

на правах рукописи



РАНДЖАН Пранав Баншидхар

**БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ КОРРЕЛЯЦИЯ ПЛИО-ПЛЕЙСТОЦЕНА
ЮГА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И ВЕРХНЕГО СИВАЛИКА ИНДИИ ПО
ФАУНЕ ХОБОТНЫХ (СЕМЕЙСТВО ELEPHANTIDAE)**

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата геолого-минералогических наук

Москва, 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. История изучения плио-плейстоценовых слонов юга Восточной Европы и Верхнего Сивалика Индии.....	8
Глава 2. Материал и методика изучения.....	20
Глава 3. Морфология ископаемых слонов.....	31
Глава 4. Опорные разрезы плиоцен-четвертичных отложений, охарактеризованные ископаемыми остатками слонов сем. Elephantidae.....	40
Глава 5. Исследование микроструктуры бивней южных слонов (<i>Archidiskodon meridionalis</i>).....	66
Глава 6. Исследование микроструктуры эмали зубов южного слона (<i>Archidiskodon meridionalis</i>).....	70
Глава 7. Биостратиграфическое значение ископаемых хоботных юга Восточной Европы и области распространения Верхнего Сивалика.....	76
Глава 8. Различия морфологии и скорости эволюции зубов <i>Archidiskodon</i> и <i>Elephas</i>	94
Глава 9. Систематическая часть.....	99
Заключение.....	123
Список публикаций по теме диссертации.....	125
Список литературы.....	127
Приложение I.....	145
Приложение II.....	159

Введение

Актуальность работы

Биостратиграфия, основанная на эволюционных изменениях млекопитающих, является одним из наиболее важных инструментов для зонального разделения и корреляции плио-плейстоценовых континентальных отложений. Особое значение представляет биостратиграфический анализ, основанный на изучении филогении отряда хоботных, выступающих важным биомаркером (биостратиграфическим индикатором) плио-плейстоцена Евразии. Первое появление семейства Elephantidae на юге Восточной Европы и на Индийском субконтиненте произошло в позднем плиоцене (Agarwal et al., 1993; Obada, 2010; Титов и др., 2023), после чего его представители широко расселились по всей Евразии, и стали влиять на экологию регионов, в которых они обитали. В настоящей работе рассмотрена эволюция трех родов семейства Elephantidae на основе морфологии их зубов.

Биостратиграфия плио-плейстоценовых отложений юга Восточной Европы по млекопитающим изучается на протяжении всего XX века. Во многих местонахождениях этого региона были обнаружены различные остатки хоботных, которые легли в основу первых фаунистических комплексов.

Серия (группа) Сивалик расположена вдоль предгорий южной стороны Гималайского хребта. Их возраст колеблется от 18,3 до 0,22 млн лет (Johnson et al., 1985; Ranga Rao et al., 1988; Nanda, 2002). Серия Сивалик славится обильными ископаемыми остатками и первоначально была отнесена к подсериям (подгруппы - Нижняя, Средняя, Верхняя) (Pilgrim, 1913) и далее разделена на формации (свита) (Pilgrim, 1934; Бадам, 1977; Nanda, 1997a, 2002). Эти подразделения серии Сивалик и, в частности, подсерии Верхнего Сивалика, основанные на ископаемых млекопитающих, обсуждаются ниже.

В последние десятилетия был накоплен обширный материал по биостратиграфии Верхнего Сивалика Индии, увеличилась зональная детализация, что привело к возрастанию их корреляционного потенциала.

Рассматриваемые регионы как в плио-плейстоцене, так и в настоящее время относятся к разным зоогеографическим провинциям. Прогресс в био- и магнитостратиграфии, в том числе биохронологии млекопитающих, позволил заметно уточнить корреляции региональных стратиграфических подразделений, что нашло отражение в данной работе.

Цель и задачи исследований

Целью данной работы было сопоставление биостратиграфии плио-плейстоцена юга Восточной Европы и Верхнего Сивалика Индии на основе морфологии зубов трех родов семейства Elephantidae.

Для достижения заданной цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить плио-плейстоценовые отложения юга Восточной Европы в опорных разрезах и проанализировать характеризующие их комплексы слонов.
2. Проанализировать с литературными данными по плио-плейстоценовым отложениям Верхнего Сивалика Индии и анализ различных биостратиграфических интервальных зон.
3. Изучить микроструктуру бивней южного слона (род *Archidiskodon*) для таксономического анализа.
4. Изучить микроструктуру эмали щечных зубов южного слона (род *Archidiskodon*) для филогенетического анализа.
5. Провести измерение и морфологическое сравнение эволюционных особенностей щечных зубов представителей трех родов семейства Elephantidae с юга Восточной Европы и Индийского субконтинента.
6. Сравнить скорость эволюции зубов слонов родов *Archidiskodon* и *Elephas*.
7. Провести биостратиграфическую корреляцию плио-плейстоцена юга Восточной Европы и Верхнего Сивалика Индии по фауне Elephantidae.

Материал

Материалы для данной работы были собраны в ходе экспедиций 2019–2022 гг. В работе также использованы коллекции, собранные другими исследователями, которые хранятся в Лаборатории стратиграфии четвертичного периода ГИН РАН, Государственного геологического музея им. В.И. Вернадского РАН (ГГМ РАН) и Азовского историко-археологического и палеонтологического музея-заповедника (АМЗ).

Коллекции ископаемых слонов из Верхнего Сивалика, использованные в работе, собирались с начала 20-го века разными исследователями и хранятся в Геологическом музее Пенджабского университета (Индия) (PU).

Все использованные материалы были собраны из различных плио-плейстоценовых местонахождений России и Индии. Всего исследовано 5 челюстей, 92 зуба из них 56 верхних и 36 нижних, 14 образцов эмали и несколько фрагменты бивней. Две зубные пластины с эмалью и несколько фрагментов бивней были собраны в местонахождении Пекеджик, Восточная Турция, во время полевых работ в 2021–2022 гг.

Практическая ценность работы

Фрагменты бивней являются наиболее доступными ископаемыми образцами. Микроструктурный анализ особенностей бивней помог подтвердить идею о том, что даже обломок бивня можно использовать для таксономической идентификации. Микроструктура эмали щечных зубов является очень важным инструментом для филогенетического анализа. Поскольку эмаль самая твердая ткань в организме млекопитающего, она лучше всего сохраняется в палеонтологической летописи, а ее анализ очень важен для реконструкции условий среды и палеодиеты, в которой обитало животное. Детальное изучение фауны Elephantidae важно для биостратиграфической корреляции отдаленных регионов, в частности плио-плейстоценовых комплексов юга Восточной Европы и одновозрастных отложений Верхнего Сивалика в Индии.

