоп южноафриканского типа, своеобразных даманов, безрогих быков и африканских буйволов.

И все же условия обитания рассматриваемых фаун, по-видимому, были сходными. По Верещагину (1959), косякинскую фауну следует считать субтропической с мезофильной растительностью. Имелись, вероятно, приречные заросли тугайного типа, чередующиеся с открытыми луговыми полянами. Судя по составу квабейской фауны, приблизительно сходные условия должны были существовать и в приорской полосе, возможно, с относительно широко развитыми заболоченными участками.

По-видимому, аналогами руссильонской фауны можно считать и фауну Армавира, собранную Л. И. Алексеевой (1960) в толще серых косослойных песков окрестностей города — *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Zygodolophodon borsoni* (Hays), *Hipparion* sp., *Sivatheriinae* gen. et sp.? — а также гомаретскую фауну с *Ursus* cf. *arvernensis* Cr. et Job., *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Hipparion* sp. (близкая, вероятно, к *H. crusafonti* из Квабей), *Dicerorhinus* cf. *megarhinus* (Christ.), *Procacpreolus* sp., *Eucladoceros* sp., *Giraffa* sp.

Отмечая близость гомаретской фауны к плезанско-астийскому комплексу руссильона, Габуния и Буачидзе (1970) склонны датировать ее средним плиоценом.

Вероятно, близка к квабейской фауне, если не тождественна ей по возрасту, также кучурганская фауна, представленная, однако, в основном мелкими млекопитающими, затрудняющими сопоставление между ними.

Хапры. На Северном Приазовье, у станиц Хапры, Морская, Воловая балка и других в кварцевых песках (рис. 76) были обнаружены остатки млекопитающих, впоследствии выделенных В. И. Громовым (1948) под названием хапровского фаунистического комплекса. Здесь костеносные пески залегают на размытой поверхности более древних (мэотис-понт) образований, а сами перекрываются светло-зелеными и красно-бурыми глинами четвертичного возраста.

Мощность костеносного слоя 4 м. Список хапровской фауны нами заимствован у Л. И. Алексеевой (1907).

Aves: *Struthio* sp.

Mammalia. *Nyctereutes megamastoides* (Pomel), *Ursus* cf. *etruscus* Cuv., *Crocota* cf. *perrieri* Cr. et Job., *Machairodus* sp., *Trogontherium cuvieri* Fisch., *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Archidiskodon meridionalis* (Nesti), *Hipparion* sp., *Equus stenonis* Cocchi. *Dicerorhinus etruscus* (Falc.), *Elasmotherium caucasicum* Boriss., *Sus* sp., *Eucladoceros* sp., *Cervus philisi* Schaub, *Paracamelus kujalnicensis* (?) Khom., *P. gigas* (?) Schloss.

В хапровских песках остатки животных по сохранности не однородны и, наряду с сильно окатанными обломками, встречаются совершенно неокатанные, порой отдельные части скелета в их естественном взаимном расположении, что, по-видимому, должно свидетельствовать об неодновременности хапровского комплекса в целом.

Достаточно взглянуть на приведенный список хапровской фауны, чтобы убедиться, что она существенно отличается по своему

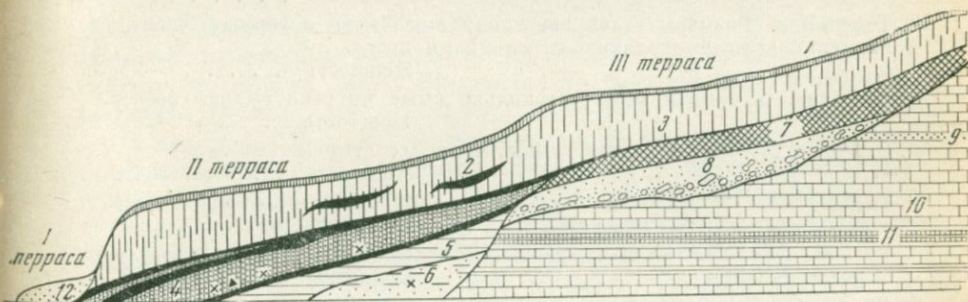


Рис. 76. Схематический профиль террас северного побережья Азовского моря (по В. И. Громову)

- | | |
|--|--|
| 1 — современная почва; | 6 — палюдиновые пески; |
| 2 — погребенная почва; | 7 — красно-бурые «скифские глины»; |
| 3 — лёссовидный суглинок с «верхней» погребенной почвой; | 8 — хапровские костеносные пески; |
| 4 — суглинки со «средней» погребенной почвой; | 9 — мэотические известняки и пески; |
| 5 — суглинки с «нижней» погребенной почвой; | 10 — мэотические известняки; |
| | 11 — сарматские известняки, пески и глины; |
| | 12 — послеледниковые пески |

составу от фауны руссильонского типа (Молдавия, Косякино, Квабеби и др.) и явно обнаруживает тесную близость к виллафранкской, точнее, средневилафранкской фауне Западной Европы. С последней хапровскую фауну сближает обилие настоящих слонов архидискодонов, стеновой лошади, оленей и др. Здесь представлены этрусский носорог и медведь, сменившие более архаичных носорога мегаринуса и оверьского медведя. Во времени эта фауна и содержащие ее отложения, должно быть, соответствуют верхнему плиоцену (апшерон-гурийский ярус), а не верхам среднего плиоцена, как считают некоторые исследователи.

Квабейская фауна, несомненно, древнее хапровской. Это проявляется не только в том, что здесь представлены более архаичные носороги, свиньи, медведи и другие, но и в обилии винторогих и лошадиных антилоп, а также даманов, придающих этой фауне явно более архаичный облик.

Отличие этих фаун сказывается и в их различном экологическом составе: квабейская фауна в целом характеризует относительно влажную обстановку (см. стр. 298), а хапровская — более засушливую (Алексеева, 1961, стр. 34).

П с е к у п с. Верхнеплиоценовая фауна, обнаруженная по левому берегу р. Псекупс близ станицы Бакинской, вероятно, ближе всего к хапровской. Она, естественно, заметно отличается от квабейской. В. И. Грозовым (1948) в окрестностях станицы Бакинской записан следующий разрез.

1. Хорошо развитая современная почва на плотном тяжелом суглинке с линзами грубого песка, заметно слоистого.
Мощность 7—8 м.
2. Галечники. Размеры галек заметно уменьшаются в верхней части, где они сопровождаются также прослойками песка.
Мощность 0,5 м.
3. Оплывина в данном месте; несколько выше по реке выходы песков.
Мощность 9,5 м.
4. Охристые яркие марающие глины, тонкослоистые (линзы).
Мощность 1,0 м.
5. Те же глины, железистые, теряют свою интенсивно железистую окраску; граница резкая. Следы размыва.
Мощность 1,0 м.
6. Гравий, лежащий на явно размывтой поверхности. Отсюда происходят остатки скелета.
Мощность 0,75 м.
7. Глины голубые или синие, пластичные, местами уходят ниже уровня реки, местами в нижней части их видны песчаные прослои и встречаются отдельные галечки; в верхней части найден череп *Eucladoceros* cf. *pliotarandoides* (Alessandri).
Мощность 1,5—2 м.
8. Железистый конгломерат, выстилающий русло реки. Нередки кости *Archidiskodon meridionalis*.

Псекупская фауна, согласно тому же автору, содержит следующие формы:

Aves: *Struthio* sp.

Mammalia: Proboscidea: *Archidiskodon meridionalis* (Nes-

ti); Perissodactyla: *Equus stenonis* Cocchi, *Equus* sp. (aff. *stenonis*), *Dicerorhinus etruscus* (Falc.); Artiodactyla: *Eucladoceros* cf. *pliotarandoides* (Aless.), *Alces* sp., *Cervus* sp. (*Rusa*?), *Cervus* sp. (ex gr. *polycladus*?), *Bison* sp., *Bos* sp.

Перечисленные формы, за исключением, возможно, *Bison* sp., происходят из 6, 7 и 8-й пачек приведенного разреза и характеризуют единый фаунистический комплекс, близкий, вероятно, к хапровскому, но сильно отличающийся от квабебского, молдавского, косякинского и других более древних комплексов присутствием лошади, слона, этрусского носорога, бизона и др. Мы бы сопоставили псекупскую фауну с средне- и верхневиллафранкскими фаунами Западной Европы.

Особо стоит вопрос о фауне одесских катакомб. В районе Одессы широко развиты карстовые пещеры, выработанные здесь в понтических известняках. Карстовые пустоты заполнены красно-бурыми глинами, в которых перемешаны кости различных животных. Ископаемые кости строго ориентированы и указывают на направление потоков в карстовых пустотах. Костный материал, как указывает И. А. Одинцов (1954, стр. 219), неоднократно перемывался вместе с вмещающими красно-бурыми глинами и вновь разносился по пещерам.

Фауна одесских катакомб содержит следующие формы.

Mammalia: *Erinaceus* ex/gr. *europaeus* L., *Canis petenyi* Korm., *Vulpes* cf. *vulpes* L., *V. korsak* L., *hyaena* sp., *Ursus arvernensis* Cr. et Job., *hyaenarctos* sp., *Parameles ferus* Roht., *Lynx* sp., *Machairodus crenatidens* Fabr., *Ochotona gigas* Arg. et Pidop., *O. eximia* Chom., *O. pusilla* Pall., *Lepus* cf. *europaeus* Pall., *Hystrix* sp., *Steneofiber* sp., *Cricetulus migratorius* Pall., *Cr. gritzai* Arg., *Mimomys intermedius* New., *Silvimus similis* Arg. et Pidop., *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Rhinoceros* sp., *Cervus* sp., *Paracamelus alexejevi* Haves.

В датировке фауны одесских катакомб нет единого мнения.

Топачевский (1957) и другие считают эту фауну среднеплиоценовой, тогда как Габуния (1956), Роцин (1956), Никифорова и Алексеева (1959), Алексеева (1961) и другие датируют ее верхним плиоценом и сопоставляют с фауной хапров.

По-видимому, фауна одесских катакомб неоднородна по возрасту: в ней смешаны, как нам кажется, представители как средне-, так и верхнеплиоценовой фаун. Но основное ядро фауны все же составляет единый фаунистический комплекс, соответствующий, вероятно, нижнему вилафранку. В пользу такого допущения говорит прежде всего полное отсутствие в одесской фауне слонов, однопалых лошадей и других компонентов средне- и поздневиллафранкских фаун.

На территории азиатской части Советского Союза нам не известен более или менее полно охарактеризованный фаунистический комплекс, который мог бы быть эквивалентен русильону

и его аналогам. Возможно, часть чикойской фауны из Забайкалья (Верецагин и др., 1960; Вангенгейм, и др., 1966) происходит из плиоценовых отложений, но ее относительная бедность видами лишает нас возможности говорить подробнее об ее характере. Что же касается илийского фаунистического комплекса из Казахстана (*Trogotherium cuvieri* Fisch., *Anancus arvernensis* Cr. et Job., *Archidiskodon meridionalis* Nesti, *Equus stenonis* Cocchi, *Gazella* sp., *G. subgutturosa* Güld. и др.), сопоставляемого некоторыми исследователями с виллафранкской и хапровской фаунами (Бажанов, Костенко, 1960; Бажанов, 1962, и др.), то, по-видимому, он все же несколько моложе этих фаун и соответствует, скорее всего, поздневиллафранкской фауне Западной Европы.

Здесь следует коснуться вкратце таманского фаунистического комплекса, который также сопоставляется некоторыми исследователями с верхним виллафранком (Громов и др., 1961, 1965).

Название таманского фаунистического комплекса получила фауна, собранная из нескольких пунктов п-ва Тамани: Цимбал, Капустина балка, Синяя балка и др. (Громов, 1948). По Верецагину (1957), таманская фауна содержит следующие формы: *Canis tamanensis* Ver., *Panthera* sp., *Castor tamanensis* Ver., *Trogotherium cuvieri* Fisch., *Archidiskodon meridionalis* (Nesti), *Paralephas trogontherii* (Pohl.), *Hesperoloxodon antiquus* (Falc.), *Elasmotherium caucasicum* Boris., *Equus* aff. *süssenbornensis* Wüst, *Dicerorhinus* cf. *etruscus* (Falc.), *Sus tamanensis* Ver., *Paramamelus* cf. *kujalnikensis* Chom., *Eucladoceros* sp., *Megaceros* sp., *Tamanalces caucasicus* Ver., *Gazella* sp., *Tragelaphus* sp., *Bison* cf. *schoetensacki* Freud. и *Bison* sp.

К этому списку И. А. Дуброво (1963) добавила *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), нижняя челюсть которого была найдена в местонахождении Цимбал, относимом ею к верхнему плиоцену.

Нетрудно заметить, что таманская фауна неоднородна. Наличие в этой фауне зюссенборнской лошади, трогонтериевого слона и других, безусловно, свидетельствует о плейстоценовом возрасте разбираемого комплекса, хотя некоторые ее представители (*Anancus arvernensis*, *Dicerorhinus etruscus*) вполне могли происходить из верхнеплиоценовых слоев. В целом комплекс следует считать, скорее всего, поствиллафранкским. Кстати, Алексеева (1961, стр. 36) рассматривает таманскую фауну в качестве фауны, отражающей дальнейший этап развития фауны виллафранкского типа, признавая тем самым ее относительно молодой возраст.

На территории Центральной и Западной Европы местонахождения, содержащие фауны руссильонского и виллафранкского типов, довольно многочисленны (см. список фауны № 2). Впрочем, соответствующие комплексы нередко смешиваются: комплексы, несомненно, близкие по составу и возрасту, к руссильонскому, иногда называют виллафранкским. В последнее время все чаще отме-

чают существенную разницу между нижневилафранкским и средне- и верхневилафранкскими фаунами (Адзароли, 1967; Габуния, Векуа, 1968; Громов, Никифорова, 1968, и др.). При этом подчеркивается большая близость нижневилафранкской фауны с руссильонской. Действительно, фауна нижнего вилафранка существенно отличается от фаун среднего и верхнего вилафранка и представляется в значительной мере обособленной от последних. Тесная связь между руссильонской и нижневилафранкской фаунами проявляется в общности таких типично руссильонских элементов, как *Anancus arvernensis*, *Zygodon borsoni*, *Tapirus arvernensis*, *Ursus arvernensis* и некоторых парнокопытных. Нижневилафранкская фауна содержит, кроме того, гиппариона, порой не руссильонского *H. crassum*, а более специализированного *H. crusafonti*, встречающегося у нас в среднем акчагыле, а также, по-видимому, в куюльнике Приазовья. Нижневилафранкскую фауну, по мнению Габуния, надо рассматривать как несколько обедненную руссильонскую фауну, отвечающую терминальному этапу ее развития. В общих чертах такого же мнения придерживаются Громов и Никифорова (1968).

При сопоставлении квабеской фауны с западноевропейскими мы, естественно, в первую очередь считаем нужным сравнить ее с руссильонской и нижневилафранкской фаунами. Однако находим уместным коснуться здесь и наиболее характерных средневилафранкских фаун, с которыми квабеская фауна также обнаруживает некоторые черты сходства.

Руссильон (Франция). Начнем наш обзор с классического руссильонского комплекса, приуроченного к позднеэоценовым отложениям долины р. Роны. Здесь выше «понтических» образований, охарактеризованных конгериевой фауной моллюсков и относимых к плезансу, следуют озерно-речные отложения, представленные в основном песками и песчанистыми глинами и датированные астием. К этим астийским отложениям приурочены почти все наиболее известные местонахождения (Перпиньян, Монпелье и др.) позднеэоценовых млекопитающих, составляющих так называемую руссильонскую фауну (Депере, 1890).

Эта фауна содержит следующие формы.

Mammalia: Dolichopithecus rusciniensis Dep., *Talpa* sp., *Vulpes donnezani* Dep., *Caracal brevirostris* Cr. et Job., *Viverra perratti* Dep., *Ursus arvernensis* Cr. et Job., *Hyaena arvernensis* Cr. et Job., *Felis* sp., *Machairodus cultridens* Cuv., *Lagomys (Prolagus) corsicanus* Cuv., *Lepus* sp., *Hystrix primigenia* (Wagner), *Castor* sp., *Mus donnezani* Dep., *Lophiomys pyrenaicus* Dep., *Cricetus angustidens* Dep., *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Hipparion crassum* Gerv., *Dicerorhinus megarhinus* (Christol), *Tapirus arvernensis* Cr. et Job., *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.), *Cervus ramosus* Cr. et Job., *Cervus rusciniensis* Dep., *Capreolus rusciniensis* Dep., *Gazella borbonica* Dep., *Palaeoryx boodon* Gerv.

Из приведенного списка явствует, что руссильонская фауна близка по составу к более древней, гиппарионовой фауне, от которой она унаследовала некоторые реликтовые формы (махайрод, палеорикс и др.). Однако эта фауна уже существенно отличается от гиппарионовой появлением новых форм хищных, непарнокопытных, и особенно парнокопытных (разнообразная фауна оленей и быков). Постепенно вымирают характерные для гиппарионовых фаун антилопы, сохраняющиеся, по-видимому, лишь в более южной полосе распространения руссильонской фауны.

В целом руссильонская фауна — теплолюбивая, что свидетельствует о господстве в конце среднего и начале верхнего плиоцена умеренно теплого климата в Средиземноморье.

При сопоставлении квабейской фауны млекопитающих с руссильонской прежде всего бросается в глаза близость с последней ее основного ядра. Отличия же, выражающиеся в основном в обилии в Квабей винторогих и лошадиных антилоп, а также даманов, можно объяснить, по-видимому, зональностью распространения этих групп млекопитающих и, возможно, некоторой консервативностью условий обитания в Закавказье.

На первый взгляд может показаться, что присутствие в Квабей *Ioribos*, близкого к *Leptobos*, а также *Eucladoceros* несколько омолаживает эту фауну по сравнению с руссильонской. Однако детальное ознакомление с стратиграфическим распространением этих форм доказывает, что ранние представители рода *Leptobos* известны в Азии из сиваликских отложений зоны татрот, относимой Пилгримом (1934) к среднему плиоцену, а Кришнаном (1954) к астийскому ярусу. По новейшим данным, архаичная форма *L. sirticus* в Африке появляется в среднем плиоцене (Петрокки, 1956), а *L. elatus* присутствует в нижневиллафранкской фауне Этуар (Франция), очень близкой по составу к руссильонской. Что же касается *Eucladoceros*, то, хотя остатки этого животного действительно приурочены в основном к собственно виллафранку, некоторые представители сложнорогих оленей появляются уже в конце нижнего виллафранка (Рока-Нейра), а если судить по квабейской фауне, даже еще раньше.

Безусловно руссильонскими можно считать фауны Годоло (Венгрия) и Венже (Польша). В Годоло констатированы остатки *Anancus arvernensis*, *Hipparion crassum*, *Propotamochoerus provincialis*, *Machairodus* sp. и *Cervus pardines* (Мотл, 1939), а в Венже — *Ursus wenzensis*, *Agriotherium intermedium*, *Arctomyles pliocaenicus*, *Baranogale helbingi*, *Felis wenzensis*, *Dicerorhinus megarhinus*, а также многочисленных оленей, грызунов, насекомоядных и других мелких животных (Стах, 1953, 1957, 1959; Чижевска, 1958, 1959, 1960; Сулимский, 1959, 1960, 1962а, б и др.).

По-видимому, фауна Барот (Румыния) также близка к руссильонскому комплексу. Здесь указываются *Ursus boeckhi* (эта

форма многими палеонтологами принимается за предка плиоценовых медведей рода *Ursus*), *Parailurus anglicus*, *Anancus arvernensis*, *Tapirus* sp., *Dicerorhinus* sp., *Macrohippus silvarum*, *Propotamochoerus* cf. *provincialis*. Этот список показывает, что нет у нас основания для омолаживания рассматриваемой фауны. Наличие здесь остатков какой-то лошади не должно нас смущать. По-видимому, в Азии и Восточной Европе в фаунах руссильонско-нижневиллафранкского типа остатки лошадей обычны. Таким образом, баротскую фауну смело можно синхронизировать с типичной руссильонской фауной и ее аналогами. Такого же мнения о возрасте баротской фауны придерживается также Л. И. Алексеева (1961, стр. 33).

Кроме рассмотренных местонахождений руссильонской фауны и ее аналогов, в Европе известны также местонахождения в ФРГ (Вольферсгейм, Гундерсхейм), Польше (Подлешницы), Чехословакии (Ивановцы) и в других странах. Все они характеризуются в основном сходным составом фауны.

Из местонахождений нижневиллафранкских фаун в первую очередь следует отметить Виллафранк д'Асти в Италии, Этуар и Виалетт во Франции, Малуштени в Румынии, Гайначка в Чехословакии и др. Для того чтобы показать взаимоотношение этих фаун с руссильонским и квабебским комплексами, можно, нам кажется, ограничиться рассмотрением лишь наиболее охарактеризованных из них.

Виллафранк д'Асти. Фауна этого местонахождения сравнительно слабо изучена и представлена немногочисленными формами, но именно она получила впервые название виллафранкской (Парето, 1865). Стратотипом виллафранкского яруса как раз послужили пески Виллафранк д'Асти (Пьемонт).

Вначале виллафранк был принят в качестве базального яруса плейстоцена, но впоследствии под этим названием стали объединять довольно разновозрастные отложения, содержащие более или менее сходную по составу фауну млекопитающих. Определяющим критерием для выделения плейстоцена было принято появление в отложениях родов *Elephas*, *Equus* и *Bos*. Показательно, однако, что в Виллафранке д'Асти, отложения которого были приняты за основание плейстоцена, не содержится остатков ни одной из названных форм.

Кальке (1968) дает следующий список фауны Виллафранка д'Асти: *Hyaena perrieri* Cr. et Job., *Felis (Lynx) issidorensis* Cr. et Job., *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Dicerorhinus megarhinus* (Christol), *D. etruscus* (Falc.), *Sus arvernensis* Cr. et Job.

Наличие в этой фауне овернского мастодонта, носорога мегаринуса, свиньи (несомненно тождественной пропотамохерусу), характерных форм для руссильонских фаун, свидетельствует о тесной близости нижневиллафранкской фауны с руссильонской. Несколько омолаживает фауну Виллафранка д'Асти присутствие

в ней этрусского носорога, существование которого в этих отложениях совместно с *Dicerorhinus megarhinus* весьма сомнительно.

Полнее представлен фаунистический комплекс местонахождения Малуштени (Румыния), приуроченный к озерно-лагунным отложениям. Кроме того, нам кажется, что эта фауна относительно древнее других нижневиллафранкских фаун и почти не отличается от русильонской.

По Симонеску (1930), фауна Малуштени содержит следующие виды:

Mammalia: *Dolichopithecus rusciniensis* Dep., *Macacus florentinus* Cocchi, *Talpa* sp., *Erinaceus* sp., *Sorex* sp., *Vulpes donnezani* Dep., *Promephitis malustenensis* Simion., *Mustela* aff. *martes* L., *M.* aff. *putorius* L., *Felis* (*Lynx*) *issidorensis* Cr. et Job., *Lepus valdarnensis* Weith., *Ochotona ursui* Simion., *Castor fiber* L., *Stenofiber courluisiensis* Simion., *Mus donnezani* Dep., *Arvicola pliocenicus* Major, *Prospalax rumanus* Simion., *P. macoveii* Simion., *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Zygodolophodon borsoni* (Hays), *Tapirus arvernensis* (Cr. et Job.), *Rhinoceros* sp., *Hipparion gracile* Kaup, *Equus robustus* Pom., *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.), *Camelus bessarabiensis* Chom., *Capreolus australis* de Serr., *Cervus cusanus* Cr. et Job., *Cervus buladensis* Dep., *C.* cf. *ramosus* Cr. et Job., *C.* cf. *arvernensis* Cr. et Job., *Palaeoryx athanasiui* Simion.