Научная новизна работы

Впервые был проведен микроструктурный анализ особенностей бивня южного слона. Это исследование показало, что морфология фрагментов бивня, в том числе и их изолированных фрагментов, могут быть использованы для таксономической идентификации до родового уровня.

Впервые проведен микроструктурный анализ эмали щечных зубов южного слона. Были измерены и собраны данные о внутренней призматической структуре и толщине внутренних слоев эмали разных подвидов южного слона, которые подтвердили идею использования микроструктур эмали для филогенетического изучения даже на подвидовом уровне.

Используя обзор литературы и лично собранные данные, автор провел морфологическое сравнение эволюционных особенностей зубов линий *Archidiskodon*, *Elephas* и *Palaeoloxodon* и сравнил скорость эволюции зубов *Archidiskodon* и *Elephas*. С момента установления биостратиграфических интервальных зон для Верхнего Сивалика Индии автор провел первую детальную биостратиграфическую корреляцию с плио-плейстоценом юга Восточной Европы. В работе также обсуждаются пути возможных

миграций этих слонов между Африкой и Евразией, а также между югом Восточной Европы и Индийским субконтинентом.

Основные защищаемые положения:

1. Изученные микроструктурные особенности бивня южного слона (углы Шрегера, длина волны, тип узора Шрегера) позволяют проводить надежную таксономическую идентификацию бивней, в том числе их изолированных фрагментов, до родового уровня.
2. На основе анализа микроструктуры эмали щечных зубов южного слона было показано, что разницу в толщине внутренних слоев эмали можно использовать для различения четырех подвидов южного слона. Это подтверждает возможность использования эмали в качестве инструмента для филогенетического исследования до уровня подвида.
3. Сравнительное изучение зубов 10 таксонов слонов, представляющих роды *Archidiskodon* с юга Восточной Европы, *Elephas* из Верхнего Сивалика Индии и *Palaeoloxodon* из обоих регионов, показывает различия в эволюции признаков зубной системы в плиоцене и раннем плейстоцене. Выявлена более быстрая эволюция южных слонов *Archidiskodon*, по сравнению со слонами рода *Elephas*. Эти результаты отражают различия в динамике трансформации ландшафтов и связанных с ними пищевых адаптаций слонов в обоих регионах.
4. На основе сравнения ассоциаций хоботных в их геологическом контексте проведена биостратиграфическая корреляция континентальных отложений плио-плейстоцена юга Восточной Европы и Верхнего Сивалика Индии. Верхнеплиоценовая интервал-зона *E. planifrons* татротской формации Верхнего Сивалика сопоставлена с нижним куяльником и урывским фаунистическим комплексом юга Восточной Европы. Нижнеплейстоценовая интервал-зона *Elephas hysudricus* Пинджорской формаций Верхнего Сивалика параллелируется с верхним куяльником, апшероном, хапровским, псекупским и таманским фаунистическими комплексами юга Восточной Европы.

Публикации и апробация работы

По теме исследований опубликовано 10 работ, в том числе 3 статьи в изданиях из перечня ВАК. Результаты и основные положения диссертационной работы были доложены на «14th Chandigarh Science Congress» (Пенджабский университет, Чандигарх, Индия, 2020),

«Палеострат-2021 годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и московского отделения палеонтологического общества при РАН» (Москва, 2021), «LXVII и LXVIII сессии Всероссийского Палеонтологического общества» (Санкт-Петербург, 2021, 2022), «XVII научная школа молодых ученых-палеонтологов» (Москва, 2021), «VIII International Conference on Mammoths and their Relatives» (IISc, Бангалор, Индия (Bangalore, India), 2021), «II Всероссийской конференции и школы для молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского» (Москва, 2022), а также на конкурсах молодых ученых ГИН РАН (Москва, 2021, 2022, 2023).

Объем и структура работы

Диссертация состоит из введения, девяти глав, заключения и списка литературы, включающего 229 источников, из них 169 на иностранных языках. Общий объем работы 164 страниц. Приложение содержит 11 фототаблиц, объяснений к ним и 12 таблиц промеров зубов и нижних челюстей.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю А.С. Тесакову и научному консультанту В.В. Титову за деятельное участие, помощь и терпение при подготовке работы. Автор благодарен профессору Р. Патнаику (R. Patnaik), Д. Чаудхари (D. Chaudhary), Р. Кумару (R. Kumar) (факультета геологии Пенджабского университета, Чандигарх, Индия) за помощь в анализе материала из Индии и ценные советы по четвертичной стратиграфии Индии. А.Э. Чушкин и О.Ю. Крицкая любезно предоставили для изучения важный ископаемый материал. П.А. Никольский выполнил огромную работу по рецензированию и редактированию работы, за что автор ему чрезвычайно признателен. Я благодарен П.Д. Фролову за помощь и постоянные полезные советы. А.А. Якимовой, А.В. Сизову и П.П. Никольской за поддержку, советы и помощь в выполнении работы. Я благодарен Н.Л. Вахтиной и администрации ГИН РАН за практическую поддержку и помощь на протяжении последних трех лет. Автор также выражает благодарность Г.И. Тимониной и А.Г. Панасюку за большую помощь при проведении полевых работ, а также всем сотрудникам Лаборатории стратиграфии четвертичного периода Геологического института РАН за полезные советы и поддержку на протяжении всего периода аспирантуры.

Глава 1. История изучения плио-плейстоценовых слонов юга Восточной Европы и Верхнего Сивалика Индии

Юг Восточной Европы

Позднекайнозойская история юга Восточной Европы довольно хорошо изучена с точки зрения биостратиграфии. Для всех регионов выявлена последовательность фаунистических сообществ. Слоны линии *Archidiskodon-Mammuthus* обычно считаются руководящей группой для континентальных четвертичных фаун (Громов, 1939, 1948; Гарутт, 1986, 1992; Garutt, 1998; Foronova, Zudin, 1999; Lister, Sher, 2015). Слоны появились на юге Восточной Европы в конце плиоцена (~3.2 млн лет) (Obada, 2010; Титов и д., 2023) и широко распространились по всему континенту. За это время они претерпели очень существенные эволюционные изменения, включая укорочение и усиление черепа и нижней челюсти, увеличение гипсодонтии щёчных зубов, увеличение числа эмалевых пластин и истончение эмали. На основании этих изменений Евразийские слоны условно были разделены на три хроноспецифических вида *Archidiskodon meridionalis* (поздний плиоцен-ранний плейстоцен), *Mammuthus trogontherii* (средний плейстоцен) и *Mammuthus primigenius* (поздний плейстоцен) (Lister, Sher, 2001, 2015). Самые ранние миграции слонов из Африки в Евразию, представленные формой *Archidiskodon meridionalis rumanus*, произошли на уровне позднего плиоцена.

Самые ранние исследования южных слонов с юга Европы начались еще в 1825 году, когда Ф. Нести выделил новый вид *Elephas meridionalis* из Италии (Nesti, 1825). В 1885 году Г. Полиг (H. Pohlig) обосновал самостоятельность рода *Archidiskodon*. Род был выделен на основании изучения находок Нести 1825 года и Х. Фальконера и П. Колли 1846 года в Верхнем Вальдарно, Италия, в раннем плейстоцене (Garutt, 1998; Baygusheva, Titov, 2012).

Изучение слонов с юга Восточной Европы активно продолжалось в XX–XXI веках. Историю их исследований можно условно разделить на три этапа. Первым этапом была первая половина XX века, когда проводились многочисленные исследования на юге Восточной Европы, что привело к накоплению палеонтологических материалов, в том числе и по слонам. Второй этап охватывает вторую половину XX века, когда, на основе предыдущих работ и при изучении массовых материалов, появилось много новых исследовательских и обобщающих работ. Все плио-плейстоценовые региональные биостратиграфические подразделения Восточной Европы с использованием хроновидов линии *Archidiskodon-Mammuthus* были сформулированы в XX веке. Третий этап –

современный и включает в себя изучение слонов в XXI веке с использованием целого ряда аналитических методов.

1.1 Первый этап

Первый этап изучения охватывает период с 1900 по 1950 года. С ним связаны работы М.В. Павловой (1916, 1924, 1925), И.П. Хоменко (1913), А.Н. Рябинина (1917), С. Стефанеску (Stefanescu, 1924), Е.И. Беляевой (1925, 1933, 1936), В.С. Слodgeвича (1930), В.В. Богачева (1939), В.И. Громова (1939; 1948) и других.

На начальном этапе изучения ископаемые материалы, принадлежащие слонам, были предварительно распределены по разным родам и видам. Самый древний европейский таксон *Archidiskodon meridionalis* был описан из Румынии как *Elephas rumanus* (Stefanescu, 1924). Первые остатки хоботных с юго–востока европейской России были собраны И.М. Губкиным (Губкин, 1914) и изучены М.В. Павловой (Павлова, 1924) из района Таманского полуострова вместе с другими мелкими и крупными ископаемыми млекопитающими.

В первой половине первого этапа И.П. Хоменко, А.А. Борисьяк, В.В. Богачев, Е.И. Беляева изучили ископаемые остатки слонов из юго-восточной европейской части СССР, особенно из района Таманского полуострова (Беляева, 1925, 1933; Богачев, 1939) вида *Archidiskodon meridionalis* и отнесли их к родам *Elephas* или *Mammuthus*. Измерения зубов, выполненные Е.И. Беляевой в 1925 году (Беляева, 1925), создали впечатление, что этот материал относится к *Mammuthus trogontherii*.

Находки В.В. Богачева в районе Хапры (окрестности г. Ростов-на-Дону) в 1925 году, впоследствии исследованные В.И. Грозовым в 1933 году (Громов, 1948), дали основание предположить, что ископаемый материал из Приазовья похож на южного слона *Archidiskodon meridionalis*.

На первом этапе, на основании богатых находок ископаемых остатков и необходимости решения общих вопросов стратиграфии, исследователи выделили фаунистические комплексы. Определенные критерии были выработаны для выделения фаунистического комплекса:

1. свидетельство одновременного существования определенной группы разных видов животных;
2. установление относительной временной последовательности выявленных фаунистических комплексов на одной территории
3. определение геологического возраста каждого комплекса.

Первоначальные работы проводились Геологическим институтом Академии наук, Четвертичной комиссией Академии наук, Советским отделением INQUA в 1932. Комплексы млекопитающих, выделенные В.И. Громовым (1939, 1948), продолжают оставаться инструментом высокоразрешающей биостратиграфии континентальных отложений Восточной Европы и Западной Азии (Вангенгейм, Тесаков, 2008). Фауны и фаунистические элементы урывского, хапровского, псекупского, таманского, тираспольского, хазарского и верхнепалеолитического (мамонтowego) комплексов надежно выделяются в разных районах Евразии (Громов, 1939, 1948; Лебедева, 1963, 1972; Алексеева, 1965, 1977; Вангенгейм, 1982; Baygusheva, Titov, 2012; Тесаков, 2004; Титов, 2008; и др.). Эти семь комплексов легли в основу всех дальнейших исследований фаунистической истории юга Восточной Европы.

1.2 Второй этап

Вторая половина XX века была наиболее важным этапом для понимания разнообразия и стратиграфического распространения четвертичных слонов. Наряду с выявлением значимых морфологических признаков, которые различают рода и виды слонов, активно проводились стратиграфические широкомасштабные исследования территории юга Восточной Европы. Многие подвиды *Archidiskodon meridionalis* были выделены в это время.

С этим периодом связаны работы Н.И. Бурчак-Абрамовича (1951), Н.М. Шерстюкова (1954), И.А. Дуброво (1960, 1963, 1964; Dubrovo, 1977), В.Е. Гарутта (Гарутт, 1964; Гарутт, Форонова 1976; Garutt et al., 1977), Л.И. Алексеевой (1964, 1965, 1977), Е. Агирре (Aguirre, 1969), Н.А. Лебедева (1972), В. Мальо (Maglio, 1973), Л.П. Александрова (1976), В.С. Байгушевой (1977), Э. А. Вангенгейм (1977; 1982; 1991), И.В. Фороновой (Foronova, Zudin, 1999), А. Аззароли (Azzaroli, 1977), А.В. Шера (Шер и Гарутт, 1985), А. Листера (Lister, Joysey, 1992; Lister 1996) и других.