Даже поверхностное знакомство со списком румынской фауны убеждает нас в том, что она, несомненно, более близка к русильонской, чем собственно к виллафранкской фауне. Совместное залегание в отложениях Малуштени остатков мастодонта борзони и ананкуса, а также гиппариона и пропотамохеруса, наряду с приматами (*Dolichopithecus rusciniensis*, *Macacus florentinus*), характерными для русильонской фауны Франции, свидетельствует, скорее всего, о среднеплиоценовом возрасте отложений Малуштени и о тесной близости между собой фаунистических комплексов из этих местонахождений.

Несколько неожиданным кажется присутствие в Малуштени настоящей лошади — *Equus robustus* (= *Eq. stenorhis*), но нам уже приходилось отмечать, что в некоторых местонахождениях Европы (Косякино, Молдавия, Барот) в конце среднего и начале верхнего плиоцена, соответствующего, вероятно, астию, появляется первая однопалая лошадь. Следовательно, присутствие настоящей лошади в местонахождении Малуштени не препятствует сопоставлению этих отложений с типично русильонскими. Касаясь взаимоотношения малуштенской фауны с квабейской, мы должны отметить также разницу в составе фауны парноногих: в Малуштени cervиды играют роль разнообразной и богатой фауны бовид Квабеби. Впрочем, эту разницу мы склонны объяснить эволютическими особенностями.

Гайначка (Чехословакия). Это единственное местонахож-

дение за пределами Советского Союза, которое нам удалось посетить. Местонахождение привлекает к себе внимание тем, что здесь нет определенного стратиграфически выдержанного слоя или пласта, к которому приурочены остатки ископаемых животных. В Гайначке довольно обширные эрозионные расщелины в базальтовых туфах заполнены делювием, содержащим остатки млекопитающих. Естественно, что возраст костеносных отложений определяется здесь исключительно по составу фауны.

Учитывая характер местонахождения Гайначка, фауну мелких млекопитающих следует считать менее надежной для датировки вмещающих отложений, так как относительно более поздние, чем основная фауна, формы могли попасть в довольно рыхлые породы, в которых они устраивали свои норки. После промывки их остатки извлекаются вместе с остатками более древних животных и они тем самым несколько омолаживают всю фауну. Поэтому при определении возраста фауны Гайначка основное внимание следует уделять именно крупным млекопитающим.

О. Фейфар (1964) дает следующий список фауны Гайначка.

Mammalia: cf. *Colobinae* sp., *Desmana nehringi* Kormos, *Petenya hungarica* Kormos, *Beremendia* sp., *Parailurus hungaricus* Kormos, *Crocota perrieri* (Cr. et Job.), *Hypolagus* sp., *Mimomys hajnačensis* Fejfar, *M. hintoni* Fejfar, *M. kretzoi* Fejfar, *M. plio-caenicus* Fejfar, *Arvicolini* sp., *Prospolax priscus* (Nehring), *Apodemus* cf. *atavus* Heller, *Baranomys* sp., *Castor fiber* ssp., *Trogotherium minus* (Newton), *Zygodolophodon borsoni* (Hays), *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Tapirus arvernensis* Cr. et Job., *Dicerorhinus megarhinus* (Christol), *Propotamochoerus provincialis minor* (Dep.).

Анализ фауны из Гайначка убеждает нас в том, что она, несомненно, более близка к фаунистическому комплексу Руссильона, чем среднего виллафранка. Здесь присутствуют почти все основные формы (мастодонты борзони и оверни, тапир, пропотамохерус, носорог мегаринус и др.), отличающие руссильонскую фауну от средневиллафранкской. Тем более непонятна нам позиция Фейфара, относящего эту фауну чуть ли не к плейстоцену.

Отсутствие в Гайначка остатков эквид и бовид, по-видимому, следует объяснить прежде всего специфичностью местонахождения, а также, возможно, зоогеографическими условиями (относительное однообразие господствующего ландшафта).

Из группы местонахождений Франции особое внимание заслуживают Этуар и Виалетт, содержащие остатки нижневиллафранкских фаун.

Местонахождение Виалетт расположено к северу от долины Пуи, на высоте 780 м. Здесь костеносные отложения представлены в основном слюдистыми и железистыми глинами, чередующимися с прослойками вулканического пепла со шлаком. В глинах содержатся кучкообразные скопления ископаемых костей.

Список фауны Виалетт по работам Бу (1960) и Куртена (1963): *Dolichopithecus arvernensis* Dep., *Agriotherium insigne* (Gerv.), *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Zygalophodon borsoni* (Hays), *Tapirus arvernensis* Cr. et Job., *Dicerorhinus megarhinus* (Christol), *Cervus cingulifer* Rüt., *Copra* sp.

Местонахождение Этуар приурочено к нижней части серии Перрье. В работе Бу (1960) дается следующий его восходящий разрез (рис. 77).

1. В основании разреза обнажаются плотные мергели стампийского яруса.
2. Слой гальки с прослоем тонкого песка (слой 3). Материал гальки состоит из обломков гранита и базальта. Мощность всего галечного слоя 4 м.
4. Гравий, содержащий основную фауну ископаемых млекопитающих. Мощность костеносного слоя едва достигает 1 м.
5. Маломощный (0,5 м) слой плотной песчанистой глины.
6. Слой песка с включениями гальки.
7. Пемзовый конгломерат.

Список фауны Этуар нами приводится по Куртену (1963).

Mammalia: *Nyctereutes megastoides* (Pomel), *Canis etruscus* Major, *Baranogale antiqua* (Bravard), *Enhydriactis ardea* (Bravard), *Lutra bravardi* Pomel, *Ursus minimus* Dev. et Bouil., *Agriotherium insigne* (Gerv.), *Hyaena perrieri* Cr. et Job., *Euryboas lunensis* (Del Campana), *Felis issidorensis* Cr. et Job., *F. toscana* Schaub, *Asinonyx pardinensis* (Cr. et Job.), *Megantereon megantereon* (Cr. et Job.), *Homotherium sainszelli* (Aymard), *Oryctolagus lacosti* (Pomel)?, *Castor plicidens* Major, *Hystrix refossa* Gerv., *Mimomys pliocaenicus* Major, *M. pusillus* (Mehely), *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Zygalophodon borsoni* (Hays), *Tapirus arvernensis* Cr. et Job., *Sus arvernensis* Cr. et Job., *Cervus perrieri* Cr. et Job., *C. issidorensis* Cr. et Job., *C. ardei* Cr. et Job., *C. cladocerus* Pomel, *C. cusanus* Cr. et Job., *Gazella borbonica* Dep., *Leptobos elatus* (Croizet), *Deperetia ardea* (dep.).

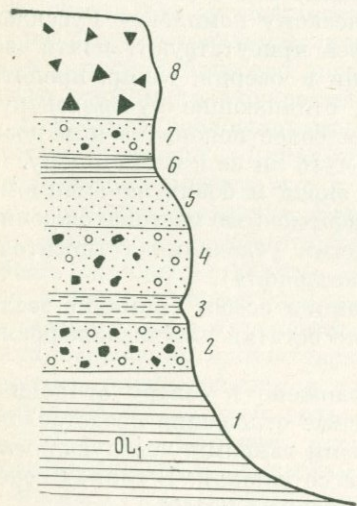


Рис. 77. Этуар. Схематический разрез костеносных отложений (по Бу)

- 1 — мергели стампийского яруса;
- 2, 4 — базальтическая и гранитная галька;
- 3 — песок;
- 5 — гравий с ископаемыми остатками фауны;
- 6 — плотная песчанистая глина;
- 7 — песок с галькой;
- 8 — пемзовый конгломерат

Фауна из местонахождения Виалетт представлена немногочисленными формами, но наличие в ней агриотериума, обоих мастодонтов, тапира и носорога мегаринуса склоняет нас к мысли, что она если не древнее, то не моложе фауны Этуар. Во всяком случае обе эти фауны следует поместить в нижний виллафранк, который, несомненно, тесно связан с руссильоном и существенно отличается от среднего и верхнего виллафранка.

Вторую группу фаунистических комплексов представляют фауны, относимые к среднему виллафранку и, несомненно, отличающиеся по составу и экологическому облику от нижневиллафранкских. Они заслуживают, на наш взгляд, четкого обособления от последних. К этой группе относятся фауны из местонахождений Пардин, Рока-Нейра, Виллароя и других, которые как бы служат связующим звеном между нижневиллафранкскими фаунами, идентичными, на наш взгляд, с руссильонским комплексом, и типично верхневиллафранкскими фаунами.

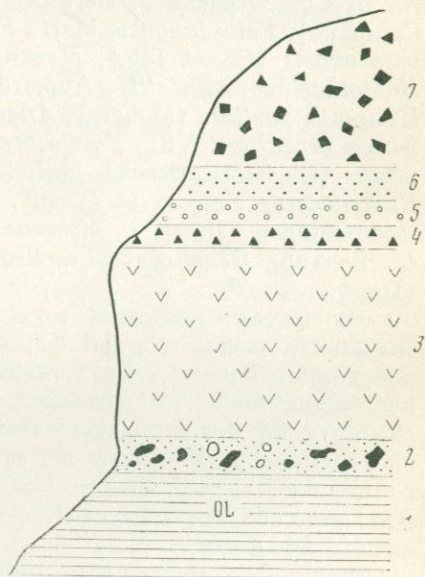
Краткий обзор средневиллафранкских фаун мы начнем с фауны Рока-Нейра, которую приурочивают к среднему уровню серии Перрье и которая характеризует, по-видимому, следующий после руссильонско-ранневиллафранкского этап развития как физико-географических условий среды, так и фауны млекопитающих в целом.

В отложениях Рока-Нейра пемзовые пески, содержащие ископаемые остатки животных, подстилаются относительно маломощными слоями пемзового конгломерата и гальки и, в свою очередь, перекрываются мощными пемзовыми конгломератами (рис. 78).

Фауна Рока-Нейра состоит из следующих форм (по Куртону, 1963): *Nyctereutes megastoides* (Pomel), *Euryboas lunensis* (Del Campana), *Felis isidorensis* Cr. et Job., *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Hipparion crusafonti* Vil., *Euctenoceros senezensis* (Dep.), *Libralces gallicus* Azzar.?, *Gazella*

Рис. 78. Рока-Нейра. Схематический разрез костеносных отложений (по Бу)

- 1 — мергели стампийского яруса;
- 2 — пудинговый базальт;
- 3 — базальт Рока-Нейра;
- 4 — пемзовый конгломерат;
- 5 — галька;
- 6 — костеносный пемзовый песок;
- 7 — пемзовый конгломерат.



borbonica Dep., *Leptobos stenometopon* (Rüt.)?, *Nemorhaedus megnethinii* (Rüt.), *Procamptoceras brivatense* Schaub, *Gazellospira torticornis* (Aymard), *Deperetia ardea* (Dep.).

Несмотря на относительно немногочисленность форм, входящих в состав рассматриваемой фауны, нельзя не заметить ее связи с нижневилафранкскими фаунами Этуар, Виалетт и другими, однако очевидна и существенная разница между ними. В Рока-Нейра уже нет мастодонта борсоны, тапира, примитивного носорога — постоянных компонентов нижневилафранкских фаун. С другой стороны, присутствие здесь гишпарiona может навести на мысль о более древнем возрасте фауны Рока-Нейра и соответственно вмещающих ее отложений. На самом деле, нам кажется, здесь происходит следующее. В Западной Европе к этому времени совершенно вымирают трехпалые лошади, постепенно уступая место своим однопалым сородичам. В Восточной же Европе или на стыке Европы с Передней Азией (Квабеби, Грузия) еще доживают свой век гишпарioni (уже не совсем типичные и во многом тяготеющие к настоящим лошадям), которые мигрировали в Западную Европу, достигнув этой территории лишь в среднем вилафранке (Рока-Нейра, Пардин, Вилларойя).

Лубьер-де-Пардин. Серия Перрье заканчивается во Франции озерно-речными образованиями, образующими близ Лубьер-де-Пардин (рис. 79) довольно богатое местонахождение вилафранкской фауны, состоящей, по Бу (1960) и Куртену (1963), из следующих форм.

Mammalia: *Nyctereutes megamastoides* (Pomel), *Ursus etruscus* Cuv., *Hyaena perrieri* Cr. et Job., *Euryboas lunensis* (Del Campna), *Felis lunensis* Mart., *F. issidorensis* Cr. et Job., *Asinonyx pardinensis* (Cr. et Job.), *Megantereon megartereon* (Cr. et Job.), *Homotherium sainszelli* (Aymard), *Oryctolagus lacosti* (Pomel), *Mimomys pusillus* (Mehely), *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.), *Hipparion crusafonti* Vill., *Equus bressanus* Viret, *Dicerorhinus megarhinus* (Christol), *Cervus philisi* Schaub, *C. ramosus* Cr. et Job., *Euctenoceros senezensis* (Dep.), *Gazella borbonica* Dep., *Leptobos stenometopon* (Rüt.), *L. etruscus* (Falc.), *Procamptoceras brivatense* Schaub, *Gazellospira torticornis* (Aymard), *Deperetia ardea* (Dep.).

Эту фауну, пожалуй, можно было бы синхронизировать с только-что рассмотренной фауной из Рока-Нейра, с которой ее объединяет более $\frac{2}{3}$ представителей, но первое появление здесь настоящей лошади, этрусского медведя и этрусского лептобоса, обычных для более позднего этапа развития вилафранкской фауны, возможно, указывает на ее относительную молодость. Однако наличие в этой фауне *Dicerorhinus megarhinus* и *Hipparion crusafonti* свидетельствует скорее об ее близости к средневилафранкским фаунам.

Фауну Виллароя трудно отличить по составу и экологическо-

и широко расселяются, приобретая доминирующее положение, новые роды и виды, характерные для четвертичного периода. Поздневиллафранкские фауны нередко еще содержат некоторые реликты более древних фаун, но не они составляют ядро нового фаунистического комплекса. Так, овернский мастодонт еще присутствует в ряде местонахождений верхневиллафранкских фаун (Оливола, Сен-Валье, Валь д'Арно и др.), но в них уже господствуют настоящие слоны (*Archidiskodon*), представленные часто двумя или тремя видами. Окончательно исчезает мастодонт борсоны. Резкая смена происходит и в фауне непарнокопытных — вымирают гиппарионы, навсегда уступив место настоящим однопалым лошадям, постепенно оставляют арену последние тапиры. Этрусский носорог не только вытесняет окончательно носорога мегаринуса, но в некоторых случаях сам вынужден уступить место более прогрессивному носорогу мерка.

Немаловажные перестройки заметны и среди парнокопытных: совершенно исчезают более архаичные и относительно специализированные свиньи рода *Propotamochoerus*, на смену которым приходит более крупная форма, но менее специализированная *Sus strotzii*; появляются новые cervиды, представленные во всех местонахождениях многообразными формами. Такие же преобразования заметны и среди хищных и грызунов. По всему видно, что идет полная перестройка всей фауны млекопитающих, которая все более и более приобретает четвертичный облик.

Было бы ошибочно думать, что эта перестройка всей фауны млекопитающих произошла сразу в позднем виллафранке. Начало этого преобразования заметно уже в ранневиллафранкских фаунах, особенно в азиатских и восточноевропейских. Далее этот процесс перестройки постепенно усиливается в среднем виллафранке, фауна которого, как уже было отмечено, несомненно, тесно связана с поздневиллафранкской.

Из числа поздневиллафранкских фаун наиболее богато представлены и хорошо изучены фауны Валь д'Арно, Сен-Валье, Сенез, Оливола, Тегелен и др. (см. список фауны № 3). Все эти фауны в основном близки по составу, отличаясь друг от друга некоторыми особенностями экологического характера (так, например, в фауне Валь д'Арно несколько преобладают лесные формы, в Сен-Валье и Оливола — саванные, в Сенезе доминируют степные, а в Тегелене заметно увеличение амфибиотических форм). Эти различия хорошо видны из приведенного нами списка.

Верхнетретичная фауна млекопитающих Азии заметно отличается от европейской по составу. Поэтому параллелизация этих фаун связана с большими трудностями. Формы азиатского происхождения, известные в Европе, появляются здесь, естественно, несколько раньше, что также осложняет сопоставление во времени. Тем не менее попытаемся наметить некоторые параллели в развитии плиоценовых фаун млекопитающих обоих континентов.

В Китае фауна руссильонского типа неизвестна. Здесь выше широко развитой пестроцветной толщи, содержащей типичную гиппарионовую фауну, следуют отложения красноватых глин — формация Эртемте. В последней нередко находят остатки гиппарионов, что дает основание китайским геологам отнести ее отложения к среднему плиоцену.

Стратиграфически выше формации Эртемте в провинции Шаньси развита сальменская свита, представленная в основном озерными отложениями (мергели, глины, пески) с богатой фауной млекопитающих, известной под названием нихэванской. В последней констатированы *Archidiskodon cf. planifrons*, *Palaeoloxodon cf. namadicus*, *Proboscideipparion sinense*, *Equus sanmeniensis*, *Homotherium sp.*, *Dicerorhinus cf. mercki*, *Paracamelus gigas* и др. Эта фауна неоднородна по составу, но основная ее часть смело может быть сопоставлена с верхневилафранкской фауной Европы.

В Индии интересующие нас фауны представлены в отложениях сиваликской серии. Мы не намерены здесь останавливаться на разборе многочисленных схем синхронизации сиваликских отложений. Отметим лишь, что в новейших работах в серию верхних сиваликов объединяются горизонты татрот, пинджор и валунных конгломератов. При этом татротский горизонт параллелизуется с астием Западной Европы, а пинджорский с вилафранком (Кришнан, 1954, стр. 359). Фактически к такому же выводу приходит и Л. К. Габуния (1959, стр. 280), параллелизуя татрот с верхами среднего плиоцена или кьяльником. По-видимому, сюда же следует отнести и верхнеиравадийские слои из Бирмы, содержащие фауну, сходную с вилафранкской.

Можно было ожидать большую близость между квабебской фауной и плиоценовой фауной млекопитающих Турции, непосредственно примыкающей к территории Закавказья. Особо интересна в этом отношении фауна среднего Синапа (Озансой, 1965), представленная следующими формами: *Ichtitherium arambourgi* Ozan., *hyaena senyürekli* Ozan., *Felis pamiri* Ozan., *Megantereon piveteaui* Ozan., *Hipparion ankyranum* Ozan., *Dicoryphochoerus meteai* Ozan., *Schizochocerus arambourgi* Ozan., *Palaeotragus hoffstetteri* Ozan., *Capra bohlini* Ozan., *Palaeoreas elegans* Ozan.

Уже из нашего краткого перечня синапской фауны видно, что $\frac{9}{10}$ этой фауны представлены новыми формами, а $\frac{1}{10}$ определена лишь до рода. Это обстоятельство, естественно, сильно осложняет параллелизацию фаун Квабеби и Синапа. Однако все же можно заметить некоторое сходство между разбираемыми фаунами, выражающееся в обилии остатков некоторых более архаичных антилоп, характерных для гиппарионовых фаун Евразии. Среднесинапскую фауну можно, по-видимому, с некоторой оговоркой отнести к среднему плиоцену, параллелизуя ее с фауной Руссильона Западной Европы и ее аналогами. Отложения верхнего Синапа, скорее всего, сопоставляемы с верхами плиоцена,

а его фауна, содержащая стеноновую лошадь, соответствует, по-видимому, средневилафранкской фауне.

Резюмируя приведенные данные сопоставления позднеплиоценовых фаунистических комплексов, можно заключить, что нижневилафранкская фауна существенно отличается от средне- и верхневилафранкских фаун и заслуживает объединения в один фаунистический комплекс с русильонской фауной. Следует отметить при этом, что этот фаунистический комплекс, возможно, соответствует заключительному этапу развития русильонской и вообще плиоценовой фауны. Весь этот комплекс должен быть четко обособлен от средне- и верхневилафранкских фаун, которые содержат более прогрессивные формы млекопитающих и уже могут быть отнесены к плейстоцену.

Касаясь связей квабейской фауны, нужно признать, что большинство ее форм азиатского происхождения и, должно быть, проникло в Закавказье через Переднюю Азию. В частности, пришельцами из Азии нужно считать некоторых хищников (*Nyctereutes megastoides*, возможно, *Lynx* и др.), пропотамохерусов и бовид. У нас нет уверенности в отсутствии генетической связи между *Hipparion crusafonti* из Квабеби и нижнеплиоценового *H. houfenense* из Китая (Тейяр де Шарден, Ян, 1931) так же, как и нет уверенности в непосредственной родственной связи квабейского дамана с китайским *Postschizotherium* (Кенигсвальд, 1966).

В квабейской фауне смешаны европейские и азиатские элементы, но все же в ней заметно преобладание компонентов азиатского происхождения, что, вероятно, свидетельствует о тесной связи Закавказья с Азией и эта связь, вероятнее всего, осуществлялась через Переднюю Азию. При этом горы Кавказа, возможно, служили барьером на пути прохореза азиатских элементов на запад. На эту мысль может навести хотя бы то, что довольно богато представленные в ачкагыле Грузии даманы не проникли на запад. По-видимому, тем же барьером послужило Закавказье на заре антропогена для гиппопотамов и некоторых других форм.

А что же касается связей евразийских фаун с соответствующими фаунами Африки, то давно известны связи древних млекопитающих Евразии и Африки, а мнение о том, что нынешнее население африканских саванн состоит главным образом из потомков гишпарионовых фаун, в позднем неогене исключительно широко распространенных в Палеарктической области, укоренилось в науке уже более ста лет тому назад. Тем не менее вопрос о связях древних фаун млекопитающих Евразии и Африки остается одним из наименее изученных в палеобиологии. Об этих связях пишут обычно вскользь, как о чем-то само собой разумеющемся, и, насколько нам известно, никто не уточнил ни времени важнейших этапов прохореза, ни их особенностей. Нетрудно, однако, объяснить такое состояние изученности вопроса о связях фаун млекопитающих Евразии и Африки, и в частности истории фор-

мирования современной фауны африканских саванн. Дело в том, что сведения о неогеновых фаунах млекопитающих Африки очень скудны. Третичные отложения имеют здесь относительно ограниченное развитие и в основном представлены морскими фациями. Почти полное отсутствие горных цепей альпийской системы вполне увязывается с редкостью континентальных третичных образований, возникновение которых обычно связано с размывом молодых гор. Тропический лес и саванны также в немалой степени осложняют поиски и раскопки на этом континенте местонахождений третичных млекопитающих. Наконец, следует добавить к этому во многих случаях весьма спорную датировку африканских фаун, что в значительной мере затрудняет их использование для биостратиграфии. Между тем связь современной фауны млекопитающих с гиппарионовой фауной, казалось бы, совершенно очевидна, и любой палеонтолог полагает, что он не ошибается, когда говорит о происхождении фауны современных саванн Африки от гиппарионовой фауны. Но обычно этим и ограничиваются. Только у Шлоссера (1903), Тениуса и Хофера (1960) находим попытку подробнее осветить этот вопрос. Поэтому мы поставили себе целью выяснение характера этих связей и уточнение эпохи формирования основного ядра фауны африканских саванн.

Открытие богатой фауны акчагыльских млекопитающих в Кахетии побудило нас взяться за рассмотрение этих связей. Мы вполне сознаем, что наша попытка не ведет еще к окончательному решению трудного вопроса о формировании фауны африканских саванн в целом, но если удастся внести некоторую ясность в изучение ранних этапов истории возникновения этой фауны, будем считать нашу задачу выполненной (Габуния, Векуа, 1968).