Некоторые из наиболее важных работ, касающихся понимания слонов, произошли во второй половине 20-го века, поскольку было проведено больше полевых работ и исследовано больше ископаемых образцов. Было выделено несколько подвидов слонов *A. meridionalis* и предложены эволюционные схемы И.А. Дуброво, В.Е. Гарутт, В.С. Байгушева (Дуброво, 1963, 1964; Garutt et al., 1977; Байгушева, 1971, 1976).

Научные общения, выполненные Е. Агирре (Aguirre, 1969) и В. Мальо (Maglio, 1973), и работы, опубликованные И.А. Дуброво (Дуброво, 1964) в начале второго этапа, послужили основой для понимания морфологического сходства, различий и анатомических

эволюционных тенденций у слонов. Методология, применяемая сегодня каждым исследователем для изучения, измерения и описания черепа, челюсти и зуба слона, в первую очередь основана на их работах. Позже, основываясь на работах В. Мальо, В.Е. Гарутт и И.В. Форонова (1976), А.В. Шер и В.Е. Гарутт (1985), А. Листер (Lister, Joysey, 1992) также внесли вклад в методику измерения зубов слона, определения абсолютной и относительной частоты пластин. Это помогло выявить разницу строения зубов различных родов и видов слонов.

Во второй половине 20 века велись споры относительно валидности рода *Archidiskodon*. Эта тема подробно рассмотрена в систематической части.

В.Е. Гарутт, Л.И. Алексеева и В.С. Байгушева активно работали над изучением ископаемых остатков слонов юга Европейской России. В.Е. Гарутт и Л.И. Алексеева работали с остатками слонов из местонахождения Хапры (Гарутт и Алексеева, 1964). При раскопках в Хапрах ими был найден неполный череп молодого слона с зубами. На основании изучения этого черепа в 1964 г. слон хапровского фаунистического комплекса был выделен как самостоятельный вид *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexeeva (Гарутт, Алексеева, 1964). На основании измерений черепа они пришли к выводу, что все ископаемые остатки слонов из хапровского фаунистического комплекса принадлежат к роду *Archidiskodon*. Позже И.А. Дуброво (Dubrovo, 1977) и другие сравнивали измерения и морфологические различия зубов и черепов, выполненные В.Е. Гаруттом и Л.И. Алексеевой (1964) с типичными видами номинативной формы *Archidiskodon meridionalis* из Италии. Ими отмечалось, что большинство измерений попадали в пределы изменчивости итальянских находок. На основании этих выводов *Archidiskodon gromovi* как самостоятельный вид был отвергнут и в конечном итоге принят как подвид *Archidiskodon meridionalis gromovi* (Garutt et Alexeeva, 1965) (Garutt et al., 1977; Dubrovo, 1977; Габуня, Дуброво, 1990).

В 1964 г. И.А. Дуброво выделила подвид южного слона *Archidiskodon meridionalis tamanensis*. Подвид был описан на основании находок из местонахождения Синяя Балка (Таманский полуостров) (Дуброво, 1964).

Опираясь на накопленные обширные материалы по комплексам плио-плейстоцена в первой половине XX века В.И. Громовым (1939, 1948), во второй половине XX века Н.А. Лебедева (1972), Л.П. Александрова (1976), Э. А. Вангенгейм (Вангенгейм, Зажигин, 1982) продолжили биостратиграфическое изучение плио-плейстоценовых отложений на юге

Восточной Европы и в Западной Азии. Большое количество новых находок и более совершенные методы датирования обеспечили прогресс в изучении древних слонов.

Ко концу второго этапа относится работа И.В. Фороновой и А.Н. Зудина, в которой они разработали статистический популяционный подход для изучения филогении, происхождения и вымирания слонов. Это повысило информативность и позволило графически представить большое количество данных. Эволюционные и адаптивные изменения линии слонов происходили в различной экологической обстановке в течение четвертичного периода, и в этой методологии использовалась многомерная модель, основанная на особенностях зубов, чтобы продемонстрировать эти изменения в форме адаптивных пиков и депрессий (Foronova, Zudin, 1999).

При изучении четвертичных слонов с юга Восточной Европы филогенетическая линия *Archidiskodon-Mammuthus* всегда была предметом дискуссии. Многие исследователи придерживались точки зрения, что *Archidiskodon* – отдельный род (Дуброво, 1964; Garutt et al., 1977; Dubrovo, 1977; Гарутт, 1992), в то время как другие полагали, что он является частью (синонимом) рода *Mammuthus* (Maglio, 1973; Lister et al., 2005; Palombo, Ferretti, 2005; Lister, Sher, 2015 и др.). В 1998 г. Гарутт (Garutt, 1998) с опорой на многолетнюю работу опубликовал статью, в которой подчеркнул все скелетные и зубные различия между родами *Archidiskodon* и *Mammuthus*.

В.Е. Гарутт отнёс древний вид *Archidiskodon subplanifrons* к новому роду *Protelephas* и оставил более новый и прогрессивный вид *Archidiskodon meridionalis* как часть рода *Archidiskodon* (Гарутт, 1986, 1992; Garutt 1998). Внутри этого рода выделялись следующие виды, сменявшие друг друга на протяжении плио-плейстоцена: *Archidiskodon meridionalis rumanus*, *Archidiskodon meridionalis gromovi*, *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, и *Archidiskodon meridionalis tamanensis* (Гарутт, 1986; Baygusheva, Titov, 2012, см. главы 9).

1.3 Третий этап

Это новейший этап изучения слонов с юга Восточной Европы. С ним связаны работы В.С. Байгушевой (Байгушева, Титов, 2008, 2018; Baygusheva, Titov, 2010, 2012; Baygusheva et al., 2011, 2016), А. Листера (Lister, Sher, 2001, 2015; Lister, Essen, 2003; Lister et al., 2005), В.В. Титова (2001; 2008), М. Капоцца (Capozza, 2001), Е.Н. Мащенко (Maschenko, 2002), Г. Эссена (Essen, 2003), М.П. Ферретти (Ferretti, 2003, 2007), М.Р. Паломбо (Palombo, Ferretti, 2005; Palombo, 2007, 2017), Н. Солуниаса (Solounias et al., 2010), Ф. Раивалса (Rivals et al., 2014), А. Вирага (Virág, 2012; Virág et al., 2014), Э. Ларраменди (Larramendi, 2016; Larramendi et al., 2017, 2020) и других.

Исследования в этот период были направлены на детализацию знаний о разнообразии и географическом распространении разных таксонов слонов. Кроме того, активно начали использовать новые методы изучения микроструктуры эмали зубов и бивней, особенностей питания (анализ микростирания зубной эмали, изучение стабильных изотопов в остатках и др.) (Capozza, 2001; Solounias et al., 2010). Новое направление исследований, появившееся за последние 20 лет, это изучение патологических аномалий, обнаруженных на ископаемом материале восточноевропейских местонахождений (Kirillova, 2009; Шпанский, 2014; Shvyreva, Titov, 2018). Первоначально такие исследования проводились только на остатках шерстистых мамонтов, позднее исследования охватили и материалы по другим видам древних слонов. Эти работы направлены на понимание аномалий, наблюдаемых в ископаемых образцах (особенно в образцах зубов), таких как дополнительный зуб, скорость выпадения зуба, патологически нарушенная структура жевательной поверхности и т.д., и это, в свою очередь, помогает понять пищевые адаптации слонов и их палеоэкологию (Solounias et al., 2010).

Очень важная работа в отношении подвидов вида *Archidiskodon meridionalis* с юга Восточной Европы в XXI веке была проведена В.С. Байгушевой вместе с другими исследователями. Учитывая уточнённый размах изменчивости признаков черепов, зубов и костей посткраниального скелета у разновозрастных южных слонов и детализацию знаний по конкретным выборкам остатков, была предложена следующая последовательность южных слонов для территории юга Восточной Европы и северного Кавказа: *A. meridionalis rumanus*, *A. m. gromovi*, *A. m. meridionalis*, и *A. m. tamanensis* (Байгушева и др., 2011; Baigusheva, Titov, 2012; Baigusheva et al., 2016).

В это же время начинается активное развитие микроанализа зубной эмали хоботных. Итальянские исследователи М.Р. Паломбо и М.П. Ферретти, наряду с несколькими другими исследователями, первыми провели микроанализ эмали зубов южных слонов из Южной и юга Восточной Европы (Ferretti, 2003; Palombo, Curiel, 2003). Основываясь на работах второй половины 20-го века, они расширили изучение различных форм эмалевых призм и различных слоев эмали. С помощью тонких срезов под сканирующим электронным микроскопом (SEM) и оптическим микроскопом сравнили одинаковые виды из разных местонахождений, а также разные виды в одном местонахождении (Ferretti, 2003; Virág et al., 2014). За последние двадцать лет появился еще один новый тип исследования, основанный на характере износа жевательной поверхности зубов. Исследователи изучали рисунки микро- и мезоизноса, наблюдаемые на жевательной поверхности зубов (Solounias,

Semprebon, 2002; Rivals et al., 2015). Эти новые методики еще широко не применялись на материале по хоботным с юга Восточной Европы.

Еще один новый тип исследования слонов был направлен на анализ бивней. В 90-х годах анализ бивня использовался в судебно-медицинских целях (Espinoza, Mann, 1991, 1993), но с начала 21 века исследователи стали использовать материал бивня для палеонтологического анализа (Trapani, Fisher, 2003; Ábelová, 2008 и др.). Материал бивня можно использовать для оценки возраста, размера и пола, а также для таксономического определения.

Ископаемые слоны, несомненно, представляют собой один из самых сложных примеров эволюции на уровне видов среди позвоночных животных юга Восточной Европы. Усовершенствования методов раскопок, методов датирования, геологической корреляции и использования современных технологий составляют надежную основу текущих исследований.

Верхний Сивалик Индии

Плио-плейстоценовая история Верхнего Сивалика в Индии изучается с начала 1800-х годов. Исследователи раскопали и изучили образцы, начиная от крупных млекопитающих и заканчивая остатками архаичных видов *Homo*. Серия Сивалик известна по серии хороших геологических разрезов в зоне южных предгорий Гималаев на территории Пакистана, Индии, Непала и Мьянмы. В Индии сиваликские отложения хорошо представлены в районе г. Чандигарх, а также во впадине Каревас в районе Джамму.

Ископаемые остатки крупных млекопитающих, и особенно фауна хоботных, хорошо представлены в отложениях сиваликской серии. Хоботные семейства Elephantidae, к которому относятся все современные слоны, мигрировали на Индийский субконтинент из Африки в позднем плиоцене (~3,6 млн лет) (Agarwal et al., 1993). Наиболее распространенными линиями хоботных были виды, принадлежащие к семействам Elephantidae и Stegodontidae. В частности, в позднем плиоцене и раннем плейстоцене доминировали разные виды *Stegodon*, *Anancus* и *Elephas*. К началу среднего плейстоцена слоны семейства Elephantidae приобрели доминирующее положение. В сиваликском регионе в фаунистических ассоциациях начали доминировать виды рода *Elephas*, а в позднем плейстоцене, в постсиваликской фауне доминировал *Palaeoloxodon*. В состав сообществ млекопитающих Верхнего Сивалика входят фаунистические элементы, характерные для Западной, Центральной и юго-Восточной Азии (Nanda, 2002, 2008; Patnaik, Nanda, 2010).

Историю изучения Сиваликской фауны в Индии можно разделить на две части: в первой части преобладали международные исследователи, работавшие в Индии, а работа была связана с большим количеством полевых работ и сбором ископаемого материала. Работа практически не имела геологического и стратиграфического подтекста. Таксономическая идентификация и морфометрический анализ были основным направлением работы с ископаемым материалом; на втором этапе работы после 1900-х годов произошел всплеск палеонтологических работ, разрабатывавших биостратиграфические корреляции и уточнявших стратиграфию региона.

2.1 Первый этап

В 1800-х годах британские геологи и естествоиспытатели, такие как В. Бейкер и Х. Дюран (Baker, Durand, 1836), Х. Фальконер и П. Котли (Falconer, Cautley, 1846), Х. Медликотт (Medlicott, 1879) Р. Лидеккер (Lydekker, 1883, 1886a,b) и С. Миддлмисс (Middlemiss, 1890), были одними из первых исследователей, которые раскопали, изучили и опубликовали материалы из сиваликских отложений. Их работа была важна в том смысле, что они начали каталогизировать ископаемые материалы Сиваликской формации. В их работе еще не проводилось никакого различия между биостратиграфическими, литостратиграфическими и хроностратиграфическими подразделениями, но они заложили принципиальную основу палеонтологической характеристики сиваликских отложений.