Если не считать уникальной находки остатков панготерия — *Brancatherulum* из формации Тандагуру (поздняя юра), историю млекопитающих Африки следует начать с конца эоцена или начала олигоцена, когда на территории нынешнего Египта (район Каира) существовали древнейшие человекоподобные обезьяны (хилобатиды и понгиды), гиенодоны, антракотерии, меритерии, гомфотерии (фиомини и палеомастодонты) и даманы. Однако гиенодонты и антракотерии — пришельцы из Азии, проникшие в Африку, по всей вероятности, уже в начале позднего эоцена. Что же касается хилобатид и понгид, и в особенности хоботных и даманов, то имеется полное основание для того, чтобы связывать их происхождение с африканской сушей: всюду, вне пределов Африки, ископаемые остатки представителей этих групп млекопитающих геологически гораздо моложе, чем на территории этого материка.

В течение почти всего олигоцена связи между фаунами млекопитающих Евразии и Африки, по всей видимости, не было. Об этом свидетельствует главным образом отсутствие в многочисленных комплексах олигоценовых млекопитающих Азии и Европы

мастодонтов и жираков, а также африканских групп антракотериев. С этим предположением согласуются и данные палеогеографии, согласно которым в олигоцене широкая полоса моря покрывала всю область Суэцкого перешейка. Только в самом конце олигоцена или, как полагает Лавока, в начале миоцена некоторые африканские группы млекопитающих стали проникать в Евразию. К этому времени относится, в частности, интенсивный прохорез хоботных, позволивший им относительно очень быстро расселиться на территории почти всей Евразии, где они представлены, как известно, уже в начале бурдигала. В обратном направлении испытывали прохорез древнейшие суины и, возможно, некоторые антракотерии и носороги. Не ясно, было ли в самом конце олигоцена или начале миоцена расселение в Евразии человекоподобных обезьян. Отсутствие их в бурдигале Евразии, при чрезвычайной редкости находок ископаемых обезьян вообще, конечно, не дает нам еще основания отрицать их раннемиоценовый прохорез. Тем не менее у нас создается впечатление, что особенно высокие темпы прохореза были свойственны в это время мастодонтам и суидам, чему способствовало, должно быть, не только установление сухопутной связи между рассматриваемыми материками, но и исключительно широкое развитие биотопов влажного леса. Можно думать, однако, что указанная сухопутная связь была относительно кратковременной, так как она все же мало отразилась на раннемиоценовой фауне Африки.

Сведения о виндобонской фауне млекопитающих Африки почти полностью отсутствуют, но, по нашему мнению, к среднему миоцену можно предположительно отнести фауну Тюрканы, которую без достаточного на то основания датируют бурдигалом. В частности, присутствие в составе этой фауны плиогиракса, довольно крупного листриодона, мастодонта типа *Trilophodon angustidens* и других указывает, по нашему мнению, скорее, на средне-, чем раннемиоценовый возраст. Недавно нам стали известны данные по абсолютному возрасту фауны Форт-Тернан, которая ничем существенным не отличается по составу от тюрканского комплекса; ряд наблюдений, позволяющий датировать эту фауну 14—15 млн. лет, вполне согласуется с абсолютным возрастом среднего миоцена Европы и барстова Северной Америки, свидетельствуя также в пользу отнесения фауны Тюрканы и близких к ней комплексов к среднемиоценовой эпохе. Если судить по этим фаунам, следует заключить, что в среднем миоцене евразийская и африканская суша оставались в основном разобщенными. Об этом в достаточной мере свидетельствует, нам кажется, указываемое Лавока полное отсутствие в фаунах Форт-Тернана и Бени-Малала, а также Кении, которая отличается большим разнообразием группы грызунов, мурид и гистрицид. Однако не исключено все же, что связь Евразии с Северо-Восточной Африкой полностью не прерывалась и в среднем миоцене: естественно было бы предположить проник-

повение в Евразию в начале этой эпохи понгид и хилобатид, появляющихся на территории этого материка в среднем миоцене, а также рогатых свиней, остатки которых известны из чокрака Северного Кавказа. При этом прохорез мог осуществляться по-прежнему в области Суэцкого перешейка, в западной части которого отмечается в виנדобоне обмеление морского бассейна.

С начала позднего миоцена установилась, по-видимому, широкая континентальная связь между евразийской фауной и североафриканской, осуществлявшаяся не только через Суэцкий перешеек, но и в области Гибралтарского, а также, возможно, Тунисского проливов. Гиппарионовая фауна, испытывавшая интенсивный прохорез в Евразии, расселилась также в палеарктической области Африки. Быстро расселились из Азии муриды и гистрициды, встречающиеся в составе гиппарионовых фаун как Западной Европы, так и Африки, где их появление вызвало, по данным Лавока, явный упадок эндемических групп грызунов. Однако возникшие на территории Передней Азии, по-видимому, уже в конце миоцена обширные степные пространства представляли трудно преодолеваемую преграду для многих членов гиппарионовой фауны, обуславливая таким образом избирательность ее прохореза. Чтобы убедиться в этом, достаточно, нам кажется, сопоставить гиппарионовые фауны Марокко и Алжира с теми же фаунами Евразии. Возьмем к примеру фауну Уэд-Эл-Гамана. В этом комплексе представлено основное ядро гиппарионовой фауны Евразии: *Hipparion africanum*, ничем существенным не отличающийся от гиппариона типа *H. gracile*; *Dicerorhinus primaevus*, который очень близок к *D. schleiermacheri*, *Oryx mauritanicus*, тесно связанный с *O. gaudryi*, *Hyaena algeriensis*, которую Арамбур сближает с *H. salonicae*, и наконец, *Palaeotragus germani*, несомненно, принадлежащей к группе *P. roueni*. Мало отличаются от уэд-эл-гаманского комплекса и прочие, так называемые понтические комплексы млекопитающих Африки, в состав которых входят гиппарионы, носороги, жирафы, трагоцерусы, мастодонты и некоторые другие члены гиппарионовой фауны, но в которых совершенно отсутствуют архаические бовины, трагелафины, гиппотрагины и другие, потомки которых позже образовали основное ядро фауны парноногих современных африканских саванн. Эти наблюдения, основанные, правда, на довольно скудном материале, все же в достаточной мере свидетельствуют о том, что упомянутые группы бовид, богато представленные в гиппарионовых фаунах Юго-Восточной Европы и Малой Азии, не проникли еще в конце миоцена и начале плиоцена в Африку.

Из североафриканских групп млекопитающих лишь очень немногие испытали заметный прохорез в конце миоцена. Можно с уверенностью говорить о расселении даманов семейства плиогирацид, относительно быстрое проникновение которых в Малую Азию и Юго-Восточную Европу было обусловлено, возможно, их свое-

образной специализацией: возникновение адаптаций к рытью, развитие высококоронковых моляров и др.

Подытоживая изложенные нами сведения, касающиеся истории обмена населения третичных млекопитающих Евразии и Африки, мы приходим к выводу, что впервые такой обмен должен был происходить в начале позднего эоцена; затем континентальная связь между этими материками, обусловившая значительный прохорез древних хоботных, суид и некоторых других групп млекопитающих, установилась в самом конце олигоцена или в начале миоцена; кратковременная связь североафриканской суши с европейской, возможно, была в среднем миоцене, и, наконец, в конце миоцена и в начале плиоцена. Широкая континентальная связь, осуществлявшаяся, по-видимому, не только через Суэцкий перешеек, но и в области Гибралтарского и Тунисского проливов, позволила расселиться в Палеарктической Африке гиппарионовой фауны. Однако проникновение в Африку многих групп бовид, потомки которых образовали значительную и характерную часть современной фауны млекопитающих африканских саванн, происходило не в эпоху существования гиппарионовой фауны, а заметно позже, скорее, во второй половине среднего плиоцена, когда в Евразии в составе так называемой руссильонской фауны и ее аналогов стали появляться элементы виллафранкской фауны. В частности, к числу предковых для современных африканских групп бовин относятся парастрепсидеросы, проториксы, ориксы, эосинцирины и, возможно, другие. При этом темпы прохореза этих бовид были очень высокими: если в раннем плиоцене они еще не встречаются в Африке, то с начала позднего плиоцена мы их видим даже на юге этого континента. Можно думать поэтому, что продолжительность прохореза большинства этих групп млекопитающих была гораздо меньше геологической эпохи.

В раннем плейстоцене обмен фаун млекопитающих осуществлялся через тот же Суэцкий перешеек и, возможно, в области Тунисского пролива. Впрочем, масштабы прохореза к этому времени заметно сократились, а его направление было почти исключительно односторонним (из Евразии в Африку). Все же темпы прохореза отдельных форм были достаточно высокими, о чем свидетельствует геологически весьма быстрое проникновение в Африку настоящих оленей, предковых для бородавочников форм суин и некоторых других. Начиная со среднего плейстоцена сложившаяся в Африке фауна млекопитающих существовала почти без изменений до исторического времени.

Сводный список руссильонско-нижневиллафранкских фаун Европы

Вид	Квабеби	Коскино	Одесса	Молдавия	Руссильон	Годоло	Виллафранк д'Асти	Этуар	Виалетт	Малушени	Гайначка
Carnivora											
<i>Nyctereutes megamastoides</i>	+							+			
<i>Canis</i> sp.	+	+		+							
<i>Canis petenyi</i>			+								
<i>Canis etruscus</i>								+			
<i>Vulpes praecorsac</i>				+							
<i>V. odessana</i>				+							
<i>V. donnezani</i>					+					+	
<i>V. vulpes</i>			+								
<i>V. corsak</i>			+								
<i>Caracal brevirostris</i>					+						
<i>Viverra peptrazi</i>					+						
<i>Promephitis malustenensis</i>										+	
<i>Mustela</i> aff. <i>martes</i>										+	
<i>M.</i> aff. <i>putorius</i>										+	
<i>Mustela</i> sp.				+							
<i>Parameles jerus</i>			+								
<i>Parailurus hungaricus</i>											+
<i>Ursus arvernensis</i>	+	+	+		+			+			
<i>Hyaenarctos</i> sp.			+								
<i>Agriotherium insigne</i>								+	+		
<i>Hyaena borissiaki</i>				+							
<i>Hyaena perrieri</i>							+	+			+
<i>H. arvernensis</i>					+						
<i>Hyaena</i> sp.			+								
<i>Felis</i> (<i>Lynx</i>) <i>issidorensis</i>	+	+		+			+	+		+	
<i>Lynx</i> sp.			+								
<i>Felis</i> sp.					+						
<i>Therailurus</i> sp.	+										
<i>Machairodus davitašvili</i>	+										

Вид	Киев	Косякино	Одесса	Молдавия	Руссильон	Годоло	Виллафранк д'Асти	Этуар	Виалетт	Малушени	Гайначка
<i>M. crenatidens</i>			+								
<i>M. cultridens</i>				+	+						
<i>Machairodus</i> sp						+					
<i>Megantereon megantereon</i>								+			
<i>Homotherium sainszelli</i>								+			
Lagomorpha											
<i>Ochotona</i> cf. <i>eximia</i>			+	+							
<i>O. antiqua</i>		+		+							
<i>O. gigas</i>			+								
<i>O. pusilla</i>			+								
<i>O. ursui</i>										+	
<i>Ochotona</i> sp.				+							
<i>Oryctolagus lacosti</i>								+			
<i>Prolagus</i> sp.				+							
<i>Hypolagus</i> sp.											+
<i>Lepus europaeus</i>			+							+	
<i>Lepus valdarnensis</i>										+	
<i>Lepus</i> sp.		+		+	+						
Rodentia											
<i>Trogotherium minus</i>											+
<i>Castor fiber</i>										+	+
<i>C. prae fiber</i>				+							
<i>C. plicidens</i>								+			
<i>Castor</i> sp.						+					
<i>Steneofiber courluiensis</i>									+		
<i>Steneofiber</i> sp.		+	+								
<i>Amblicastor caucasicus</i>		+									
<i>Hystrix</i> cf. <i>primigenia</i>						+					
<i>H. refoffa</i>								+			
<i>Hystrix</i> sp.			+	+							
<i>Sciurus</i> sp.				+							
<i>Mimomys hajnačkensis</i>											+
<i>M. cf. stehlini</i>				+							
<i>M. hintoni</i>											+
<i>M. kretzoi</i>											+

Вид	Квабеби	Косицино	Одесса	Молдавия	Руссильон	Тодоло	Виллафранк д'Асти	Этуар	Виалетт	Малушени	Гайначка
<i>M. pliocaenicus</i>								+			
<i>M. intermedius</i>			+								
<i>M. pusillus</i>								+			
<i>Lophiomys pyrenaicus</i>					+						
<i>Dolomys milleri</i>				+							
<i>Pliomys kovalskii</i>				+							
<i>Pliomys sp.</i>				+							
<i>Cricetulus migratorius</i>			+								
<i>Cr. angustidens</i>					+						
<i>Spalax sp.</i>				+							
<i>Prospalax priscus</i>										+	+
<i>P. macoveii</i>										+	
<i>Mus donnezani</i>					+					+	
<i>Mus sp.</i>		+		+						+	
<i>Baranomys sp.</i>											+
<i>Arvicola pliocaenicus</i>										+	
Hyracoidea											
<i>Kvabebihyrax kacheticus</i>	+										
Proboscidea											
<i>Anancus arvernensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Zygodolophodon borsoni</i>				+				+	+	+	+
<i>Dinotherium sp.</i>		+									
Perissodactyla											
<i>Tapirus arvernensis</i>				+		+		+	+	+	+
<i>Hipparion crassum</i>					+	+					
<i>H. gracile</i>		+								+	
<i>H. crusafonti</i>	+										
<i>Equus robustus</i>										+	
<i>Equus sp.</i>				+							
<i>Dicerorhinus megarhinus</i>	+			+	+		+		+		+
<i>D. orientalis</i>		+									
<i>D. etruscus</i>							+				
<i>Aceratherium cf. incisivum</i>		+									
<i>Rhinoceros sp.</i>			+								

Вид	Квабеби	Косичино	Одесса	Молдавия	Руссильон	Годоло	Виллафранк д'Асти	Этуар]	Виалетт	Малуштени	Гайначка
Artiodactyla											
<i>Propotamochoerus provincialis</i>	+	+		+	+	+				+	+
<i>Sus arvernensis</i>							+	+			
<i>Sus</i> sp.				+							
<i>Hippopotamus</i> sp.				+							
<i>Cervus (Rusa) moldavicum</i>				+							
<i>Cervus ramosus</i>				+	+					+	
<i>C. ruscinensis</i>				+							
<i>C. pyrenaicus</i>				+							
<i>C. cusanus</i>								+		+	
<i>C. buladensis</i>										+	
<i>C. arvernensis</i>										+	
<i>C. cingulifer</i>									+		
<i>C. perrieri</i>								+			
<i>C. issidorensis</i>								+			
<i>C. ardei</i>								+			
<i>C. cladocerus</i>								+			
<i>Eucladocerus</i> sp.	+										
<i>Pseudalces mirandus</i>		+									
<i>Pseudalces</i> sp.	+										
<i>Procapreolus</i> sp.	+	+									
<i>Capreolus australis</i>				+						+	
<i>C. ruscinensis</i>					+						
<i>Gazella borbonica</i>					+						
<i>G. postmitlinii</i>	+							+			
<i>Gazella</i> sp.		+		+							
<i>Parastrepsiceros sokolovi</i>	+										
<i>Palaeoryx athanasiui</i>										+	
<i>Protoryx heinrichi</i>	+										
<i>Oryx</i> sp.	+										
<i>Paracamelus bessarabiensis</i>				+						+	
<i>P. alexejevi</i>			+								
<i>Parabos boodon</i>				+							
<i>Ioribos aceros</i>	+										
<i>Leptobos elatus</i>								+			
<i>Eosyncerus ivericus</i>	+										
<i>Deperetia ardea</i>								+			

Вид	Валь д'Арно	Оливольа	Сенеэ	Сен-Валье	Тегелен
Carnivora					
<i>Nyctereutes megamastoides</i> (Pomel)	—	—	+	+	—
<i>Vulpes alopecoides</i> Major	+	—	+	+	—
<i>Canis etruscus</i> Major	+	+	—	—	—
<i>C. arnensis</i> Del Campana	+	—	+	—	—
<i>Cuon major</i> (Del Campana)	+	—	—	—	—
<i>Baranogale antiqua</i> (Brav.)	—	—	—	+	—
<i>Enhydrictis ardea</i> (Brav.)	+	+	—	+	+
<i>Lutra bravardi</i> Pomel.	—	—	—	+	—
<i>Ursus etruscus</i> Cuv.	+	+	+	+	+
<i>Crocuta perrieri</i> (Cr. et Job.)	+	—	+	+	+
<i>Hyaena brevirostris</i> Aym.	+	+	—	—	—
<i>Euryboas lunensis</i> (Del Campana)	+	+	+	+	—
<i>Felis (Lynx) issidorensis</i> Cr. et Job.	+	+	—	+	—
<i>F. toscana</i> Schaub	+	+	—	—	—
<i>F. schaubi</i> Viret	—	—	—	+	—
<i>F. schreuderi</i> Koenigsv.	—	—	—	—	+
<i>Asinonyx pardinensis</i> (Cr. et Job.)	—	+	+	+	—
<i>Megantereon megantereon</i> (Cr. et Job.)	+	+	+	+	—
<i>Homotherium sainszelli</i> (Aym.)	+	+	+	+	—
Lagomorpha					
<i>Oryctolagus lacosti</i> (Pomel).	+	—	+	—	—
<i>Hypolagus brachignatus</i> Kormos	—	—	—	—	+
<i>Lepus etruscus</i> Bosco.	+	—	—	—	—
Rodentia					
<i>Castor plicidens</i> Major	+	—	—	+	—
<i>C. fiber</i> L.	—	—	—	—	+
<i>Hystrix etrusca</i> Bosco	+	+	—	—	—
<i>Trogontherium boisvilleti</i> (Laugel).	—	—	—	—	+
<i>Mimomys pliocaenicus</i> Major	+	—	+	+	+
<i>M. intermedius</i> New.	+	—	—	—	—
<i>M. pusillus</i> (Mehely)	—	—	—	—	—
<i>M. newtoni</i> Major.	—	—	+	—	+

Вид	Валь д'Арно	Оливюла	Сенез	Сен-Валье	Тегелен
Proboscidea					
<i>Archidiskodon meridionalis</i> (Nesti)	+	-	+	+	+
<i>Anancus arvernensis</i> (Cr. et Job.)	+	+	-	+	+
Perissodactyla					
<i>Tapirus arvernensis</i> Cr. et Job.	+	-	-	-	+
<i>Equus stenonis</i> Cocchi	+	+	+	+	+
<i>Eq. bressanus</i> Viret	-	-	+	+	-
<i>Equus (Asinus)</i> sp.	+	-	+	-	-
<i>Dicerorhinus etruscus</i> (Falc.)	+	+	+	+	+
Artiodactyla					
<i>Hippopotamus</i> sp.	+	-	-	-	-
<i>Sus strozii</i> Meneg.	+	+	+	-	-
<i>Cervus ramosus</i> Cr. et Job.	-	-	+	+	-
<i>C. philisi</i> Schaub	-	-	+	+	-
<i>C. nestii</i> Major	+	-	-	-	-
<i>C. rhenanus</i> Dibois	-	-	-	-	+
<i>Eucladoceros ctenoides</i> (Nesti)	+	-	-	-	-
<i>E. dicranus</i> (Nesti)	+	-	-	-	-
<i>E. senezensis</i> (Dep.)	-	-	+	+	-
<i>E. tegelensis</i> (Dubois)	-	-	-	-	+
<i>Libralces gallicus</i> Azzar.	-	-	+	-	-
<i>Gazella borbonica</i> Dep.	+	-	-	+	-
<i>Nemorhaedus meneghini</i> (Rüt.)	+	+	+	-	-
<i>Gazellospira torticornis</i> (Aym.)	+	+	+	-	-
<i>Procamptoceras brivatense</i> Schaub	-	+	+	-	-
<i>Megalovis latifrons</i> Schaub	-	-	+	-	-
<i>Leptobos stenometopon</i> (Rüt.)	-	-	+	+	-
<i>L. etruscus</i> (Falc.)	+	+	+	-	-
<i>Bubalus iselini</i> Stehlin	+	-	-	-	-
<i>Deperetia ardea</i> (Dep.)	-	-	+	-	-

Квабейское местонахождение ископаемых млекопитающих приурочено к морским отложениям среднеакчагыльского возраста, хорошо датируемых фауной моллюсков. На первичное залегание ископаемых костей млекопитающих в Квабеби указывает большое количество хорошо сохранившихся черепов как крупных, так и мелких животных, а также обилие в местонахождении частей скелета животных в их естественном взаиморасположении.

В составе квабейской фауны представлена 21 форма шести отрядов млекопитающих. Кроме того, имеются остатки, правда, довольно скудные, бескилевой птицы (страус) и пресмыкающихся (черепахи).

Присутствие в Квабеби *Hystrix primigenia*, *Machairodus davitashvili*, *Anancus arvernensis*, *Dicerorhinus megarhinus*, *Hipparion crusafonti*, *Propotamochoerus provincialis* и, возможно, некоторых бовид свидетельствует о тесной близости к так называемой руссильонской фауне, сменившей во времени типичную гиппарионовую фауну и характеризующей, как известно, азийский ярус западноевропейского плиоцена. Характерной чертой квабейской фауны является обилие гигантских даманов, лесных и лошадиных антилоп, а также безрогих быков, свидетельствующих, как нам кажется, о зоогеографическом своеобразии территории Восточной Грузии в акчагыльское время, способствовавшем, по-видимому, сохранению здесь реликтовых форм гиппарионовых фаун и возникновению таких своеобразных, высокоспециализированных представителей, как квабейский даман. Отмеченные особенности квабейской фауны, несмотря на близость к руссильонской фауне, позволили нам выделить ее в качестве закавказско-малоазиатского аналога руссильонского комплекса (Габуния, Векуа, 1968).

Детальный обзор позднелиоценовых фаунистических комплексов Евразии позволяет наметить три основных этапа в развитии млекопитающих позднего плиоцена. Первому этапу соответ-

ствуют руссильонские и мало отличающиеся от них ранневиллафранкские фауны, заслуживающие четкого обособления от средневиллафранкских комплексов. По-видимому, ими завершилось развитие плиоценовой фауны вообще.

Следующий, средневиллафранкский этап одинаково тесно связан как с руссильонско-нижневиллафранкским, так и верхневиллафранкскими комплексами, являясь как бы связывающим звеном между этими фаунистическими комплексами.

Последний этап охарактеризован верхневиллафранкским комплексом. Здесь не только появляются, но и широко расселяются, приобретая доминирующее положение, новые роды и виды животных, давших начало современной фауне млекопитающих; окончательно вымирают реликтовые формы, уступая место прогрессивным формам, относительно лучше приспособленным к изменениям условий среды.

Изменение плиоценового облика фауны произошло не сразу на рубеже раннего и среднего виллафранка. Начало этого сложного процесса преобразования фауны заметно уже в руссильонско-нижневиллафранкских фаунах и, усиливаясь в среднем виллафранке, он достигает своего максимума к концу верхнего виллафранка, фауна млекопитающих которого приобретает уже явно современный облик.