2.2 Второй этап

Новые ископаемые находки и применение новых методов датирования позволило детализировать стратиграфическое расчленение сиваликской серии во второй половине 20 века. В практику исследований вошел магнитостратиграфический метод, с помощью которого были охарактеризованы границы различных формаций Сиваликской серии. Трансгрессивность во времени (неодновременность) многих литологических границ, заставила исследователей применить биостратиграфические интервал-зоны, основанные на первых и последних появлениях крупных млекопитающих, которые были привязаны к разрезам в Пакистане и Индии, датированным магнитостратиграфией и тефрохронологией. Новаторская работа в этом вопросе была проделана такими исследователями, как Г. Пилгрим (Pilgrim, 1913, 1934), Д. Вадия (Wadia, 1944), М. Шани и Е. Хан (Sahni, Khan, 1964), С. Трипати (Tripathi, 1968, 1986), Х. Келлер (Keller et al., 1978), Н. Опдайк (Opdyke et al., 1979), Г. Бадам (Бадам, 1977; Badam, 1979), Дж. Барри (Barry et al., 1982; Barry, 1987), С. Чопра (Chopra, 1984), С. Тандон (Tandon et al., 1984), Р. Гаур (Gaur, 1984), Н. Джонсон

(Johnson et al., 1985), А. Ранга Рао (Ranga Rao et al., 1988, 1995), С. Хуссейн (Hussain et al., 1992), Р. Агарвал (Agarwal et al., 1993), А. Нанда (Nanda, 1992, 1997, 2002, 2008).

Основные стратиграфические и палеонтологические исследования сиваликской серии пришлось на XX век. Иностранные исследователи из Европы и Америки доминировали в исследованиях в первой половине 20 века. Г. Пилгрим (Pilgrim, 1913) был первым исследователем, который подразделил сиваликские отложения на более дробные единицы. Первоначально он разделил сиваликские отложения на нижнюю, среднюю и верхнюю подсерии. Затем в 1934 г. на основании ископаемых млекопитающих он подразделил эти три подсерии на семь формаций (свита), или, по терминологии того времени – зон (Pilgrim, 1934).

Таблица 1 – Серия Сивалик разных авторов в 20 веке.

Исследователь	Подсерия Сивалика	Зона	Возраст
Pilgrim (1913, 1934)	Верхний	Валунных конгломератов	Нижний плейстоцен
		Пинджор	Верхний плиоцен
	Средний	Татрот	Средний плиоцен
		Док патан	Нижний плиоцен
	Нижний	Нагри	Верхний миоцен
		Чинджи	Средний миоцен
		Камлиал	Средний миоцен
Matthew (1929), Colbert (1935, 1942)	Верхний	Валунных конгломератов	Нижний плейстоцен
		Пинджор	Нижний плейстоцен
		Татрот	Переходная
	Средний	Док патан	Средний и верхний плиоцен
		Нагри	
	Нижний	Чинджи	Нижний плиоцен
		Камлиал	Верхний миоцен
Pilgrim (1938)	Верхний	Валунных конгломератов	Плейстоцен
		Пинджор	Плиоцен
		Татрот	
	Средний	Док патан	

		Нагри	Миоцен
	Нижний	Чинджи	
		Камлиал	

Первоначальная проблема с этой классификацией заключалась в том, что в ней не было никакого различия между литостратиграфическими, хроностратиграфическими и биостратиграфическими единицами (Nanda, 2002). В настоящее время все исследовательские работы, включая текущую работу, используют классификацию, предложенную Пилгримом, но идея состоит в том, чтобы использовать их в соответствии с современными стратиграфическими кодексами. Поэтому в настоящей работе три подразделения сиваликской серии обозначены как «подсерии», а зоны, основанные на фауне млекопитающих, — как «формация». Пилгрим описал опорные местонахождения для всех формаций Нижнего и Среднего Сивалика, а также для формации Татрот, верхнего Сивалика на плато Потвар в Пакистане. Только типовое местонахождение формации Пинджор он установил в районе города Чандигарх в Индии.

В начале 1920-х годов американский палеонтолог Барнум Браун (Barnum Brown) собрал Индии из сиваликских отложений Индии многочисленные ископаемые остатки, принадлежащие *Elephas planifrons*. В настоящее время они хранятся в Американском музее естественной истории (AMNH) в Нью-Йорке. Эти материалы были тщательно изучены Г. Осборном (Osborn, 1942). В 1929 году американский исследователь В. Мэтью дал подробный обзор сиваликских млекопитающих (Matthew, 1929). Он также рассмотрел материалы, хранящиеся в музеях Индии и Великобритании. Э. Колберт (Colbert, 1935) и Г. Пилгрим каталогизировали многие экземпляры из сиваликских отложений.

Особого упоминания заслуживает работа, сделанная Осборном за его вклад в изучение и понимание отряда хоботных в целом и семейства Elephantidae из сиваликских отложений, в частности. Во втором томе фундаментальной сводки Proboscidea (Osborn, 1942, том 2) он подробно излагает всю информацию по известному к тому времени материалу по хоботным из сиваликских местонаждений. Большая часть материалов хранится в музеях Лондона и Нью-Йорка. Морфологическая работа Осборна, давшая детальную характеристику признаков зубной системы и черепа ископаемого материала по хоботным в первой половине двадцатого века с Индийского субконтинента, задала тон всем дальнейшим исследованиям этой группы. Его работа определила основную систему таксономической дифференциации различных линий хоботных.

В 1964 году Сахни и Хан (Sahni, Khan, 1964) определили отсутствие *Equus* и *Bubalus* в формации татрот и соотнесли ее с верхним плиоценом, а также отметили отсутствие *Hipparion* и *Proamphibos* в формации пинджор и соотнесли ее с нижним плейстоценом. Основываясь на этой и других находок ископаемых млекопитающих, в наше время подсерия Верхнего Сивалика делится на три формации - татрот, пинджор и формацию валунных конгломератов.

Таблица 2 - Серия Сивалик, использованная автором.