Касааясь связей квабобской фауны с плиоценовыми фаунами млекопитающих Евразии и Африки, мы должны отметить ее большое сходство с современной фауной млекопитающих Южной Африки, на что указывает присутствие в ней винторогой и саблерогой антилоп, эосинцеруса, квабобгиракса, страуса и др. В силу сказанного естественно будет предположить, что формирование основного ядра фауны млекопитающих современных южноафриканских саванн происходило главным образом в период существования квабобско-руссильонской фауны, а не пикермийской, как это было принято считать до сих пор. Континентальная связь, по-видимому, осуществлялась через Суэцкий перешеек, а также в области Гибралтарского и Тунисского проливов.

Квабобское местонахождение представляет собой некроценоз, состоящий из представителей ряда характерных биоценозов. Трудно сказать, какому из них принадлежала в действительности ведущая роль. Надо полагать, что в Восточной Грузии, судя по квабобской фауне, одинаково широко были распространены как обитатели влажных биотопов, так и относительно засушливой лесостепи типа саванн.

Единичные находки в Квабоби остатков представителей открытых степных пространств (страус, газель, гиппарион) свидетельствуют о том, что степной ландшафт не имел в акчагыле особенно широкого развития.

Такое распределение группировок дает основание думать, что светлые леса, лесостепи и пойменные, заболоченные участки за-

нимали в это время на территории Восточной Грузии, и в частности, в Кахетии, обширные пространства, с чем согласуются также упомянутые палеофаунистические данные.

Таким образом, судя по экологическому составу фауны млекопитающих, в акчагыле Восточной Грузии климат должен был быть теплым, умеренно влажным, способствовавшим развитию в основном лесостепного ландшафта саванного типа, с довольно обширными заболоченными участками.

Условия теплое и относительно влажного климата имели в акчагыльское время широкое распространение не только на территории Восточной Грузии и всего Восточного Закавказья, но и на большей части территории Евразии, что подтверждается многочисленными палеонтологическими и палеоботаническими фактами.

К концу акчагыла и началу апшерона намечается, однако, довольно существенная смена физико-географических условий в Восточной Грузии. Влажный, умеренно теплый климат уступает относительно засушливому. Все больше усиливается ксерофитизация существующего ландшафта, что, естественно, ведет к существенной перестройке состава фауны млекопитающих. Этот процесс также захватывает всю территорию Восточного Закавказья и, по крайней мере, Переднюю Азию, представлявшую в раннем плейстоцене, по-видимому, единую с Закавказьем или даже с Кавказом в целом зоогеографическую провинцию.

Известно, что для корреляции континентальных образований между собой, с одной стороны, и континентальным с морскими — с другой, огромное значение имеют фауны млекопитающих, особенно, если содержащие их отложения охарактеризованы также моллюсками.

Именно к числу таких, наиболее полно охарактеризованных местонахождений следует отнести Квабеби, где костеносные отложения точно датированы морской акчагыльской фауной моллюсков и вместе с тем содержат довольно богатую фауну млекопитающих русильонско-нижневиллафранкского типа, а также не менее богатую листовенную флору.

Вопрос о возрасте отложений, содержащих русильонскую фауну и ее аналогов, до сих пор остается спорным, хотя ему посвящено огромное число специальных исследований. Некоторые авторы относят фауны русильонского типа и, следовательно, содержащие эти фауны отложения к среднему плиоцену (Денере, 1890; Хоменко, 1917; Шауб, 1943; Пидопличко, 1954; Шевченко, 1963, и др.), другие же (Алексеева, 1961; Никифорова, 1961; Кальке, 1968, и др.) допускают их верхнеплиоценовый возраст. При этом виллафранкская фауна некоторыми исследователями принимается за единый комплекс и помещается стратиграфически выше русильона. Но не все палеонтологи придерживаются такого мнения. Многие (Вире, 1954; Бу, 1960; Габуня, 1962; Громов,

Никифорова, 1968, и др.) отмечают смешанный характер виллафранкской фауны.

В настоящее время можно считать общепринятым, что на основании фауны млекопитающих виллафранк расчленяется на два или три отдела (Бу, 1960; Куртен, 1963, и др.). При этом нижний отдел рассматривается по существу в качестве эквивалента руссильона (Адзароли, Громов и Никифорова и др.).

По Денизо (1949, 1951), во Франции в бассейне Роны, глинистые отложения, содержащие руссильонские фауны (местонахождения Руссильон, Перпиньян, Монпелье), хорошо датируются морской фауной плезансом. Эти отложения по простиранию замещаются астиийскими песками. Как в глинах плезанса, так и в песках астиа обнаружена одинаковая фауна млекопитающих. Отсюда упомянутый автор справедливо заключает, что глины плезанса и пески астиа — разные фации одного и того же яруса. Такого же мнения придерживается и Жинью (1950), который указывает, что отложения этих фаций часто залегают одно на другом. По мнению Бу (1960), нижневиллафранкские отложения соответствуют астию, а средне- и верхневиллафранкские — калабрию. Хотя взаимоотношение астиийских и калабрийских отложений не совсем ясно, большинство исследователей все же сходится на том, что калабрийские отложения несколько моложе астиийских.

Гораздо сложнее вопрос о сопоставлении астиийско-нижневиллафранкских отложений с соответствующими континентально-морскими образованиями Восточной Европы, и в частности Понто-Каспийской области. Некоторую ясность в этот вопрос вносит, как нам думается, квабевская фауна млекопитающих, которая в то же время позволяет уточнить существующие представления о стратиграфическом положении акчагыла (Габуния, Векуа, 1968).

В Советском Союзе давно наметилась в специальной литературе тенденция «омоложения» акчагыла и куяльника. В одном из новейших исследований, посвященных корреляции антропогенных отложений Евразии (Громов, Алексеев, Вангенгейм, Кинд, Никифорова, Равский, 1965, стр. 6—10 и «Схема сопоставлений»), нижний акчагыл и «куяльник Грузии» параллелизуются с нижним виллафранком, нижний же горизонт «куяльника Одессы» и средне- и верхнеакчагыльские отложения — с верхним виллафранком; при этом нижний виллафранк сопоставляется с поздним астием, а «верхний виллафранк» — с виллафранкским ярусом. Граница третичного и четвертичного периодов проводится по подошве астиа и его стратиграфических аналогов в Восточной Европе и Азии. Оставляя пока в стороне вопрос о границе неогена и антропогена, заметим, что присутствие в Квабеби едва ли не самых характерных для Руссильона форм млекопитающих дает полное основание для сопоставления во времени квабевской и

русильонской фауны, а следовательно, и для параллелизации акчагыла с западноевропейским астием. Касаясь положения акчагыла в шкале черноморско-каспийского неогена, следует отметить, что недавние находки акчагыльских моллюсков в нижнем куяльнике Северного Приазовья (Семененко, 1966, стр. 3) полностью подтверждают давнишнее мнение о приблизительном соответствии акчагыла куяльнику. Об этом же свидетельствует, пожалуй, тесная близость квабевского гиппариона с его длинным и узким, как у североамериканских неогиппарионов, протоконом верхних коренных зубов к *Hipparion* sp. из куяльника Дурносоловки (Габуня, 1959б, стр. 113). Следует, однако, оговориться, что, указывая на соответствие акчагыла куяльнику, мы имеем в виду куяльник Приазовья, Кубани и Грузии, а не куяльницкие отложения района Одессы, вопрос о стратиграфическом положении которых до сих пор остается спорным. Впрочем, возможно, что с одесским куяльником, для которого характерно присутствие виллафранкских млекопитающих, следует параллелизовать позднеакчагыльские отложения, содержащие по некоторым, — правда, не вполне точным — сведениям остатки виллафранкских архидискоидов (Павлова, 1932; Габуня, Векуа, 1963). По мнению Н. А. Константиновой (1965), отложения одесского куяльника делятся на два горизонта и соответствуют верхам акчагыла (нижний горизонт) и апшерону (верхний горизонт). Так или иначе, стратиграфические границы акчагыльского яруса намечаются, на наш взгляд, достаточно четко: нижняя из этих границ соответствует в Каспии кровле продуктивной толщи и в Черноморском бассейне, скорее всего, кровле киммерия; верхнюю границу следует проводить в Каспийском бассейне по подошве апшерона, в Черноморском же — по подошве гурийского яруса. Если добавить к этому то, что акчагыл хорошо охарактеризован палеонтологически (фораминиферы, остракоды, моллюски, млекопитающие, флора), делится на три горизонта и широко географически распространен (Ализаде, 1954, стр. 92), то его преимущество как стратиграфической единицы перед астием станет очевидным. Действительно, астию совершенно не удовлетворяет требованиям, предъявляемым к стратиграфической единице порядка яруса: не только не ясны его стратиграфическое положение и объем, но и недостаточно четка и полна его палеонтологическая характеристика. Кроме того он не поддается более дробному расчленению и лишь весьма ограниченно географически распространен. Поэтому мы считаем уместным ставить вопрос о включении акчагыла в качестве верхнего отдела верхнего плиоцена, или нижнего эоплейстоцена, по В. И. Громову и другим (1965), в европейскую шкалу неогена (взамен астия).

Таким образом, в соответствии с мнением большинства зарубежных и многих советских ученых, которые проводят границу неогена и четвертичного периода под отложениями верхнего плио-

цена по принятой в СССР стратиграфической шкале, мы относим акчагыл к верхнему отделу плиоцена. Общий характер фауны Квабеби, обнаруживающей, несмотря на ее своеобразие и тесную близость к русильонским млекопитающим, явную связь с поздними гиппарионовыми фаунами Греции (Самос) и Малой Азии (Марага, Кефрайя), полностью согласуется с предлагаемым толкованием вопроса о месте акчагыла в шкале кайнозоя. Не противоречит такому выводу и возможное появление в позднем акчагыле Кавказа первых архидискодонов, встречающихся, как известно, в виллафранке: новые фауны формируются не сразу и отдельные формы появляются на различных территориях не одновременно. Наконец, в пользу отнесения акчагыла к плиоцену свидетельствует, нам кажется, архаический по сравнению с плейстоценовыми комплексами облик его моллюсковой фауны, а также бесспорная преемственность форм моллюсков параллелизуемого с ним куяльника от киммерия (Габуня, 1953, стр. 142).

Последнее обстоятельство, наряду с присутствием в рудных слоях Керчи остатков древних буйволиных (Габуня, 1958), возможно, типа квабевских синцерин, дает нам основание для отнесения киммерия в один отдел с акчагылом в качестве нижнего члена верхнего плиоцена. Это заключение находится в полном соответствии с достаточно обоснованным допущением, что низы плезанса, несколько более древние, чем верхние его горизонты, соответствующие астию, можно сопоставить с нашим киммерием или с верхами румынского дакия (Никифорова, 1961, стр. 23).

- Абель О. *Abel O.* 1912. Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.
- Абель О. *Abel O.* 1927. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena.
- Абих Г. В. Геологические наблюдения в нагорной стране между Курой и Араксом.— Зап. Кавк. отд. Русск. геогр. об-ва, кн. VIII.
- Аваков Г. С. 1960. О находке каркаса и воробейника в нижнечетвертичных озерных отложениях южной Грузии.— Докл. АН СССР, 135, № 2.
- Адам К. Д. *Adam K. D.* 1961. Die Bedeutung der pleistozänen Säugetierfaunen für die Geschichte des Eiszeitalters.— Stuttgart. Beitr. Naturkunde, № 78.
- Адзароли А. *Azzaroli A.* 1932. L'alce di Seneze.— Palaeontogr. ital., XLVII (N. s. XVII).
- Адзароли А. *Azzaroli A.* 1954. Filogenesi e biologia di *Sus strozzii* e di *Sus minor*.— Palaeontogr. ital., XLVIII (N. s. XVIII).
- Алексеева Л. И. 1960. *Mastodon borsoni* Наус в эоплейстоценовых отложениях Сев. Кавказа.— Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода, № 25.
- Алексеева Л. И. 1961а. Древнейшая фауна млекопитающих антропогена юга европейской части СССР. VI конгресс INQUA. Докл. советских геологов. М., «Наука».
- Алексеева Л. И. 1961б. О ранней фазе развития четвертичной фауны млекопитающих на территории юга европейской части СССР.— Изв. АН СССР, серия геол. № 12.
- Алексеева Л. И. 1965. Стратиграфический обзор хоботных эоплейстоцена. Четвертичный период и его история. М., «Наука».
- Алексеева Л. И. 1967. Молдавский комплекс фауны млекопитающих. В кн. «Палеонтология, геология и полезные ископаемые Молдавии», ч. II. Материалы по палеонтологии и стратиграфии. Кишинев.
- Ализаде К. А. 1954. Акчагыльский ярус Азербайджана. Баку, Изд-во АН Азерб. ССР.
- Андре И. *Andree I.* 1926. Neue Cavicornier aus dem Pliocän von Samos.— Palaeontographica, 67, H. 6.
- Арамбур. *Arambourg C.* 1933. Mammifères miocenes du Turcana. (Afrique orientale).— Ann. Paleontol., XXII.
- Арамбур. *Arambourg C.* 1947. Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du Lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo.— 1 partie: geologie, 1.
- Арамбур. *Arambourg C.* 1949. Les gisements de vertebres villafranchiens de l'Afrique du Nord.— Bull. Soc. géol. France, (5) 19.
- Арамбур, Пусто. *Arambourg C., Piveteau J.* 1929. Note preliminaire sur un ruminant du pliocène inférieur du Rousillon.— Bull. Soc. Géol. France, ser. 4, 29, № 10/11.
- Аргиропуло А. И. 1932. Роды и виды хомяков (Cricetinae) Палеарктики.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1.
- Аргиропуло А. И. 1940. Обзор находок третичных грызунов на территории СССР и смежных областей Азии.— «Природа», № 12.
- Бажанов В. С. 1962. История фауны млекопитающих Казахстана. Докл. при соискании докторской степени. Алма-Ата.

- Бажанов В. С., Костенко Н. И. 1960. Основы стратиграфии антропогена Казахстана и ряда других стран.—Изв. АН Каз.ССР, серия геол., вып. 1.
- Байгушева В. С. 1971. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (Северо-Западное Приазовье). Тр. Зоол. ин-та, IXL, Л.
- Бейр Д. М. Bate D. M. 1937. The fossil fauna of the Wady-el-Mughahra Caves. The Stone Age of the Mount Carmel., v. 1. Oxford.
- Беркхемер Ф. Berkhemer F. 1827. *Buf-jelus murrensis* n. sp., ein diluvialer Büffelschädel von Steinheim an der Murr.—Jahresh. Vereins vaterländ. Naturkunde Württemberg, 83.
- Берсен. Bernsen J. J. A. 1932. Eine Revision der fossilen Säugetier-Fauna aus den Tonen von Tegelen, VI. Natuurhistorisch Maandblad, Jaargang 20—21. Maastricht.
- Бленивиль М. Blainville M. H. 1846. Sur plusieurs espèces d'animaux mammifères de l'ordre des ruminants.—Bull. Sci. Soc. philomat. Paris.
- Бобринский Н. А., Гладков Н. А. 1961. География животных. М., Учпедгиз.
- Бохлин Б. Bohlin B. 1935. Cavicornier der Hipparion-Fauna Nord—Chinas.—Paleontol. sinica, ser. C, 9, pt. 4.
- Бохлин Б. Bohlin B. 1936. Bemerkungen über einige Pontische Antilopen-Gattungen.—Arch. Zool., 28, A, 18.
- Бохлин Б. Bohlin B. 1937. Eine tertiäre Säugetier-Fauna aus Tsaidam.—Palaeontol. sinica, 14, fasc. 1.
- Бохлин Б. Bohlin B. 1934. *Gazella (Protetraceros) dandryi* (Schlosser) and *Gazella dorcadoidee* Schlosser.—Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsalla, 28.
- Бохлин Б. Bohlin B. 1941. Food habits of the machairodonts, with special regard to *Silodon*.—Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala, 28.
- Боломей А. Bolomey A. 1965. Die Fauna zweier villafrankischer Fundstellen in Rumänien.—Ber. geol. Ges., 10, № 1.
- Бонэ Е., Зунгер Р. Boné E., Singer R. 1965. Hipparion from Langebaanweg, Cape province and a revision of the genus in Africa.—Ann. South African Mus.
- Борисяк А. А. 1943. Обзор местонахождений третичных наземных млекопитающих Союза ССР. Фрунзе, Киргизгосиздат.
- Борисяк А. А., Беляева Е. М. 1948. Местонахождения третичных наземных млекопитающих на территории СССР.—Труды Палеонтол. ин-та, 15, вып. 3.
- Бродкорт П. Brodkorb P. 1963. Catalogue of fossil birds. Part I. (Archaeopterygiformes though Ardeiformes).—Bull. Florida State Mus. Biol. Sci., 7, № 7.
- Бу П. Bout P. 1960. Le villafranchien du Velay et du Bassin hydrographique moyen et supérieur de l'Allier. Le Puy.
- Булешвили Д. А. 1960. Геология и нефтегазоносность межгорной впадины Восточной Грузии. Л., Гостехиздат.
- Буль М. Boule M. 1888—1889. *Canis megamastoides* du pliocène moyen de Perrier.—Bull. Soc. géol. France, 17.
- Буль М., Буле М. 1901. Revision des espèces européennes de *Machairodus*.—Bull. Soc. géol. France, sér IV, 1.
- Буль М. Тейяр де Шарден П. Boule M., Teilhard de Chardin P. 1928. Le paléolithique de la Chine.—Arch. Inst. paléontol. Hum., 4.
- Бурчак-Абрамович Н. И. 1952. Находка скорлупы яиц ископаемого страуса (*Struthio* sp.) в Азербайджане.—Изв. АН Азерб.ССР, № 11.
- Бурчак-Абрамович Н. И. 1953. Ископаемые страусы Кавказа и юга Украины.—Труды Ест.-истор. музея АН Азерб.ССР, вып. VII.
- Бурчак-Абрамович Н. И. 1966. К вопросу о причинах вымирания некоторых представителей бесклеевых птиц в прошлом и настоящем.—Общие вопросы эволюционной палеобиологии, 2. Тбилиси.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Веква А. К., Бурчак-Абрамович Н. И., Веква А. К. 1971. The fossil Ostrich from the Achagil layers of Georgia.—Acta zool. Cracoviensia, XVI, N 1. Krakow.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Габашвили Е. Г. 1945. Высшая человекооб-

- разная обезьяна из верхнетретичных отложений Восточной Грузии.— Сообщ. АН Груз.ССР, 6, № 6.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Габашивили Е. Г.* 1968. Прimitивный бык в гиппарионовой фауне Удабно (Восточная Грузия).— Палеонтол. журн., № 1.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Джафаров Р.* 1950. Материалы по изучению верхнетретичных Proboscidea (хоботных) Закавказья.— Изв. АН Азерб.ССР, № 2.
- Бурчак-Абрамович Н. И., Конькова Н. И.* 1967. Находки ископаемых страусов в МССР и других пунктах СССР. В сб. «Палеонтология, геология и полезные ископаемые Молдавии», вып. 2.
- Быстров А. И.* 1950. Саблезубые тигры.— «Природа», № 12.
- Вагнер А. Wagner A.* 1848. Urvweltliche Säugetier-Überreste aus Griechenland.— Abhandl. Bayer. Akad. Wiss. Math. phys. Kl., 5.
- Вагнер А. Wagner A.* 1857. Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Säugetier-Überreste von Pikermi.— Abhandl. Bayer. Akad. Wiss. Math. phys. Kl., 8.
- Ваухофер К. А. Weithofer K. A.* 1889. Ueber die tertiären Landsäugetiere Italiens (Nach Reisenotizen).— Jahrb. Kaiserl.— königl. geol. Reichsanst., 39, № 1, 2.
- Ваухофер К. А. Weithofer K. A.* 1891. Die fossilen Proboscidier des Arnotheles in Toskana.— Beitr. Paläontol. Österreich — Ungarn, 8.
- Вангенгейм Э. А.* 1966а. Отряд Carnivora. В кн.: «Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья». М., «Наука».
- Вангенгейм Э. А.* 1966б. Подсемейство Bovinae Gill.— Труды Геол. ин-та, вып. 152. Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья.
- Вангенгейм Э. А.* 1966. Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья. М., «Наука».
- Ван Хунен М. Van Hoepen M.* 1930. Fossile Pferde von Cornelia O. V. S.— Paleontol. Navorsing Nasion. Mus. Bloemfontein, 2.
- Ван Хунен М. Van Hoepen M.* 1932. Die Stamlyn van die Sebras.— Paleontol. Navorsing Nasion. Mus., 2.
- Вофре P. Vaufrey R.* 1958. Proboscidea. Etude systématique.— Dans: Traité de paléontologie, t. VI, vol. 2. Paris.
- Векуа А. К.* 1959. О фауне нижнечетвертичных млекопитающих из Ахалкалаки (Южная Грузия).— Докл. АН СССР, 127, № 2.
- Векуа А. К.* 1962. Ахалкалакская нижнеплейстоценовая фауна млекопитающих. Тбилиси, Изд-во АН Груз.ССР.
- Верещагин Н. К.* 1951. Хищные (Carnivora) из бинагадинского асфальта. Бинагадинское местонахождение четвертичной фауны и флоры, ч. I.— Труды Ест.-истор. музея им. Г. Зардаби АН Азерб.ССР, вып. IV.
- Верещагин Н. К.* 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова.— Труды Зоол. ин-та, 22.
- Верещагин Н. К.* 1959. Млекопитающие Кавказа. М., Изд-во АН СССР.
- Верещагин Н. К.* 1967. Геологическая история лося и его освоение первобытным человеком. В кн. «Биология и промысел лося». М., Россельхозиздат.
- Верещагин Н. К., Иванев Л. Н., Кузнецов М. Ф.* 1960. К истории фауны млекопитающих и стратиграфии кайнозойских отложений Зап. Забайкалья.— Труды Бурятск. компл. научно-исслед. ин-та АН СССР, серия геол.-геогр., вып. 2.
- Верли. Wehrli H.* 1914. Beitrag zur Kenntniss der «Hipparionen» von Samos.— Paleontol. Z., 22, № 3—4.
- Виллалта. Villalta C. J. F.* 1948. Una nueva especie de Hipparion del Villafrañense.— Extracto del «Museo de la Ciudad de Sabadell», IV.
- Виллалта. Villalta C. J. F.* 1952. Contribucion al conocimiento de la Fauna de Mammifères Fossiles del Plioceno de Villaroya (Logrono).— Bol. Inst. Geol. Min. España, 64.
- Вире. Viret J.* 1949. Sur le Pliohyraz rossignoli du Pontien de Soblay (Ain).— C. R. Acad. Sci., 228.
- Вире. Viret J.* 1954. Le laessa bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune de mammifères villatranschiens.— Nouvarch. Museum Histoire Natur. Lyon, fasc. IV.

- Вире, Тениус, Viret J., Thenius E.* 1952. Sur la presence d'une nouvelle espèce d'Hyuracoide dans le pliocène de Montpellier.— C. r., Acad. sci., 235, 1678—80.
- Габуния Л. К.* 1953. К изучению моллюсков среднеплиоценовых отложений Зап. Грузии.— Труды Сектора палеобиологии АН Груз. ССР, 1.
- Габуния Л. К.* 1955. Об остатках нового вида *Dicrocerus* из неотических отложений Восточной Грузии.— Докл. АН СССР, 100, № 2.
- Габуния Л. К.* 1956. Значение ископаемых остатков млекопитающих для параллелизации континентальных отложений неогена. III научная сессия Сектора палеобиологии. Тбилиси.
- Габуния Л. К.* 1959а. К вопросу о границе между миоценом и плиоценом. IV научная сессия Института палеобиологии. Тезисы. Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР.
- Габуния Л. К.* 1959б. К истории гиппарионов. М., Изд-во АН СССР.
- Габуния Л. К.* 1961. Об остатках млекопитающих из среднего плиоцена Северного Кавказа (Косякино).— Палеонтол. журн., № 1.
- Габуния Л. К.* 1962. К вопросу о границе между четвертичным периодом и неогеном.— Труды Комиссии по изучению четвертичного периода, 20.
- Габуния Л. К.* 1964. Бенарская фауна олигоценовых позвоночных. Тбилиси, из-во «Мецниереба».
- Габуния Л. К., Буачидзе Ц. И.* 1970. Первая находка в СССР позднеплиоценовой жирафы.— Сооб. АН Груз. ССР, 57, № 1.
- Габуния Л. К., Векуа А. К.* 1963. Ископаемый слон из Тарибани. Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР.
- Габуния Л. К., Векуа А. К.* 1966а. Ископаемый даман в ачкагыле. Вост. Грузии.— Труды Ин-та палеобиологии. Фауна кайнозоя.
- Габуния Л. К., Векуа А. К.* 1966б. Свообразный представитель даманов из верхнего плиоцена Вост. Грузии.— Сооб. АН Груз. ССР, 42, № 3.
- Габуния Л. К., Векуа А. К.* 1968. Квабевская фауна ачкагыльских млекопитающих. Междунар. геол. конгресс, XVIII сессия. Докл. советских геологов. М., «Наука».
- Габуния Л. К., Векуа А. К.* *Gabunia L. C., Vekua A. C.* 1968. Kvabebi fauna of the Akchaghylian mammals. XXIII IGC Report of the Twenty-Third Session Czechoslovakia, vol. 10.
- Гаврилов Ф., Симонович С.* 1895. Геологические наблюдения в области речных долин Иоры и Алазани.— Материалы для геологии Кавказа, серия 2, кн. 9.
- Гаджиев Д. В.* 1958. Новая находка скорлупы яйца ископаемого страуса в Азербайджане.— Докл. Азерб. ССР, 14, № 9.
- Гаджиев Д. В.* 1961. Эльдарская верхнесарматская гиппарионовая фауна. Автореф. канд. дисс. Баку.
- Гарутт В. Е.* 1954. Южный слон *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) из плиоцена северного побережья Азовского моря.— Труды Комиссии по изучению четвертичного периода, 10, вып. 2.
- Геллер Ф., Хеллер Ф.* 1938. Die Bärenzähne aus den Ablagerungen der ehemaligen Neckarschlinge bei Eberbach im Odenwald. Beiträge zur Geologie und Paläontologie des Tertiärs und des Diluviums in der Umgebung von Heidelberg, H. 3. Abhandl. Heidelberger Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl., 7.
- Гидли, Гидли J. W.* 1907. Revision of the Miocene and pliocene Equidae of North America.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 23.
- Годру А., Гюдри А.* 1861. Resultats des fouilles entreprises en Grèce sous les auspices de l'Académie.— C. r. Acad. Sci., 52.
- Годру А., Гюдри А.* 1862. Animaux fossiles et géologie de l'Attiques. Paris.
- Годру А., Гюдри А.* 1863. Animaux fossiles et géologie de l'Attiques. Carnivores. Paris.
- Годру А., Гюдри А.* 1873. Animaux fossiles du Mont Leberon. Paris.
- Годру А., Лапре Э., Гюдри А., Лартет Э.* 1956. Résultats des recherches paléontologiques entreprises dans l'Attique sous les auspices de l'Académie.— C. r. Acad. sci., 43.
- Голубятников Д. В.* 1902. Геологи-

- ческое исследование нефтеносных площадей Кайтаго-Табасаранского округа Дагестанской области окрестностей Дербента.— Изв. Геол. ком., 21, № 2.
- Громов В. И. 1937. Новые данные о четвертичных млекопитающих Сев. Кавказа.— Труды Сов. секции Международной ассоциации по изучению четвертичного периода, 1.
- Громов В. И. 1946. Винторога антилопа *Spiroceros* M. Raw. из Забайкалья.— Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, новая серия, LI, Отд. геол., 21, № 5.
- Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 64.
- Громов В. И. и др. 1961. Состояние вопроса о нижней границе и стратиграфическом подразделении антропогеновой (четвертичной) системы. В кн. «Вопросы геологии антропогена». М., Изд-во АН СССР.
- Громов В. И. и др. 1965. Схема корреляции антропогеновых отложений северной Евразии. VII конгресс INQUA. Доклады советских геологов. М., «Наука».
- Громов В. И., Никифорова К. В. 1968. Граница между неогеном и антропогеном (четвертичным периодом). Междунар. геол. конгресс, XXIII сессия. Докл. советских геологов. Проблема 10. М., «Наука».
- Громова В. И. 1941. Опыт изучения процесса образования форм у млекопитающих (род *Equus*).— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 6.
- Громова В. И. 1952. Гиппарионы.— Труды Палеонтол. ин-та, 36.
- Громова В. И. 1962. *Machairodontinae*. В кн. «Основы палеонтологии», Млекопитающие. М., «Наука».
- Громова В. И. 1965. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. М., «Наука».
- Давид А. И. 1963. Фауна млекопитающих антропогена Молдавии. Автореф. канд. дисс. Киев.
- Давид А. И. 1967. О руссильонской фауне млекопитающих Молдавии.— Изв. АН МССР, № 4.
- Давид А. И., Верещакин Н. К. 1967. Состояние изученности и дальнейшие задачи исследования ископаемых фаун млекопитающих Молдавии. В кн. «Место и значение ископаемых млекопитающих Молдавии в кайнозое СССР». Кишинев.
- Давиташвили Л. Ш. 1961. Теория полового отбора. М., «Наука».
- Devez de Шабриоль, Буёе. *Devez de Chabriol J. S., Bouillet J. B.* 1827. Essai géologique et minéralogique sur les environs d'Iossoire, département du Pay-de-Dome, et principalement sur la Montagne de Boulade, avec la description et les figures lithographiées des ossements fossiles qui y ont été recueillis. Lyon.
- Денизо Г. *Denizot G.* 1949. Coordination du quaternaire de France.— Bull. Soc. géol. France, sér. 5, 19.
- Денизо Г. *Denizot G.* 1951. Les anciennes rivages de la Méditerranée française.— Bull. Inst. océanogr. N 992.
- Денере Ш. *Deperet Ch.* 1885. Note sur la géologie du bassin Roussillion.— Bull. Soc. géol. France, 18.
- Денере Ш. *Deperet Ch.* 1890. Animaux pliocènes de Roussillon.— Mem. Soc. géol. France Paleontol., 1, fasc. 4, mem. 3.
- Денере Ш. *Deperet Ch.* 1892. Les animaux pliocènes du Roussillon (Suite).— Mem. Soc. géol. France Paléontol., 13.
- Денере Ш., Луэка Г. *Deperet Ch., Llueca G.* 1928. Sur l'*Urdarctos arctoides* et la phylogénie des Ursidés.— C. r. et Bull. Soc. géol. France, Ser. IV.
- Дешазо. *Dechaseaux C.* 1958. Hyracoidea. Dans: «Traité de paléontologie», t. VI, vol. 2. Paris.
- Джентри А. В. *Gentry A. W.* 1966. Fossil mammals of Africa.— Bull. British. Mus. (Natur. History), 12, № 2.
- Джентри А. В. *Gentry A. W.* 1968. Historical zoogeography of Antelopes.— Nature, 217, N 5131.
- Джикия Н. Р. 1968. Представители семейств *Cardiidae* и *Mactridae*

- из акчагыльских отложений Восточной Грузии. Фонды Ин-та палеобиологии АН Груз.ССР.
- Дзиграшвили А. Т., Гогоберидзе В. Л.* 1967. Отчет Эльдарской геологосъемочной партии по работам, проведенным в 1965—1966 гг. на площади юго-восточной части Южной Кахетии (между Тарибандской степью и рекой Алазани). Фонды Грузнефти.
- Дитрих В. Dietrich W. O.* 1943. Über innerafrikanische Mastodonten.— *Z. Dtsch. geol. Ges.*, 95, № 1—2.
- Дмитриева Е. Л.* 1966а. Отряд Artiodactyla (*Gazella cf. sinensis*) в кн. «Млекопитающие эоплейстоцена Зап. Забайкалья». М., «Наука».
- Дмитриева Е. Л.* 1966б. Обзор газелей юга СССР. Всесоюзное совещание по палеонтологии млекопитающих кайнозоя. Тезисы докладов. Тбилиси.
- Долидзе Ж. Ш.* 1968. К изучению акчагыльской флоры Квабеби.— *Сообщ. АН Груз.ССР*, 50, № 2.
- Дрекслер Л., Данфе. Drexler L., Zapfe H.* 1956. Ein pathologisches Skelett von *Smilodon* aus argentinischer Pampaformation.— *Geologie*, 5, № 4—5.
- Дуброво И. А.* 1963. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.) с Таманского полуострова.— *Бюлл. Ком. по изучению четвертичного периода*, № 28.
- Жерве М. Gervais M.* 1848—1852. *Zoologie et paléontologie françaises (animaux vertébrés) ou nouvelles recherches sur les animaux vivants et fossiles de la France*, t. 1. Paris.
- Жерве П. Gervais P.* 1959. *Zoologie et Paléontologie française. Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe*. 2^e éd. Paris.
- Жерве П. Gervais P.* 1867—1869. *Zoologie et paléontologie Générales*. Ser. I. Paris.
- Жилью М.* 1950. Стратиграфическая геология. Пер. с фр. М., ИЛ.
- Жоло Л. Joleaud L.* 1933. Un nouveau genre de l'Equide quaternaire de l'Omo.— *Bull. Soc., géol. France*, fasc. 1—2.
- Зданский. Zdansky.* 1924. Jungtertiäre Carnivoren Chinas.— *Paleontol. Sinica*, ser. C, 2, fasc. 1.
- Зондар П. Sondaar P. Y.* 1961. Les Hipparion de l'Aragon meridional.— *Estudios geol.*, 17.
- Калицкий К. П.* 1907. Чатминский нефтеносный р-н.— *Изв. Геол. ком.*, 25, № 126, СПб.
- Кальке. Kahlke H. D.* 1968. Vertebratenstratigraphie zur Plio-Pleistozän-Grenze. XXIII IGC Report of the Twenty-Third Session, Czechoslovakia, v. 10.
- Камбарудинов Р. К.* 1966. *Antilopira gracilis* и *Paracamelus cf. gigas* из Павлодарского Прииртышья.— *Докл. АН Узб.ССР*, № 9.
- Каун. Kaup J.* 1833. Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Muséum grand ducal de Darmstat. Darmstat.
- Кенигсвальд Г. Koenigswald G. H. R., von.* 1966. Fossil Hyracoidea from China.— *Proc. Koninkl. nederl. akad. wet.*, 69, N 3.
- Колберт Е. Colbert E. H.* 1935. Sivalik Mammals in the American Museum of Natural History.— *Trans. Amer. Philos. Soc.*, n. s. 26.
- Колесников В. П.* 1936. К изучению акчагыльского яруса.— *Изв. АН СССР*, № 6.
- Колесников В. П.* 1940. Схема стратиграфического подразделения неогеновых отложений Понто-Каспийской области. В кн. «Стратиграфия СССР», XII, М., Изд-во АН СССР.
- Колесников В. П.* 1950. Акчагыльские и апшеронские моллюски.— «Палеонтология СССР», т. X, ч. III, вып. 12. М., Изд-во АН СССР.
- Константинова Н. А.* 1965. О возможной корреляции континентальных эоплейстоценовых отложений юга европейской части СССР. В кн. «Корреляция антропогеновых отложений Северной Евразии». М., «Наука».
- Короткевич Е. Л.* 1965. Новый вид косули из мзотиса Украины.— *Палеонтол. журн.*, № 4.
- Кретцой Н. Kretzoi N.* 1929. Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen.— X In-

- ternat. Zool. Congr. Budapest, 1927.
- Кристола М. Christol M. 1835. Recherches sur les caractères des grandes espèces de Rhinoceros rossiles.—Ann. sci. natur., 2 ser. Zool., 4.
- Кришнан М. С. 1954. Геология Индии и Бирмы. М., ИЛ.
- Крокос В. 1915. *Rhinoceros longirostris* nov. sp. из плиоцена Южной Бессарабии.—Зап. Новорос. о-ва естествоиспыт., 41.
- Круазе А., Жюбер А. Croizet A., Jobert A. 1828. Recherches sur les ossemens fossiles du département du Puy-de-Dome. Paris.
- Крусатон-Пауро М. Crusafont-Pairo M. 1965. Zur Obergrenze des Villafranchiums in Spanien.—Ber. geol. Ges., 10, H. 1.
- Кук. Cooke H. B. S. 1963. Pleistocene mammal faunas of Africa with particular reference to Southern Africa.—Viking. Fd. Publ. Anthropol., 36, p. 65—116.
- Кун. Coon C. S. 1951. Cave explorations in Iran.—Philadelphia, Univ. Museum Pennsylvania.
- Куртен В. Kurtén B. 1952. The Chinese Hipparion fauna.—Soc. sci. fenn. Comment. biol., 13.
- Куртен В. Kurtén B. 1963. Villafranchian faunal evolution.—Soc. Scient. fenn. Comment. biol., 26, 3.
- Кювье Г. Cuvier G. 1823. Recherches sur les ossemens fossiles, t. IV. Nouv. éd. Paris.
- Лавока Р. Lavocat R. 1955. Hyracoidea fossiles. Dans: «Traité de zoologie», XVII, fasc. 1.
- Лалиев А. Г. 1964. Майкопская серия Грузии. М., Геолгиздат.
- Ламбрехт К. Lambrecht K. 1933. Handbuch der Palaeornithologie. Berlin.
- Лидеккер Р. Lydekker R. 1881—1884. Siwalik and Narbada Equidae.—Mem. Geol. India, Ser. X, 2, N 3.
- Лидеккер Р. Lydekker R. 1885. Indian Tertiary and Post-Tertiary vertebrata. Rodents, new ruminants from the Siwalik and synopsis of mammals.—Palaeontol. indica, ser. X, 3.
- Лидеккер Р. Lydekker R. 1884—1886. Sivalik Mammalia, Supplement I.—Palaeontol. Indica, ser. X, 4.
- Лидеккер Р. Lydekker R. 1908. The game animals of Africa. London.
- Лику Л. Leakey L. S. B. 1965. Olduvai Gorge 1951—1961, v. 1. A preliminary report on the geology and fauna. Cambridge, Univ. Press.
- Лоу П. Lowe P. 1931. Struthious remains from Northern China and Mongolia, with descriptions of *Struthio wimani*, *Struthio anderssoni* and *Struthio mongolicus* sp. nov.—Paleontol. sinica, ser. C, 2, fasc. 4.
- Лоу П. Lowe P., 1933. On some Struthious remains: 1. Description of some pelvi remains of a large fossil Ostrich *Struthio oldawayi* sp. nov. from the Lower Pleistocene of Oldaway. (Tanganyica Territory). 2. Egg-shell fragments referable to *Psamornis* and other Struthiones, collected by Mr. St. John Phylly in Southern Arabia.—Ibis, ser. 13, 3 (4).
- Луцгу А. Н. 1968. Гиппарионовая фауна среднего сармата Молдавии. Автореф. канд. дисс. Тбилиси.
- Майор Ф. Major F. 1891. Considérations nouvelles sur la faune des vertébrés du miocene supérieur dans l'île de Samos.—C. r. Acad. sci., 113.
- Майор Ф. Major F. 1897. On *Sus verrucosus* Müll. et Schl. and allies from the western Archipelago.—Ann. and Mag. Natur. Hist., ser. 6, 19.
- Майор Ф. Major F. 1899. The Hyracoid *Pliohyrax graecus* (Gaudry) from the Upper Miocene of Samos and Picermi.—Geol. Mag., n. s., 6.
- Маринелли В. Marinelli W. 1938. Der Schädel von Smilodon, nach der Funktion des Kieferapparates analysiert.—Palaeobiologica, 6.
- Маркевич В. П. 1954. Геологическое строение Восточной Грузии. М., Изд-во АН СССР.
- Мартин Рудольф. Martin Rudolf. 1903. Note on some remains struthio karatheodoris Maj. of the Island of Samos.—Proc. Zool. Soc. London, 6.
- Марсумото. Matsumoto H. 1926. Contribution to the knowledge of the fossil Hyracoidea of the Fayum, Egypt, with description of seven-

- ral new species.—Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 56.
- Меккенем Р. *Mecquenem R.* 1908. Contribution à l'étude du gisement des vertébrés de Maragha et de ses environs. Ann. Histoire natur. Paleontol.
- Меккенем Р. *Mecquenem R.* 1924—1925. Contribution à l'étude des fossiles de Maragha.—Ann. paléontol., 13.
- Меладзе Г. К. 1967. Гишпароновая фауна Аркнети и Базалети. Тбилиси, изд-во «Мецниереба».
- Мерла Г. *Merla G.* 1949. *Leptobos Rütin*, Italian.—*Palaeontographica ital.*, 46 (n. s. 46).
- Мерью В. Д. *Matthew W. D.* 1910. The phylogeny of the Felidae.—Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 28.
- Мерью В. Д. *Matthew W. D.* 1929. Critical observations upon Siwalik Mammals.—Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 66.
- Мотл М. *Motil M.* 1939. Die mittelpliocäne Säugetierfauna von Gödöllő bei Budapest.—Földt. Intezet Evkönyve (Mitteil. aus dem Jahrb. Kgl. Ungar. Geol. Anst.), 32.
- Никифорова К. В. 1961. О стратиграфическом положении астия. VI конгр. INQUA. Докл. советских геологов. М., Изд-во АН СССР.
- Никифорова К. В., Алексеева Л. И. 1959. О границе третичной и четвертичной систем по данным фауны млекопитающих.—Труды Геол. ин-та, вып. 32.
- Новиков Г. А. 1956. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.—Л.
- Озансой Ф. *Ozansoy F.* 1965. Etude des gisements continentaux et des mammifères du cénozoïque de Turquie.—Mem. Soc. géol. France, 102.
- Обицков И. А. 1954. Фауна карстовых пещер гор. Одессы и условия ее залегания. Труды Одесск. гос. ун-та. Одесса.
- Орлов Ю. А. 1941. Местонахождение фауны гишпарииона в Джапаридзе (Кахетия).—Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 8, вып. 3.
- Осборн. *Osborn H.* 1942. Proboscidea, a monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodonts and elephants of the world, v. 1, N. Y.
- Павлова М. В. 1910. Описание ископаемых остатков млекопитающих Троицкосавско-Кяхтинского музея.—Труды Троицкосавско-Кяхтинского отд. Приамурского отд. Русск. геогр. о-ва, 13.
- Павлова М. *Pavlova M.* 1913—1915. Mammifères tertiaires de la Nouvelle Russie.—Nouv. Mem. Soc. Imp. natur. Moscow, 17.
- Павлова М. В. 1932. Ковальні слоні півдня СРСР (*Elephas planifrons* Falc.) в кн. «Звічник пам'яті акад. П. А. Тутківського», т. 2. Київ.
- Парето Л. *Pareto L.* 1865. Note sur les subdivisions que l'on pourrait établir dans les terrains tertiaires de l'Appenin septentrional.—Bull. Soc. géol. France, sér. 2.
- Пеї В. *Pei W. C.* 1934. On the Carnivora from locality I of Chou Kou-tien.—Paleontol. sinica, ser. C, 13, fasc. 3.
- Петрокки. *Petrocchi C.* 1956. I *Leptobos* di Sahabi.—Estratto Boll. Soc. geol. ital., 75.
- Пивто. *Piveteau J.* 1961. Carnivora. Dans: «Traité de paléontologie», t. VI.
- Пидопличко И. Г. 1954. О ледниковом периоде, вып. 3. М., Изд-во АН УССР.
- Пилгрим Г. Е. *Pilgrim G. E.* 1913. The correlation of the Siwaliks with the Mammal Horizons of Europe.—Rec. Geol. Surv. India, 43.
- Пилгрим Г. Е. *Pilgrim G. E.* 1926. The fossil Suidae of India.—Palaeontol. indica, 8, N 4.
- Пилгрим Г. Е. *Pilgrim G. E.* 1931. Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe. Brit. Mus. (Natur. History).
- Пилгрим Г. Е. *Pilgrim G. E.* 1934. Correlation of ossiferous in the Upper Cenozoic of India.—Amer. Mus. Novitates, N 704.
- Пилгрим Г. Е. *Pilgrim G. E.* 1937. Siwalik antelopes and oxen in the American Museum of Natural History.—Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 72, art. 7.
- Пилгрим Г. Е. *Pilgrim G. E.* 1939. The fossil Bovidae of India.—Palaeontol. indica, (n. s.), 26.
- Пилгрим Г. Е., Хонсвуд А. *Pilgrim G. E., Hopwood. A.* 1928. Catalogue

- of the Pontian Bovidae of Europe, v. I—VIII, London.
- Пилгрим, Шайб. Pilgrim G. E., Schaub S.* 1939. Die schraubenhornige Antilope des europäischen Oberpliocäns und ihre systematische Stellung.—Abhandl. Schweiz. Paläontol. Ges., 62, H. 3.
- Покок Р. И. Pocock R. I.* 1918—1919. On some external characters of ruminant Artiodactyla.—Ann. and Mag. Natur. Hist., ser. 9, 1—3.
- Помель А. Pomel A.* 1842. Nouvelle espèce de chien fossile découverte dans les alluvions volcaniques de l'Auvergne.—Bull. Soc. géol. France, 14.
- Рейхенау В. Reichenau W. von.* 1906. Beiträge zur näheren Kenntniss der Carnivoren aus den Sanden von Mauer und Mosbach.—Abhandl. Grossherzoglich Hessischen geol. Landesanst. Darmstadt. Bt. IV, H. 2.
- Ристори Г. Ristori G.* 1897. L'Orso pliocenico di Valdarno e d'Olivola in Val di Magr.—Paleontogr. ital., 3.
- Ричей К. Richey K.* 1948. Lower Pliocene horses from Black Hawk Ranch, Mount Diablo, California.—Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci., 28, N 1.
- Ромер А. Ш., Pomer A. Sh.* 1928. Pleistocene mammals of Algeria. Fauna of the Paleolithic station of Mechta-el-arbi.—Belloit Coll. Bull., 26, 5.
- Ромер А. Ш. 1939.* Палеонтология позвоночных. Пер. с англ. М.—Л., Научтехиздат.
- Ромер А. Ш. Romer A. Sh.* 1966. Vertebrate paleontology, 3-rd ed. Chicago—London.
- Рошка В. Х., Хубка А. Н.* 1964. Об условиях формирования и возрасте континентальных отложений неогена юго-запада Молдавской ССР.—Изв. АН МССР, серия биол. и хим. наук, № 7. Кишинев.
- Роцилл А. Д. 1956.* Верхнеплиоценовая фауна півдня України Одеськ. педагог. ін-т, т. XIV. Одесса.
- Рютимейер Л. Rüttimeyer L.* 1866/67. Versuch einer natürlichen Geschichte des Rindes ect.—Neue Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges., 22.
- Рябинин А. Н.* 1903. О геологических исследованиях в некоторых нефтеносных местностях Сигнахского уезда Тифлисск. губ. по левую сторону р. Иоры.—Изв. Геол. ком., 22, СПб.
- Рябинин А. Н.* 1911. К изучению геологического строения Кахетинского хребта.—Труды Геол. ком., новая серия, вып. 69. СПб.
- Рябинин А. Н.* 1913. Геологические исследования в Ширакской стени и ее окрестностях.—Труды Геол. ком., новая серия, вып. 93. СПб.
- Рябинин А. Н.* 1918. О черепахах из мэотических отложений Бессарабии.—Труды Геол. и Минер. музея Российской АН I, вып. 1.
- Рябинин А. Н.* 1929. Таракийская фауна млекопитающих.—Труды Геол. музея АН СССР, V.
- Семеновко В. Н.* 1966. Геология и стратиграфия киммерийских и куяльницких отложений северного Приазовья УССР. Автореф. канд. дисс. Одесса.
- Сефве П. Sefve I.* 1927. Die Hipparionen Nord-Chinas.—Paleontol. sinica, Ser. C, 4, fasc. 2.
- Симионеску И. Simionescu I.* 1930. Les vertébrés pliocènes de Malusteni (Roumanie).—Acad. Rom. Publ. Fond. V. Adamachi, 9, N 69.
- Симонович С.* 1898. Геологические исследования в области междуречного водораздельного пространства рек Иори и Куры в пределах Тифлис—Самухе.—Матер. для геол. Кавказа, серия III, кн. 1.
- Симпсон Г. Г. Simpson G. G.* 1945. The principles of classification and a classification of mammals.—Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 85. New York.
- Сих Суанг-ср. Hsieh Hsiang-hsu.* 1962. Notes on two new Brevirostrene Mastodonts from Shensi.—Vertebrata Palasiatica, 6, N 2.
- Скотт В. Б., Дженсен Г. Л. Scott W. B., Jepsen G. L.* 1936. The mammalian fauna of the White River Oligocene.—Trans. Amer. Philos. Soc., N. S., 28.
- Соколов И. И.* 1953. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae).—Труды Зоол. ин-та, XIV.
- Соколов И. И.* 1955. Новые виды антилоп третичной фауны юга