В настоящее время и текущая работа	Подсерия	Формация	Возраст
	Верхний	Валунных конгломератов	Средний плейстоцен
		Пинджор	Нижний плейстоцен
		Татрот	Плиоцен
	Средний	Док патан	Верхний миоцен
		Нагри	
	Нижний	Чинджи	Средний миоцен
		Камлиал	

Нижняя граница Сиваликской серии, т.е. нижняя граница Камлиалской формации Нижнего Сивалика, была определена в 18,3 млн лет (Johnson et al., 1985), а верхняя граница Сиваликской серии и т. н. «формации валунных конгломератов» верхнего Сивалика была датирована возрастом 0,22 млн лет (Ranga Rao et al., 1988). Границы различных формаций Сиваликской серии были датированы по тем же принципам.

Современные исследователи предпочитают использовать биостратиграфические интервал–зоны, основанные на первых появлениях крупных млекопитающих, которые были привязаны к разрезам, датированным магнитостратиграфией и тефрохронологией (Barry et al., 1982; Ranga Rao et al., 1988; Hussain et al., 1992; Agarwal et al., 1993; Nanda, 1997a, 2002, 2008). Три группы исследователей под руководством Барри (Barry et al., 1982), Хуссейна (Hussain et al., 1992) и Агарвала (Agarwal et al., 1993) активно работали над определением границ биостратиграфических интервал–зон верхнего Сивалика с использованием магнитостратиграфии, первых появлениях (FAD) крупных млекопитающих.

На современном этапе геологические и палеонтологические исследования в верхнем Сивалике в Индии продолжили индийские исследователи, такие как А. Нанда (Nanda,

Corvinus, 2000; Nanda, 2002, 2007), Р. Патнаик (Patnaik, 2003; Patnaik, Nanda, 2010; Patnaik, 2013, 2016а,б; Patnaik et al., 2019), Р. Сегал (Sehgal et al., 2016), С. Кундал (Kundal et al., 2017, 2019) и многие другие. За последние 20 лет проводится все больше исследований, касающихся палеоэкологии, палеоклиматологии, особенностей пищевой специализации древних млекопитающих. Результаты современных морфологических анализов и образцов коренных зубов и эмали позволили установить, что филетические линии хоботных представляют собой один из самых сложных примеров эволюции среди позвоночных верхнего сивалика. Интересной особенностью современной фауны Индии является сохранение с сиваликского этапа одной линии хоботных — современного индийского слона *Elephas maximus indicus*. Индийские зоологи, такие как Р. Сукумар (Sukumar, 2003), изучают современных слонов Индии и их отношения с человеком.

Глава 2. Материал и методика изучения

Материалы для работы по изучению южного слона были собраны в ходе экспедиций под руководством В.В. Титова (ЮНЦ РАН) в 2019–2020 гг., и экспедициях под руководством А.С. Тесакова в 2021 и 2023 гг. в составе коллектива Лаборатории стратиграфии четвертичного периода Геологического Института (ГИН РАН). В работе также использованы коллекции слонов, собранные другими исследователями, которые хранятся в Лаборатории стратиграфии четвертичного периода ГИН РАН, Государственного геологического музея им. В.И. Вернадского РАН (ГГМ РАН) и Азовского историко-археологического и палеонтологического музея-заповедника (АМЗ).

Две зубные пластины с эмалью и несколько фрагментов бивней были собраны в Пекеджике, Восточная Турция, во время полевых работ в 2021–2022 гг. (Рис. 1).

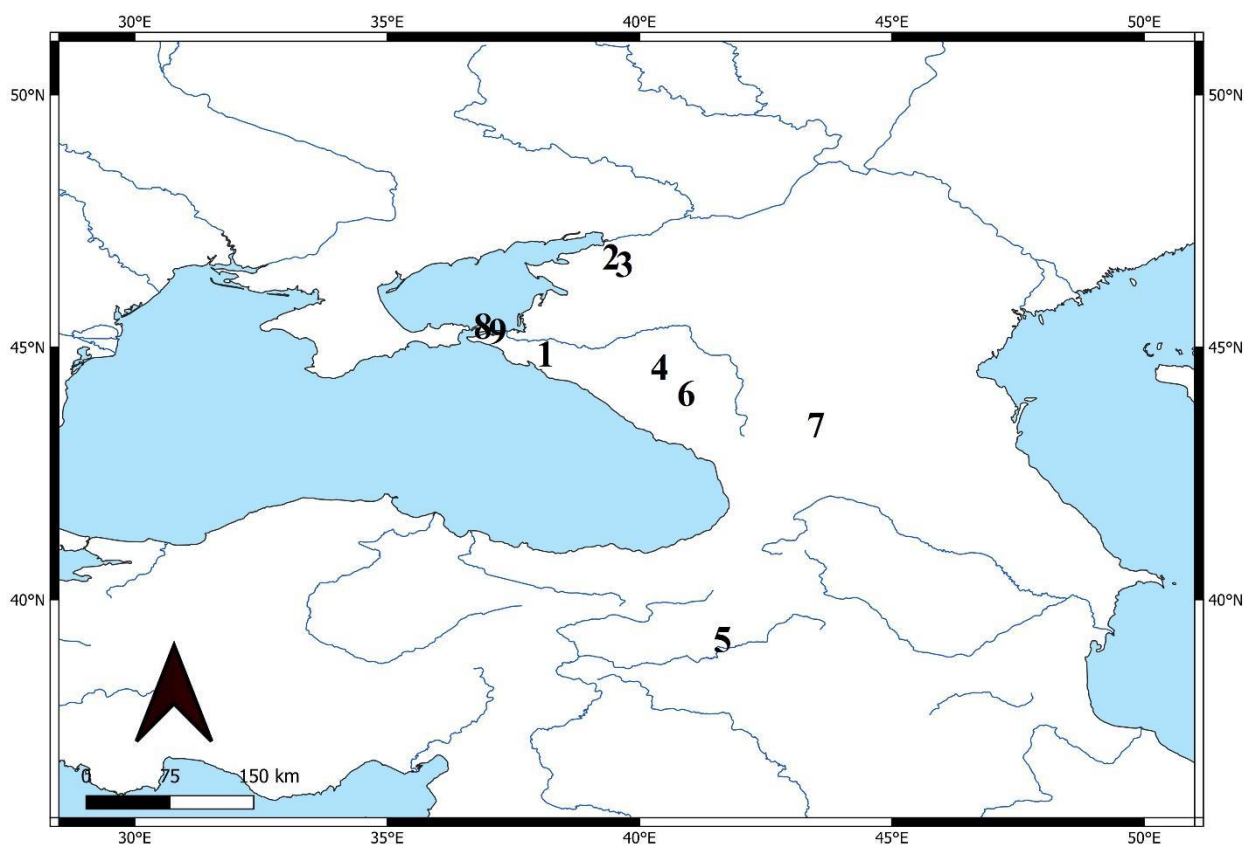


Рис 1: Схема расположения изученных разрезов юга Восточной Европы. 1 - Белореченск; 2 - Хапры; 3 - Ливенцовка; 4 - Сабля; 5 - Пекеджик; 6 - Псекупс; 7 - Георгиевск; 8 - Синяя Балка; 9 - Цымбал