- СССР.—Труды Зоол. ин-та АН СССР, № 17.
- Соколов И. И. 1959. Фауна СССР. Млекопитающие, т. 1, вып. 3.
- Соколов И. И. Sokolov I. I. 1959a. On the postcranial skeleton and the outward appearance of *Spirocerus kiakhtensis* M. Pavlova.—Vertebrata Palasiatica, 3, N 1.
- Соколов И. И. 1961. Новый представитель полорогих гиппарионовой фауны Крыма.—Палеонтол. журн., № 2.
- Соколов И. И. 1962. Семейство Bovidae. Основы палеонтологии. Млекопитающие. М., Изд-во АН СССР.
- Соколов И. И., Векуа А. К. 1966. Винторогой антилопа (*Sinoreas* sp.) из нижнеплиоценовых отложений Ахалкалаки.—Сообщ. АН Груз. ССР, 43, № 1.
- Стах. Stach J. 1953. *Ursus wenzensis* novu gatunek molego niedzwiedzia pliocenskigo.—Acta geol. Polon. 3, N 1.
- Стах. Stach J. 1957. *Agriotherium intermedium* n. sp. from the Pliocene bone breccia of Weze.—Acta paleontol. Polon., 2, N 1.
- Стах. Stach J. 1959. On some Mustelinae from the Pliocene bone breccia of Weze.—Acta Paleontol. Polon., 4, 2.
- Сулимский А. Sulimski A. 1959. Pliocene Insectivores from Weze.—Acta Paleontol. Polon., 4, N 2.
- Сулимский А. Sulimski A. 1960. *Hystrix primigenia* (Wagner) in the Pliocene fauna from Weze.—Acta Paleontol. Polon. 5, N 3.
- Сулимский А. Sulimski A. 1962a. Supplementary studies on the Insectivores from Weze I. (Poland).—Acta Paleontol. Polon., 7, N 3—4.
- Сулимский А. Sulimski A. 1962b. Two new rodents from Weze I (Poland).—Acta. Paleontol. Polon., 7, N 3—4.
- Сухов В. П. 1969. Позднеплиоценовые мелкие млекопитающие аккумуляевского разреза в БАССР и их стратиграфическое значение. Автореф. канд. дисс. Саратов.
- Тейяр де Шарден и Пивето. Teilhard de Chardin P., Piveteau J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine).—Ann. paléontol., 19.
- Тейяр де Шарден П., Труссар М. Teilhard de Chardin P., Trouessart M. 1938. Cavicornia of South-Eastern Shansi.—Palaeontol. Sinica, n. S. C. N 6.
- Тейяр де Шарден, Ян. Teilhard de Chardin P., Yaung C. C. 1931. Fossil mammals from the Late Cenozoic of North. China.—Paleontol. sinica, ser. C, 9, fasc. 1.
- Тениус Е. Tenius E. 1947. Bemerkungen über fossile Ursiden (Mamm.)—Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math. naturwiss. Kl. Abt. I, 156, № 3, 4.
- Тениус Е. Thenius E. 1950. *Postpotamochoerush* nov. subg. *hyotherioides* aus dem Unterpliozän von Samos (Griechenland) und die Herkunft der Potamochoeren.—Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math. Naturwiss. Kl., Abt. I, 159, H. 1—5.
- Тениус Е. Thenius E. 1951. *Gazella* cf. *deperditia* aus dem mitteleuropäischen Vindobonian und das Auftreten der Hipparionfauna.—Eclodgeol. helv., 44.
- Тениус, Хофер. Thenius E., Hofer H. 1960. Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin.
- Топачевский В. А. 1957. Позвоночные плиоценовых и антропоценовых отложений долин нижнего Днепра и реки Молочной. Автореф. канд. дисс. Киев.
- Трофимов Б. А. 1954. Ископаемые свиньи рода *Microstonyx*.—Труды Палеонтол. ин-та, 47, вып. 2.
- Труссар Е. J. Trouessart E. L. 1885. Catalogue des mammifères vivants et fossiles. Carnivores.—Bull. Soc. Études Sci. Angers, 14.
- Узнадзе М. Д. 1965. Неогеновая флора Грузии.—Тбилиси, Изд-во АН СССР.
- Фабрини. Fabrini E. 1890. I Machairodus del Valdarno superiore.—Bull. Commis. géol. ital., 21.
- Фейфар А. Fejfar O. 1964. The Lower Villafranchian vertebrates from Hajnacka near Filakovo in Southern Slovakia.
- Флеров К. К. 1950. О морфологии оленеобразных в процессе их эволюции. Материалы по изучению четвертичного периода, вып. 2. М., Изд-во АН СССР.
- Флеров К. К. 1957. Дипоцераты Мон-

- голии.—Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 67.
- Флеров К. К. 1962а. Об основных направлениях экологической эволюции жвачных (Ruminantia).—Палеонтол. журн., № 4.
- Флеров К. К. 1962б. Семейство Cervidae. В кн. «Основы палеонтологии». Млекопитающие. М., Изд-во АН СССР.
- Флеров К. К., Шевырева Н. С. 1963. *Pseudalces* — плиоценовый олень из Предкавказья.—Палеонт. журн., № 3.
- Фюрон Р. 1955. Введение в геологию и гидрогеологию Турции. М., ИЛ.
- Хальтенорт Т., Тренс В. Haltenorth Th., Trense W. 1956. Das Großwild der Erde und seine Trophäen. Bayer. Bonn — München — Wien. Landwirtschaftsverlag.
- Хойер Д. А. Hooijer D. A. 1956. *Epi-leptobos* gen. nov. for *Leptobos groenoveeldtii* Dubois from the Middle Pleistocene of Java.—Zool. Meded., 34, № 17.
- Хойер Д. А. Hooijer. 1958. An Early pleistocene mammalian fauna from Bethlehem.—Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), 3, № 8.
- Хоменко И. П. 1913. Мэотическая фауна с. Тараклии Бендерского уезда.—Ежегодн. геолог. и минер. России, XV, 4—6.
- Хоменко И. П. 1917. Открытие руссильбонской фауны и другие результаты геологических наблюдений в южной Бессарабии.—Труды Бессарабск. об-ва естествоиспыт. за 1914—1915 гг., 6.
- Ховвуд А. Horwood A. 1929. A review of the fossil mammals of Central Africa.—Amer. J. Sci., ser. 17, N 98.
- Ховвуд А. Horwood A. 1937. Die fossilen Pferde von Oldoway.—Wissenschaftliche Ergebnisse der Oldoway-Expedition. N. F., H. 4.
- Хуу. Hough J. 1950. The habits and adaptation of the Oligocene saber-tooth carnivore *Hoplophoneus*.—Geol. Survey Profess. Paper, N 221 — H. Shorter contributions to general geology 1949. Washington.
- Чан. Chang Hsi-chih. 1957. On new material of some Machairodonts of Pontian age from Shansi.—Vertebrata Palasiatica, 1, N 3.
- Чижевская Т. Czyzewska T. 1958. Two teeth of *Dicerorhinus* from the bone breccia near Dziatoszyn (Poland).—Acta paleontol. Polon., 3, N 1.
- Чижевская Т. Czyzewska T. 1959. *Cervus* (Rusa) sp. de la brèche osseuse pliocène de Weze près de Dziatoszyn.—Acta paleontol. Polon., 4, N 4.
- Чижевская Т. Czyzewska T. 1960. Nouvelle espèce de Cervidé du genre *Cervoceros* Khomenko de la Brèche pliocène de Weze près de Dziatoszyn.—Acta paleontol. Polon., 5, N 3.
- Чижевская Т. Czyzewska T. 1962. Uzebieniec górnej szczeki *Dicerorhinus mercki* (Joger) se Szczeslicwic kolo Warszawy. Acta paleontol. Polon., 7, N 1—2.
- Шагилова И. И. 1968. Расчленение верхнего плиоцена и плейстоцена Западной Груз.ССР по данным палинологического анализа.—Сообщ. АН Груз.ССР, 49, № 2.
- Шaub С. Schaub S. 1934. Observations critiques sur quelques Machairodontidés.—Eclogae geol. helv., 27, N 2.
- Шaub С. Schaub S. 1943. Die oberpliocene Säugetierfauna von Senzeze und ihre Verbreitungsgeschichte.—Eclogae geol. helv., 36, N 2.
- Шевченко А. И. 1963. Мелкие млекопитающие из плиоценовых и раннеантропогеновых отложений юго-западной части русской равнины и их стратиграфическое значение. Автореф. канд. дисс. Киев.
- Шевченко А. И. 1965. Опорные комплексы мелких млекопитающих плиоцена и нижнего антропогена юго-западной части Русской равнины. В кн. «Стратиграфическое значение антропогенной фауны мелких позвоночных». М.
- Шлоссер М. Schlosser M. 1899. Über neue Funde von *Leptodon graecus* Gaudry und die sistematische Stellung dieses Säugetieres.—Zool. Anz. 22, N 597.
- Шлоссер М. Schlosser M. 1899. Über die Bären und bärenähnlichen Formen des europäischen Tertiärs. Palaeontographica, Beiträge zur Naturgeschichte der Vorzeit. Stuttgart.

- Шлоссер М. Schlosser M.* 1903. Die fossilen Säugetiere Chinas.— Abhandl. Bayer. Akad. Wiss. Math.-phys. Kl., 22, N 1.
- Шлоссер М. Schlosser M.* 1904. Die fossilen Cavicornier von Samos.— Beitr. Paläontol. Geol. Österreich Ungarns, 17.
- Шлоссер М. Schlosser M.* 1924. Tertiary vertebrates from Mongolia.— Paleontol. Sinica, 1, fasc. 1.
- Штелин. Stehlin H. C.* 1899—1900. Über die Geschichte des Suidengebisses.— Abhandl. Schweiz. Paläontol. Ges. 26—27.
- Штелин. Stehlin H. G.* 1934. *Bubalus iselini* n. spec. aus dem obern Pliocen von Val d'Arno.— Eclogae Geol. Helv., 27, № 2.
- Эберзин А. Г.* 1948. Неоген Молдавской ССР.— Научн. зап. Молд. научн.-исслед. базы АН СССР, 7, № 1.
- Эрбринк Д. П. Erdbrink D. P.* 1953. A review of fossil and recent bears of the Old World. Inaug. Dissert. Mineral. Geol. Inst. Univ. Utrecht, N 1—2.
- Яновская П. М.* 1962. Семейство Canidae. В кн. «Основы палеонтологии». Млекопитающие. М., Из-во АН СССР.
- Янькова В. С.* 1958. Палеонтологические находки из ливенцовского карьера.— Изв. Ростовск. обл. Краевед. музея, № 1 (3).
- Яхимович Н. Н.* 1959. Об остатках крупной антилопы из верхнеплиоценовых отложений Южного Урала.— Палеонтол. журн., № 3.
- Яцко П. Я.* 1964. Об унионидях и млекопитающих в верхнеплиоценовых отложениях на территории МССР.— Изв. АН МССР, № 7.

RESUME

The study of fossil mammals yield at present the most reliable evidence for the correlation of the Pliocene deposits of the Western and Eastern part of the Mediterranean region. Hence the high importance of each new find of mammalian remains in the Pliocene of the region referred to, especially in its eastern part, where the stratigraphic relations of the Neogene are known in much more detail than in the western one.

The discovery of the important locality of mammalian remains in the marine Middle Akchaghylian beds of Kvabebi (Eastern Georgia) throws light not only of the position of the Akchaghylian in the European scale of the Neogene, but likewise on some essential peculiarities of the Late Pliocene history of the mammals of the Caucasus and adjacent regions.

The fauna of Kvabebi contains such typical representatives of the Roussillion fauna as *Hystrix primigenia*, *Nyctereutes megamastoides*, *Machairodus davitachvillii*, *Anancus arvernensis*, *Dicerorhinus megarhinus*, *Hipparion crusafonti*, *Propotamochoerus provincialis*, as well as gigantic Hyrax and numerous bovines belonging to the groups ancestral to the modern South African antelopes (*Parastrepsiceros*, *Ioribos*, *Protoryx* and others).

Despite the highly peculiar nature of the faune of Kvabebi the presence of the Mammalian forms especially characteristic for Roussillion enables us to correlate the faunas of Kvabebi and Roussillion and consequently to parallelize the Akchaghylian with the West European Astian.

The Akchaghylian is well characterized by fossils (mollusks, foraminifers, ostracods, mammals, plants) and admits of a detailed subdivision. When to this its distinct stratigraphic position and wide geographic range are added the advantage of the Akchaghylian over the Astian becomes quite evident.

As the fauna of Kvabebi abounds in the bovines of the type of the South African *Tragelaphini* and *Hippotraginae* antelopes, it may be possible to determine the exact time of the formation of the bulk of the mammalian fauna of the South African savannas. It is quite probable that the bovines ancestral to these antelopes immigrated in Africa mainly in the period of the Kvabebi — Roussillion fauna, and non of the fauna of Pikermi as has been hitherto admitted.

ТАБЛИЦЫ
I—XXXVI

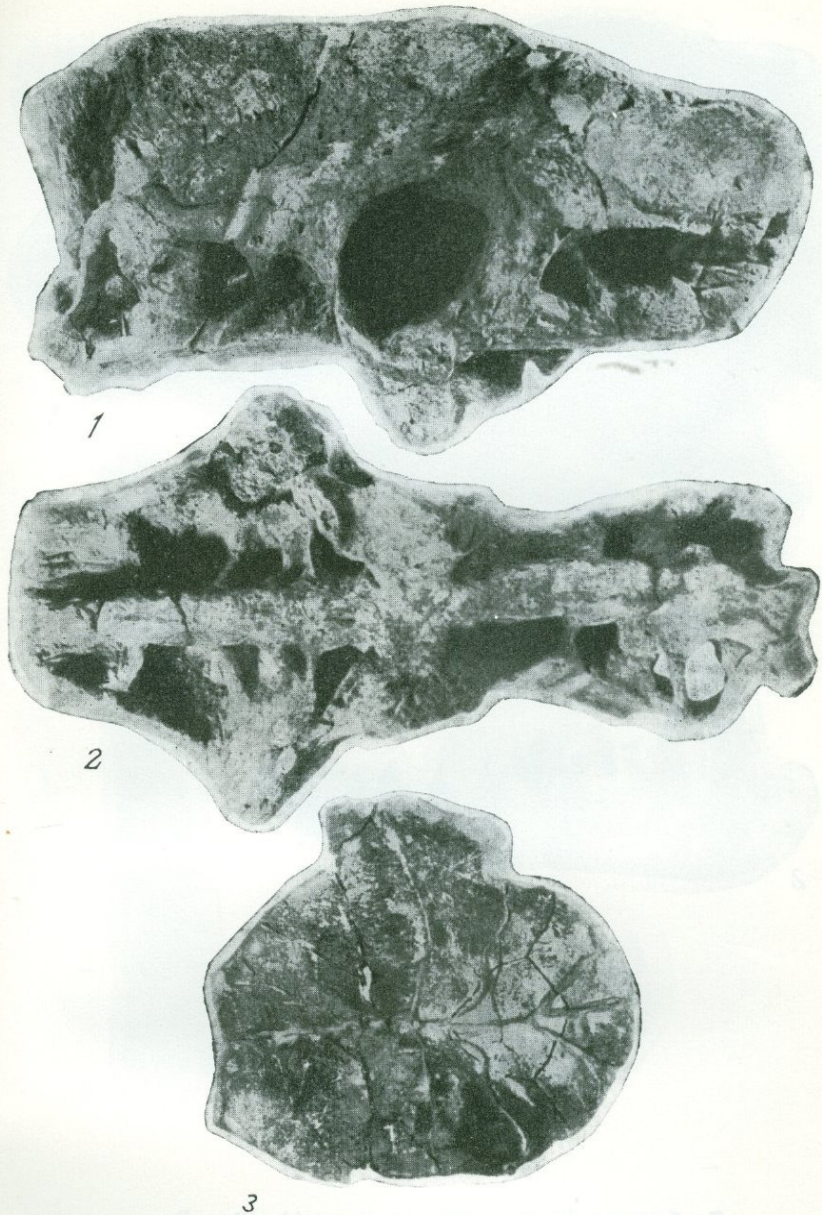


Таблица 1. *Struthio transcaucasicus* Burt. et Vek.

1 — таз сбоку; 2 — таз снизу

Testudo sp.

3 — пластрон

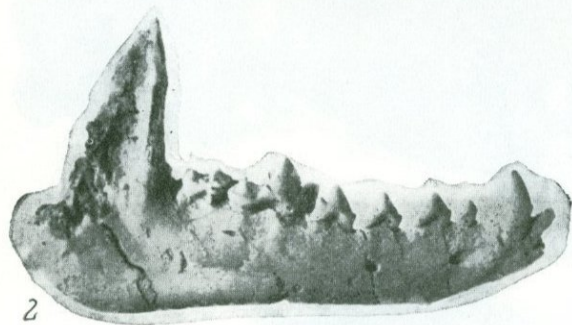


Таблица II. *Nyctereutes megastoides* (Pomel)

1 — череп с нижней челюстью; 2 — нижняя челюсть



Таблица III. *Nyctereutes megastoides* (Pomel)

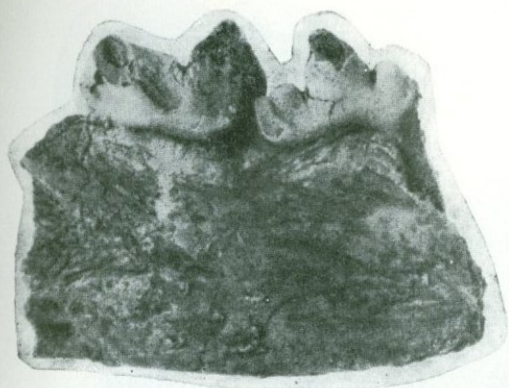
1 — проксимальный конец локтевой и лучевой костей; 2 — дистальный конец плечевой кости; 3 — дистальный конец лучевой кости; 4 — лапа; 5 — фаланги; 6 — большая берцовая кость

Canis sp.

7 — фрагмент нижней челюсти с M_1 , M_2



Таблица IV. *Ursus arvernensis* Cr. et Job.
1 — череп сверху; 2 — череп с нижней челюстью



1



2



3



4

Таблица V. *Therailurus* sp.

1 — фрагмент нижней челюсти с P₁, M₁

Felis (Lynx) issidorensis Cr. et Job;

2 — P₂, P₄; 3 — нижняя челюсть; 4 — лучевая кость



Таблица VI. *Machairodus davitašvilii* sp. nov.
1 — череп сверху; 2 — череп снизу; 3 — череп сбоку



1



2

Таблица VII. *Machairodus davtašvili* sp. nov.

1 — нижняя челюсть сбоку; 2 — нижняя челюсть сверху



Таблица VIII. *Machairodus davitašvilii* sp. nov.

1 — плечевая кость; 2 — бедренная кость; 3 — дистальный конец большой берцовой кости

Hystrix cf. *primigenia* (Wagner)

4 — M¹, 5 — M₁

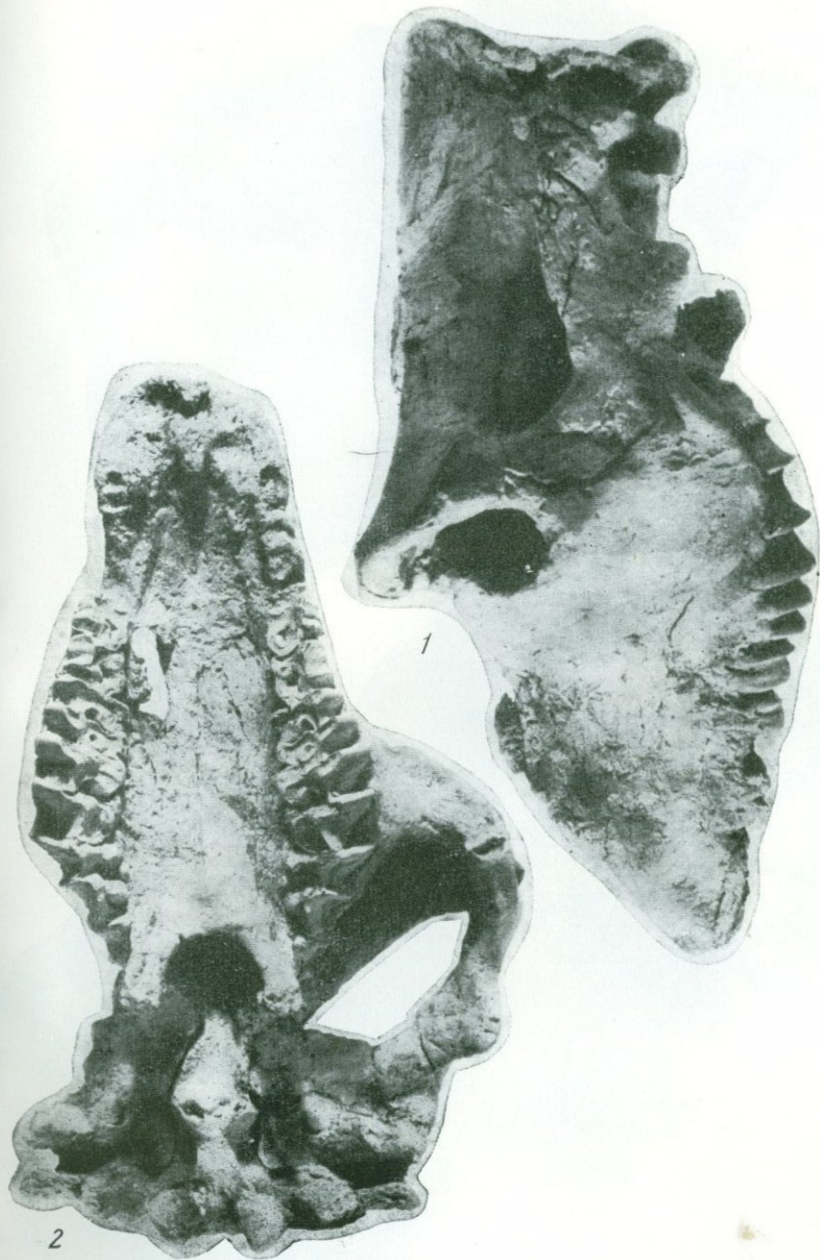
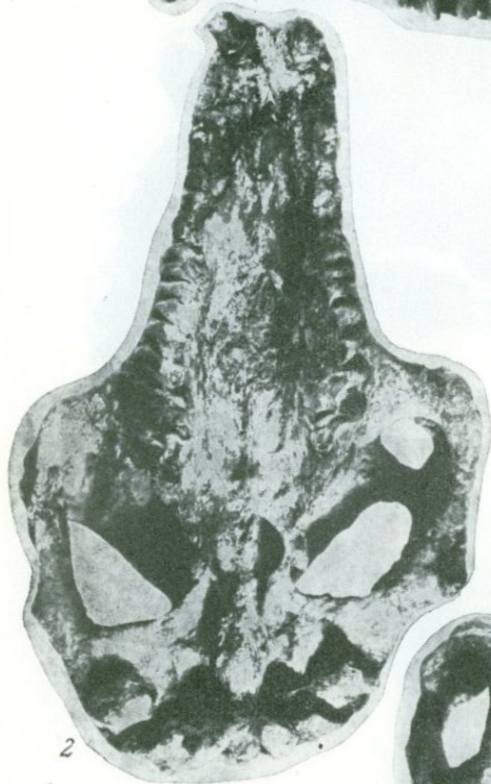


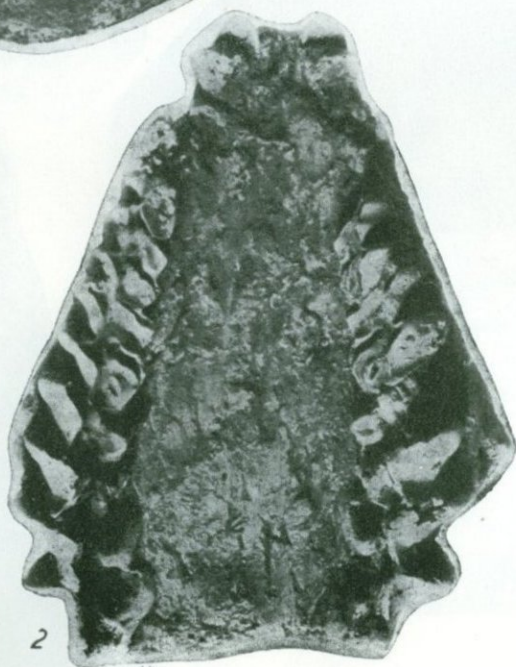
Таблица IX. *Kvabebihyrax kacheticus* Gab. et Vek.

1 — череп сбоку; 2 — череп снизу





1



2

Таблица XI. *Kvabebihyrax kachethicus* Gab. et Vek.

1 — череп с нижней челюстью полузрелой особи; 2 — верхние зубы молодой особи; жевательная поверхность

← Таблица X. *Kvabebihyrax kachethicus* Gab. et Vek.

1 — череп сбоку; 2 — череп снизу; 3 — череп сверху

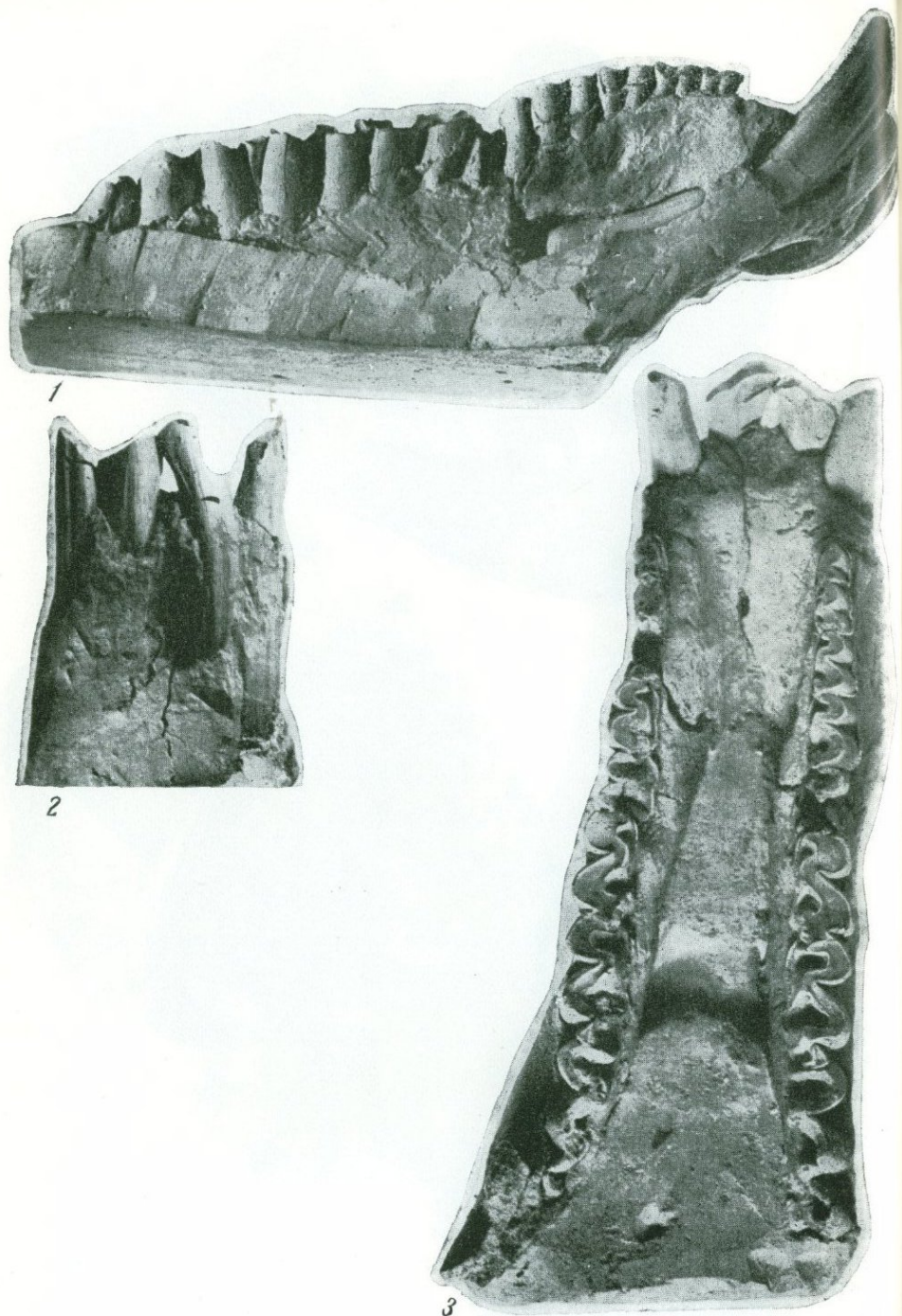


Таблица XII. *Kvabebihyrax kachethicus* Gab. et Vek.

1 — нижняя челюсть; 2 — нижние резцы спереди; 3 — нижние зубы, жевательная поверхность



Таблица XIII. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.)

1 — череп молодой особи; 2 — тот же, череп снизу

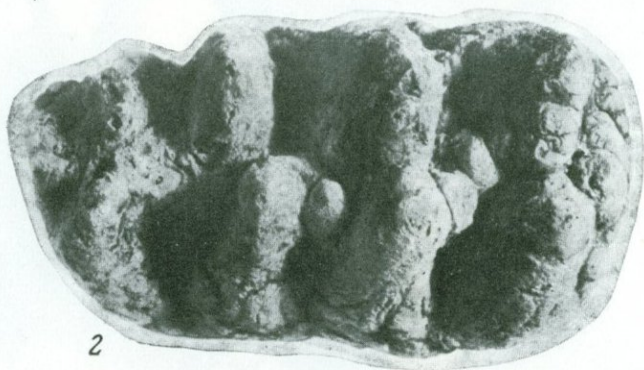
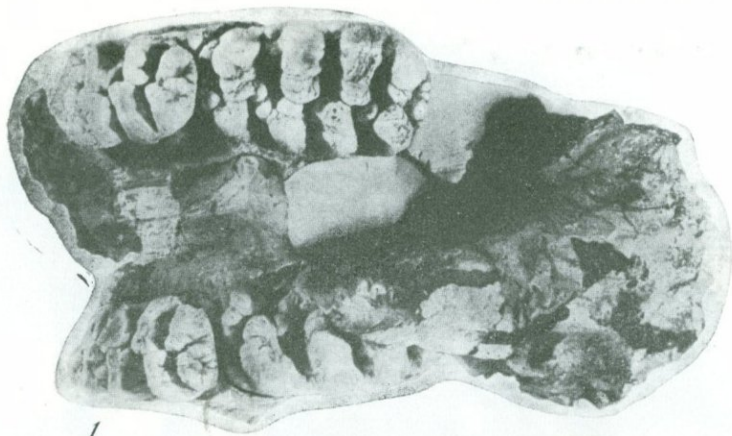
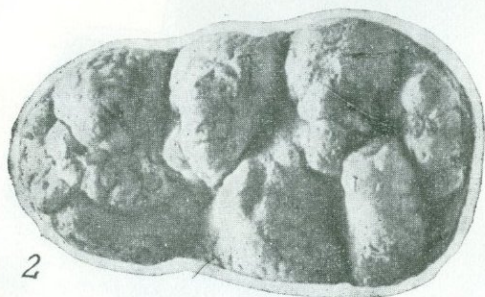


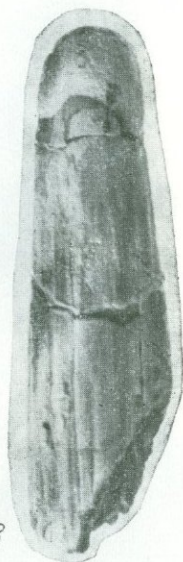
Таблица XIV. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.)
1 — Pd⁴, M¹, 2 — M¹, 3 — Pd², Pd³



1



2



3

Таблица XV. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.)

1 — Pd₃, сбоку; 2 — Pd₃, сверху; 3 — нижний молочный резец



Таблица XVI. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.)

1 — проксимальный конец локтевой кости; 2 — дистальный конец плечевой кости;
3 — полулунная кость

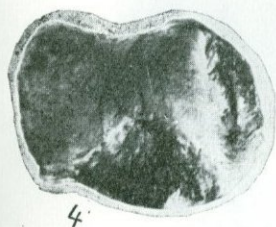
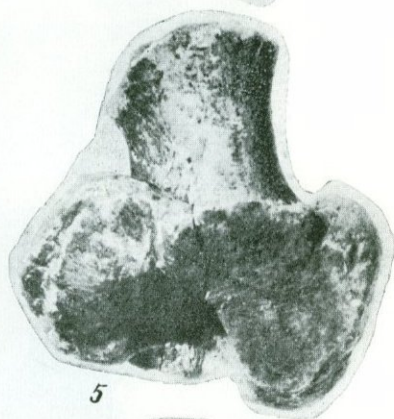
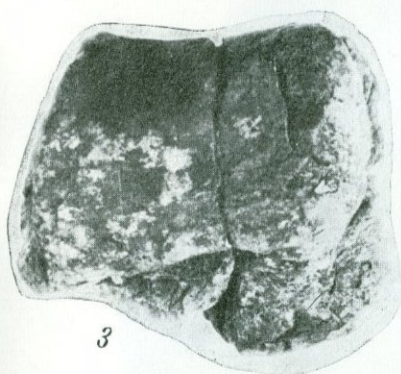
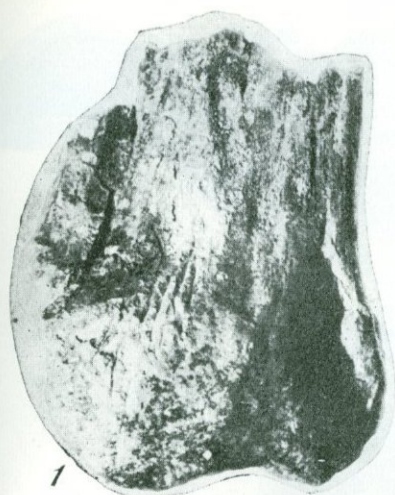


Таблица XVII. *Anancus arvernensis* (Cr. et Job.)

1 — дистальный конец большой берцовой кости; 2 — дистальный конец малой берцовой кости; 3 — таранная кость; 4 — таранная кость молодой особи; 5 — пяточная кость; 6 — кубовидная кость

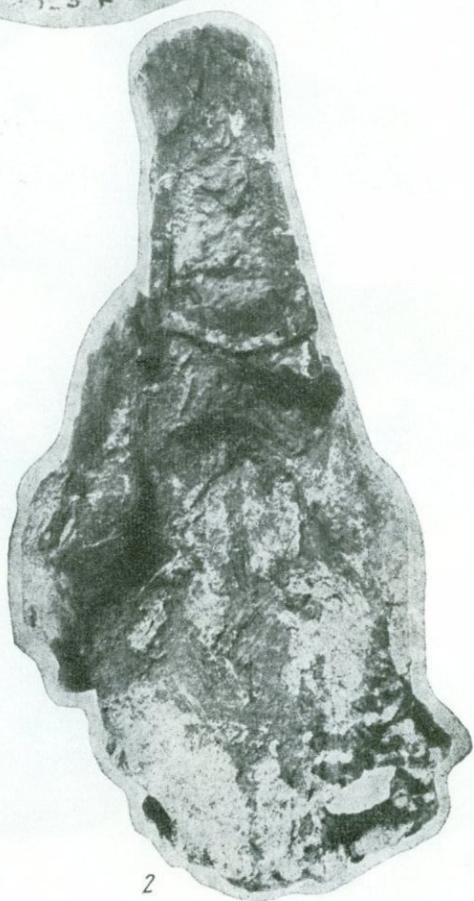
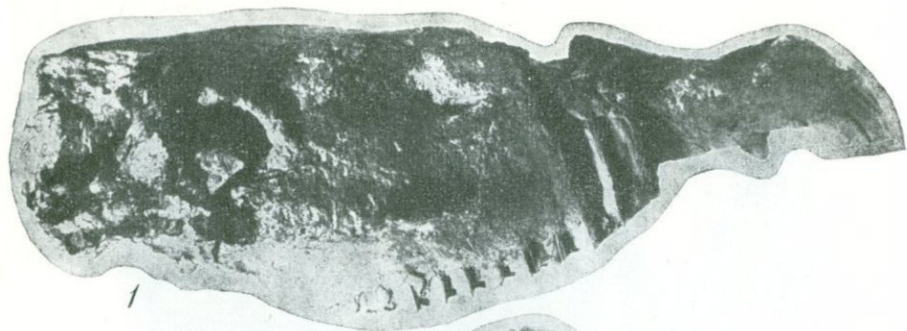


Таблица XVIII. *Hipparion crusafonti* Vill.

1 — череп сбоку; 2 — череп сверху

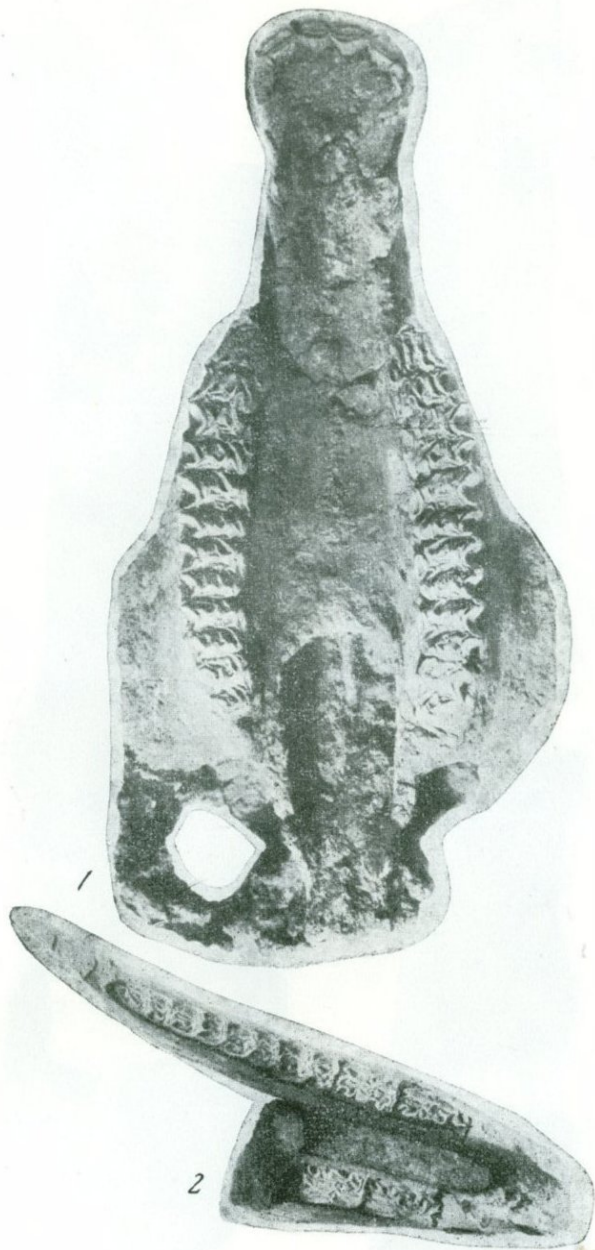


Таблица XIX. *Hipparion crusafonti* Vill.

1 — череп снизу; 2 — нижняя челюсть

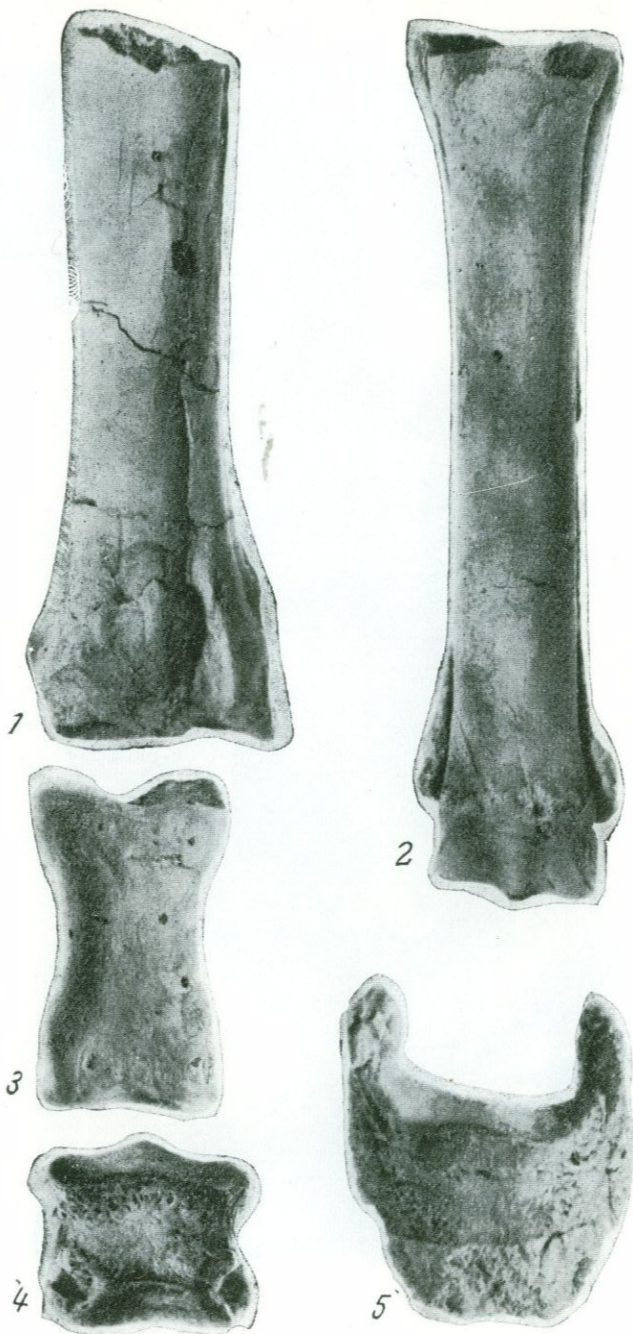
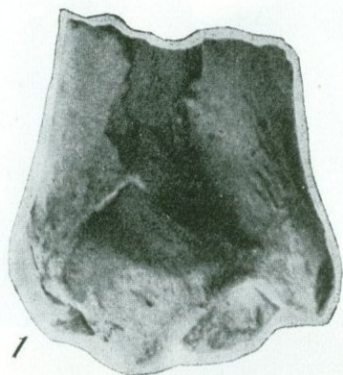


Таблица XX. *Hipparion crusafonti* Vill.

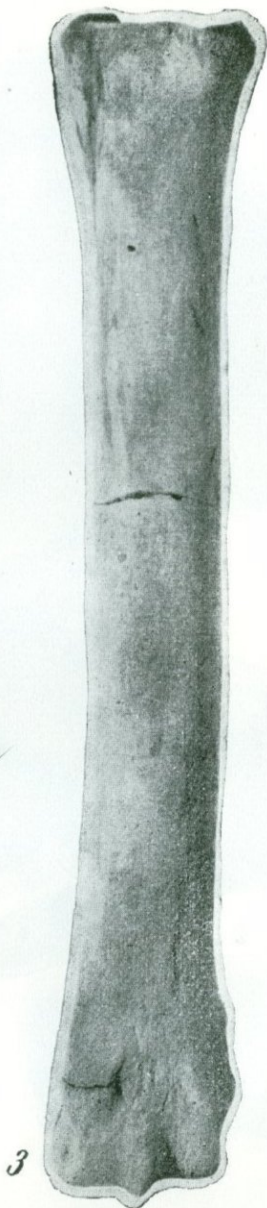
1 — дистальный конец лучевой кости; 2 — третья пястная кость с боковыми метаподиями; 3 — первая фаланга; 4 — вторая фаланга; 5 — копытная фаланга



1



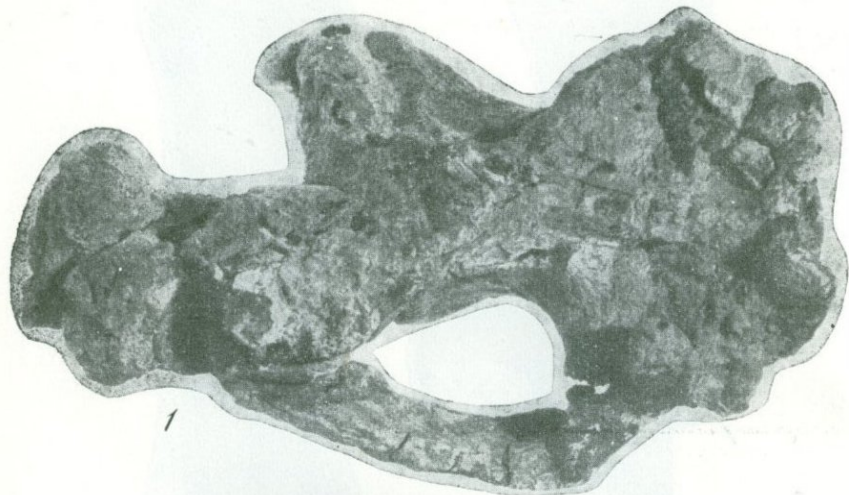
2



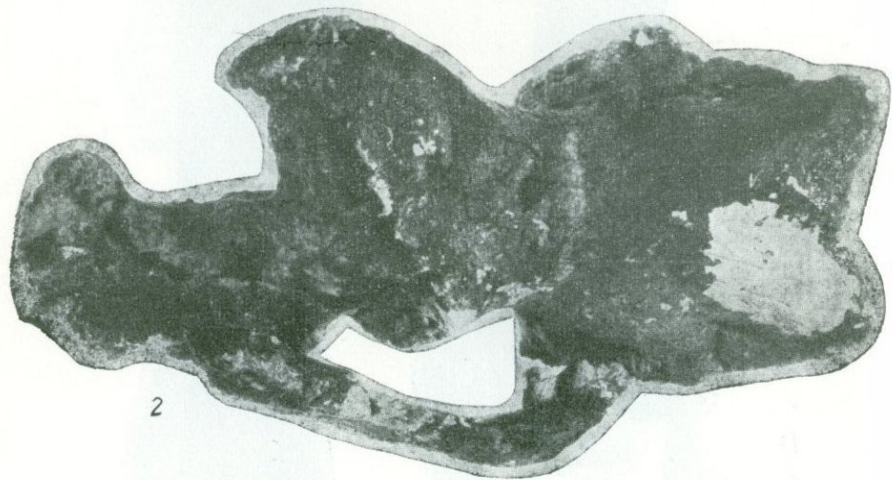
3

Т а б л и ц а XX I. *Hipparion crusafonti* Vill.

1 — дистальный конец большой берцовой кости; 2 — таранная кость; 3 — третья плюсневая кость



1



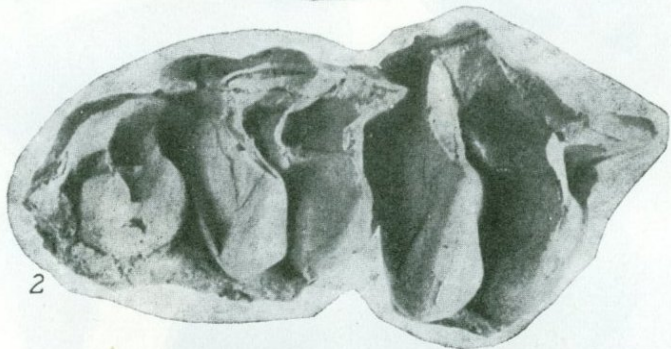
2

Таблица XXII. *Dicerorhinus megarhinus* (Christol.)

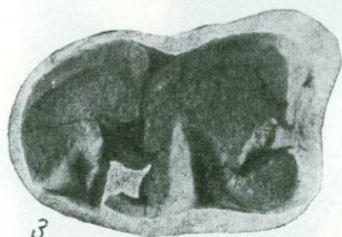
1 — череп снизу; 2 — череп сверху



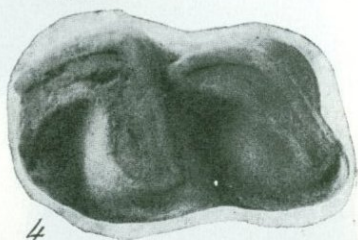
1



2



3



4

Таблица XXIII. *Dicerorhinus megarhinus* (Christol.)

1 — M², M³; 2 — Pd² — Pd⁴; 3 — M₁; 4 — M₂



Таблица XXIV. *Dicerorhinus megarhinus* (Christol.)

1 — ладьевидная кость; 2 — полулунная кость; 3 — трапецевидная кость; 4 — большая кость запястья; 5 — трехгранная кость; 6 — крючковатая кость



Таблица XXV. *Dicerorhinus megarhinus* (Christol.)

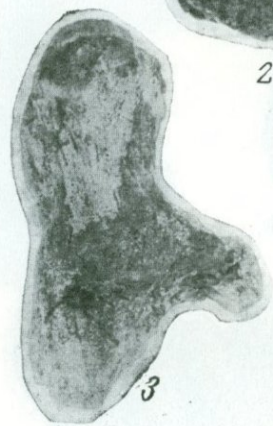
1 — локтевая кость; 2 — вторая пястная кость; 3 — третья пястная кость; 4 — первая фаланга третьего пальца



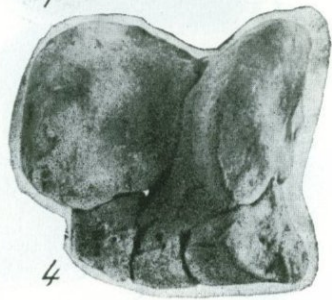
1



2



3



4

Таблица XXVI. *Dicerorhinus megarhinus* (Christol.)

1 — большая берцовая кость; 2 — третья плюсовая кость; 3 — пяточная кость;
4 — таранная кость

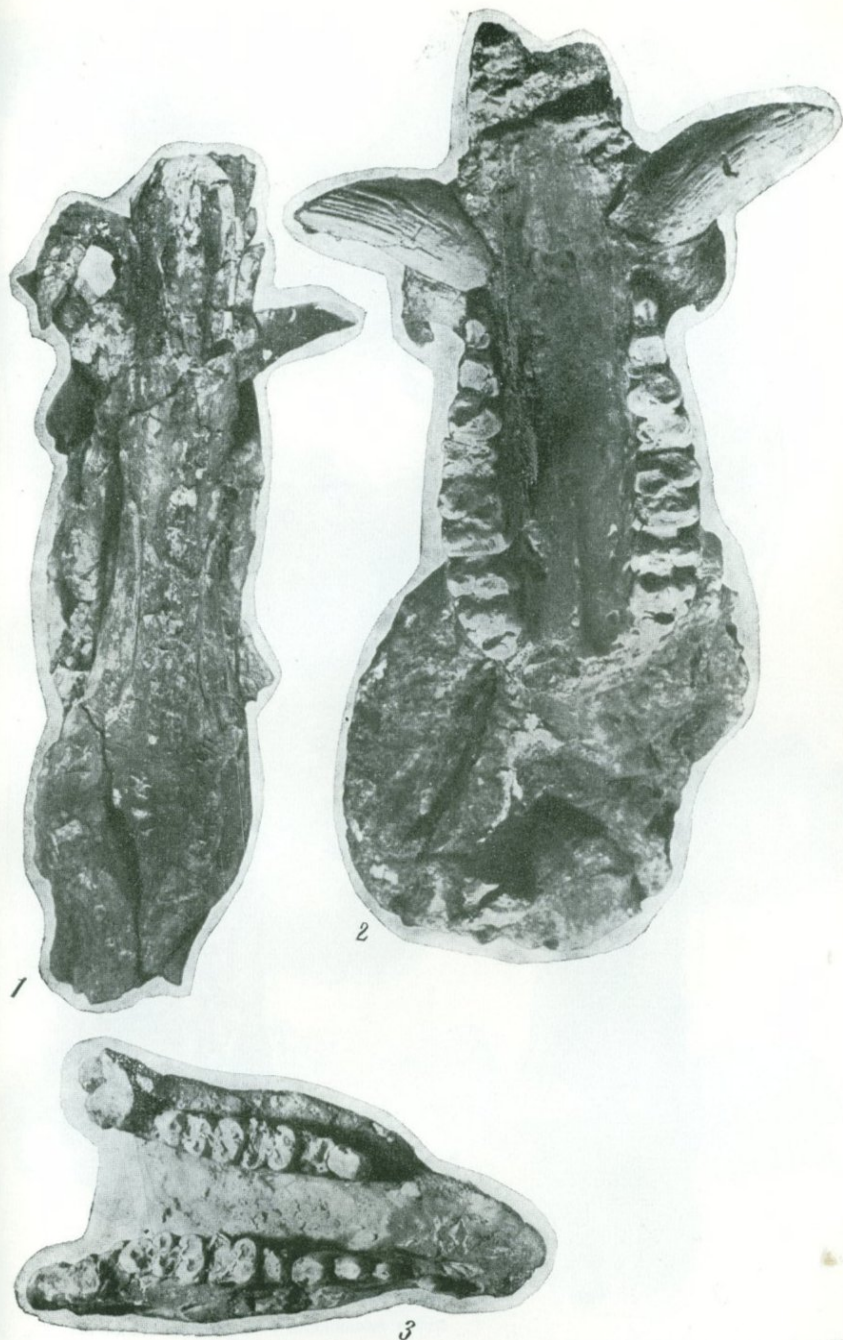


Таблица XXVII. *Prototamochœrus provincialis* (Gerv.)

1 — череп сверху; 2 — череп снизу; 3 — нижняя челюсть



Таблица XXVIII. *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.)

1 — нижняя челюсть молодой особи; 2 — нижний клык; 3 — третья пястная кость;
4 — дистальный конец плечевой кости; 5 — дистальный конец большой берцовой кости



Таблица XXIX. *Eucladoceros* sp.

1 — фрагмент черепа; 2 — плюсневая кость

Pseudalces sp.

— фрагмент черепа сверху; 4 — верхние коренные зубы; 5 — нижняя челюсть



Таблица XXX. *Protoryx heinrichi* sp. nov.
1 — череп сбоку; 2 — череп сверху; 3 — череп снизу



Таблица XXXI. *Protoryx heinrichi* sp. nov.

1 — роговой стержень

Oryx sp.

2 — фрагмент черепа

Procarpeolus sp.

3 — роговой стержень



Таблица XXXII. *Gazella postmitilini* sp. nov.

1 — череп спереди; 2 — череп сзади; 3 — верхние коренные зубы; 4 — нижние коренные зубы

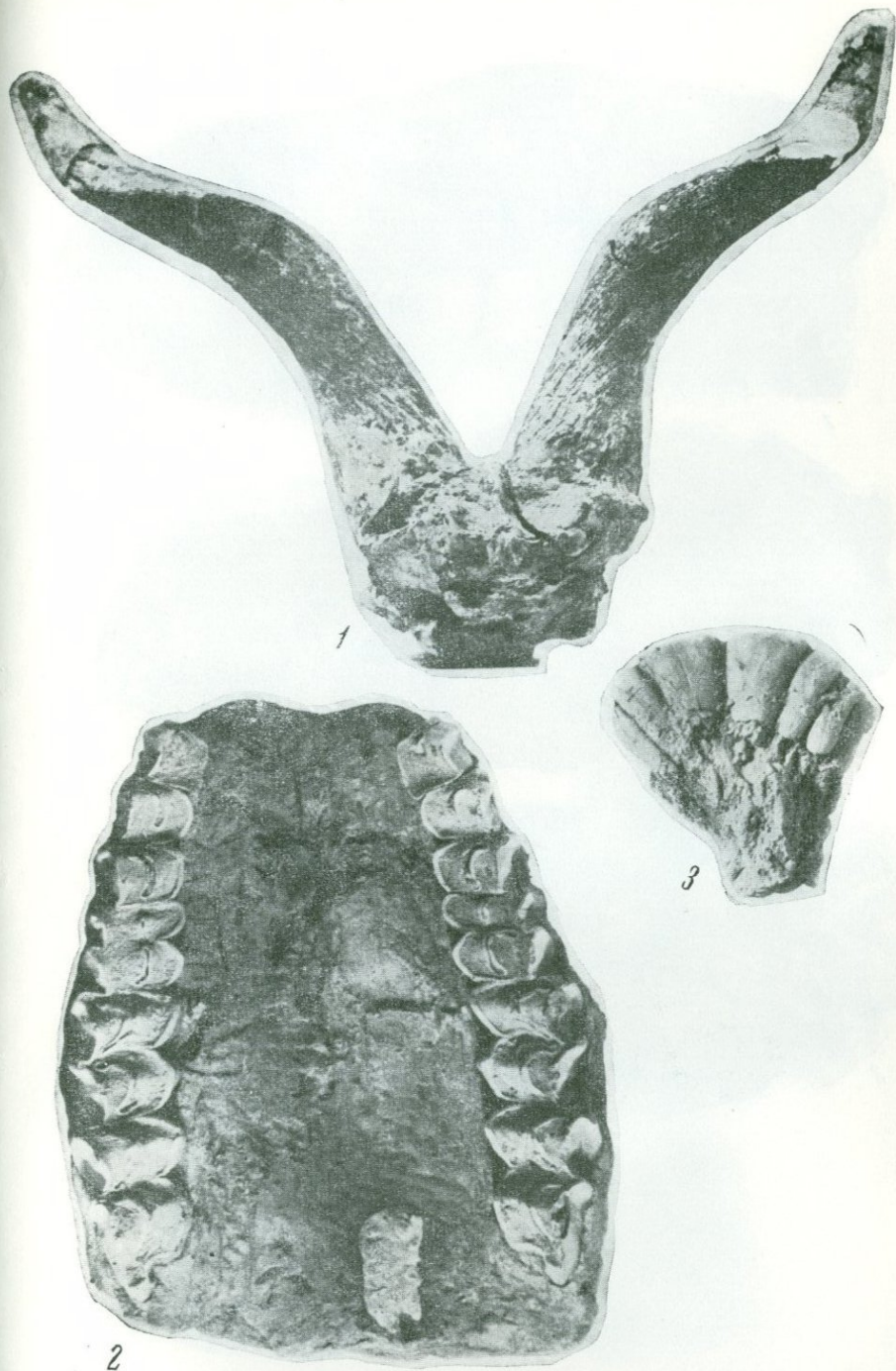
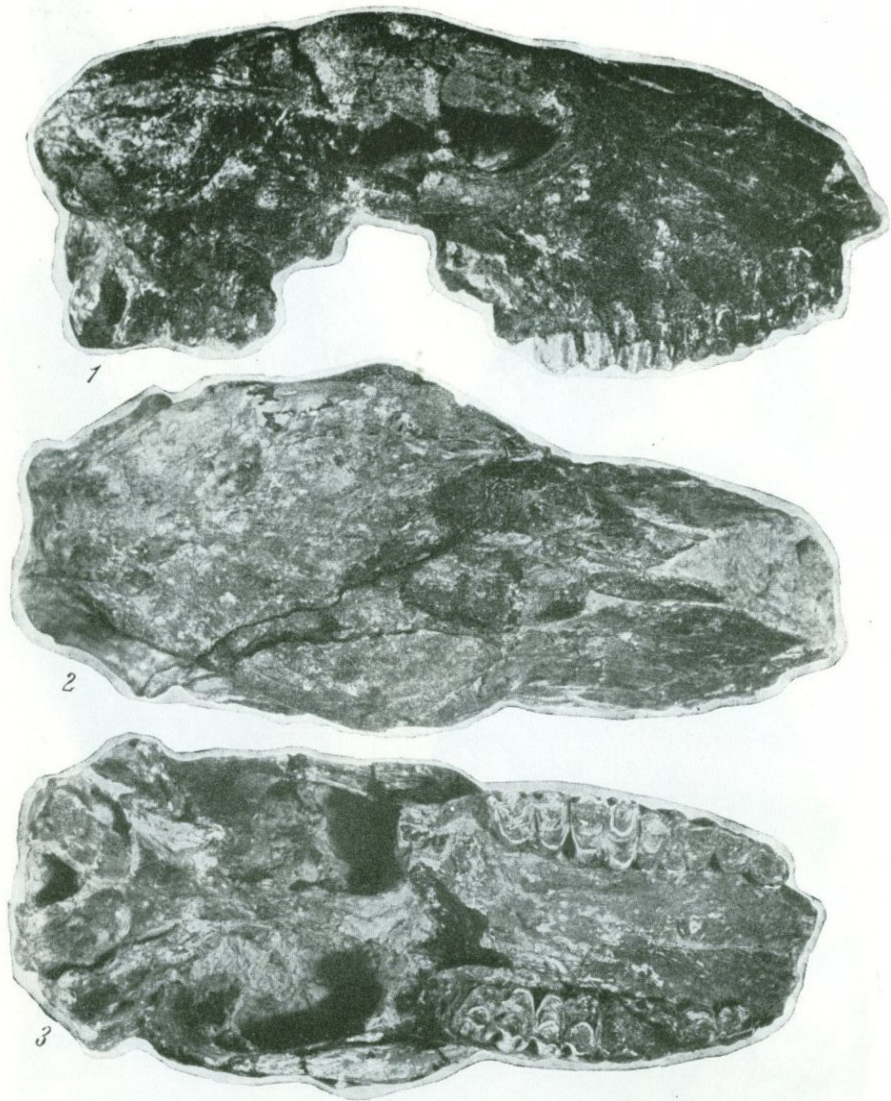


Таблица XXXIII. *Parastrepsiceros sokolovi* Vek.

1 — фрагмент черепа с роговыми стержнями; 2 — верхние коренные зубы; 3 — нижние резцы спереди



Т а б л и ц а XXXIV. *Ioribos aceros* gen. et sp. nov.

1 — череп сбоку; 2 — череп сверху; 3 — череп снизу

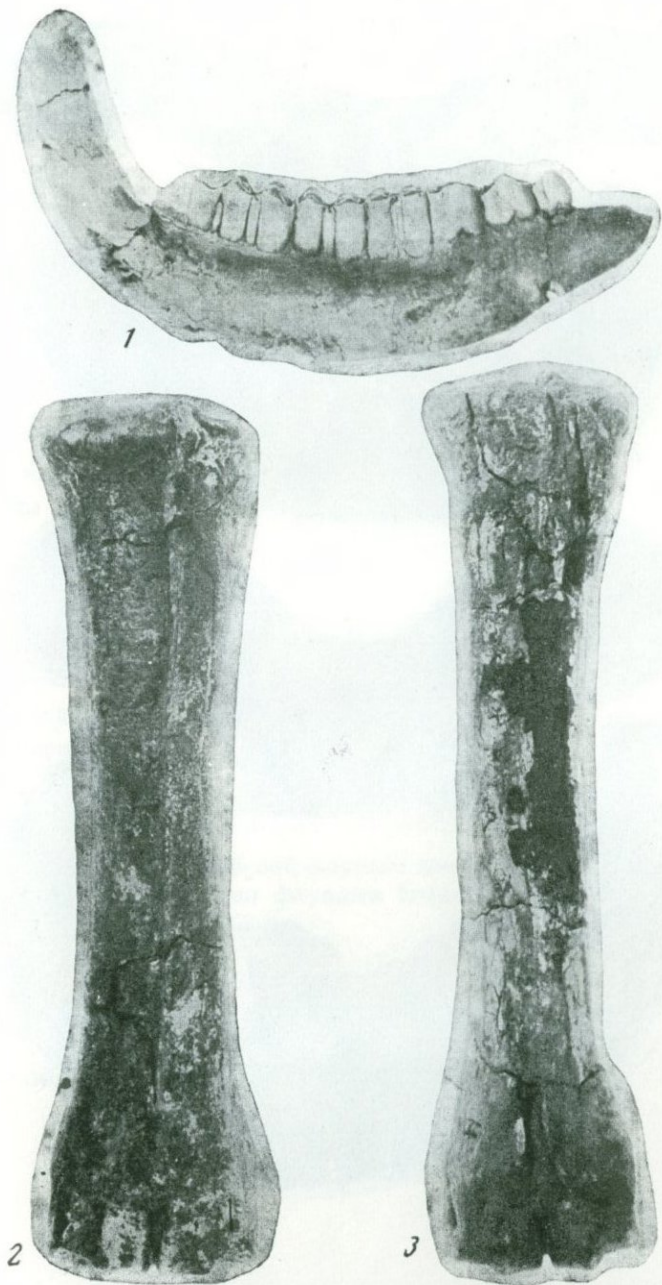


Таблица XXXV. *Ioribos aceros* gen. et sp. nov.

1 — нижняя челюсть; 2 — пястная кость; 3 — плюсневая кость

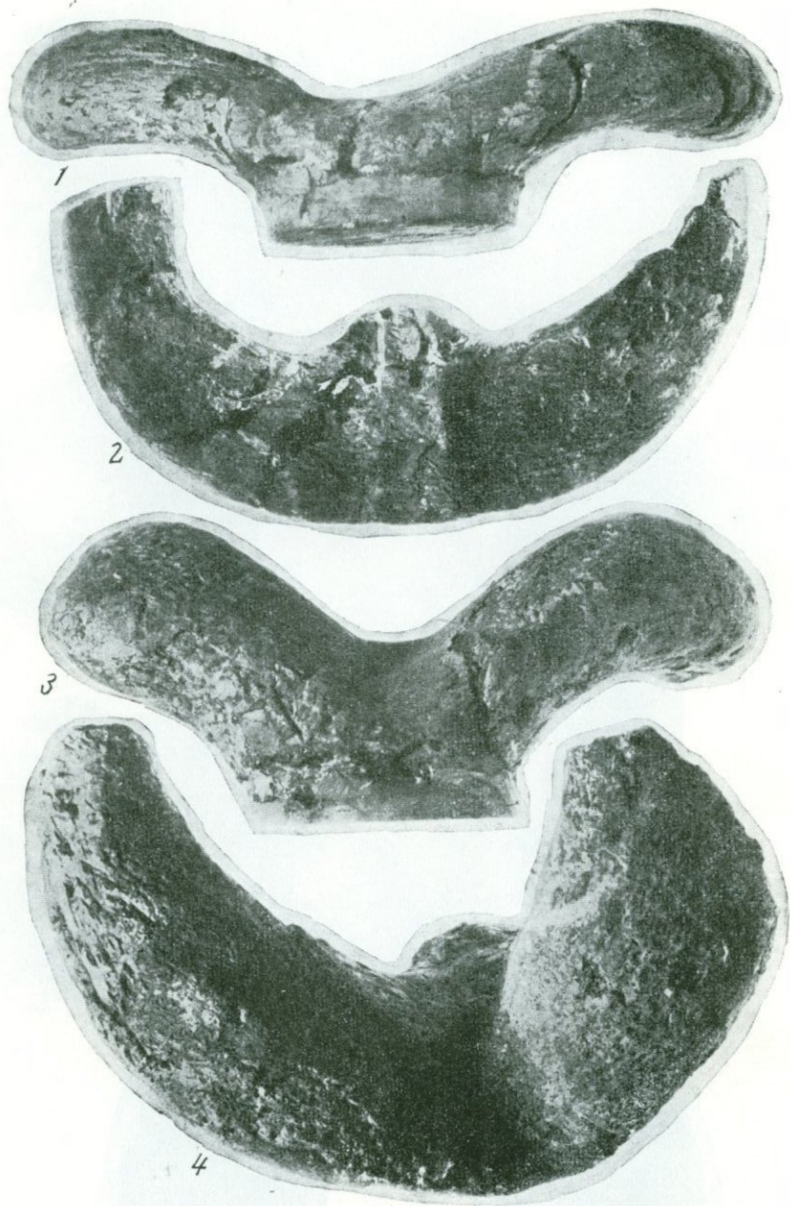


Таблица XXXVI. *Eosyncerus ivericus* gen. et sp. nov.
1, 3 — роговые стержни спереди; 2, 4 — роговые стержни сверху

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Геологические условия местонахождения ископаемых позвоночных Квабеби	7
Описание фауны	17
Пресмыкающиеся	17
Птицы	19
Млекопитающие	41
Хищные	41
Грызуны	93
Даманы	96
Хоботные	113
Непарнопалые	124
Парнопалые	182
Экологическая характеристика квабебских позвоночных	290
Сопоставление квабебской фауны с позднеCRETИЧНЫМИ и раннечетвертичными фаунами Евразии и Африки	300
Заключение	333
Литература	339
Резюме на английском языке	351
Таблицы I—XXXVI	353

Абесалом Капитонович Векуа

Квабебская фауна акчагыльских позвоночных

Утверждено к печати
Институтом палеобиологии
Академии наук Грузинской ССР

Редактор **О. Г. Никитина**
Редактор издательства **Е. В. Тихомирова**
Художник **Н. Н. Власик**
Художественный редактор **С. А. Литвак**
Художественно-технический редактор **А. П. Гусева**

Сдано в набор 5/1 72 г. Подписано к печати 29/III 72 г.

Формат 60×90^{1/16} Бумага № 2

Усл. печ. л. 24,5 Уч.-изд. л. 24,5

Тираж 2100 экз. Т-05024. Зак. 31

Цена 2 р. 69 к.

2 p. 69 10

441



ՆԱԽԱՆԵԼՆԵՐԻ ՄԱՐԿԱ