Материалы по слонам из Верхнего Сивалика, использованные в работе, собирались с начала 20-го века разными исследователями и хранятся в Геологическом музее Пенджабского университета (PU) и Американском музее естественной истории (AMNH).

В целом все использованные материалы были собраны из разных местонахождений России и Индии (Рис. 1 и 2). Большинство материалов, использованных в исследованиях, уже были раскопаны из различных плиоценовых и плейстоценовых местонахождений на территории России, континентальной Европы и Индии. В работе использовались нижние челюсти, все 6 генераций зубов, эмали щечных-зубов и фрагменты бивней. Всего исследовано 5 челюстей, 92 зуба из них 56 верхних и 36 нижних, 14 образцов эмали и 3 фрагмента бивней.

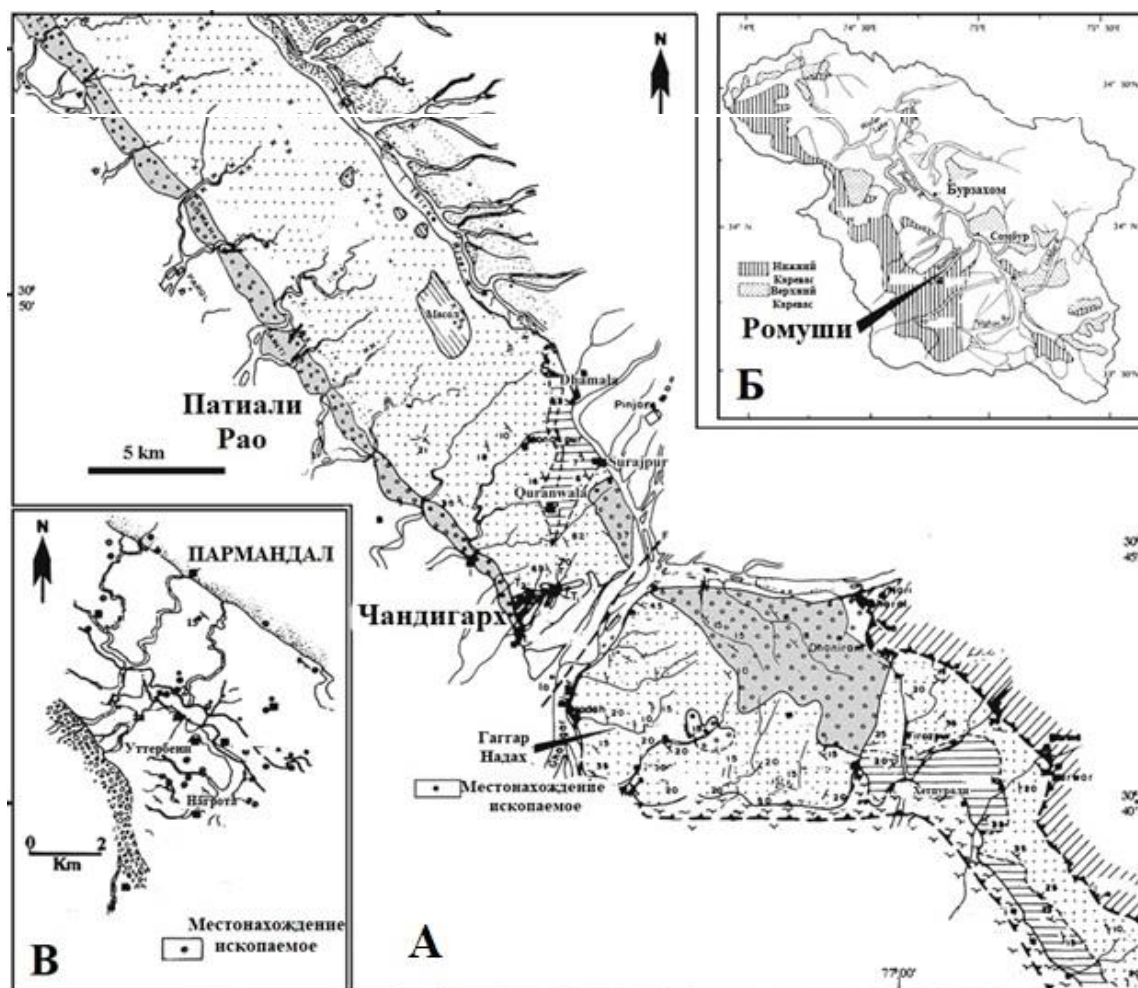


Рис 2: Схема расположения рассматриваемых разрезов Верхнего Сивалика Индии.
А - регион Чандигарха; Б - регион Кашмир; В - регион Дхамму

Для минимизации повреждения материала работы во время экспедиций производились по правилам, принятым в ходе археологических раскопок – расчистка производилась послойно с поддержанием единого уровня слоя на всей площади раскопа. Ввиду плохой сохранности ископаемых остатков и неоднородности вмещающих пород обращалось внимание на отграничение палеонтологических материалов. Используемый метод заключался в том, чтобы сначала очистить образец от породы вокруг него, а потом

снизу, чтобы его можно было безопасно извлечь. При раскопках в образцах часто появлялись трещины, поэтому для их укрепления использовали пропитку и специальный клей. Метод заключался в распылении пропитки на образец во время раскопок или при появлении трещины. После того, как образец был извлечён, его заворачивали в крафтовую бумагу и обматывали скотчем. Образцы, сильно поврежденные при раскопках, восстанавливались в лаборатории.

Методика

Для измерений нижней челюсти и зубов применялась система замеров, предложенная И.А. Дуброво (Дуброво, 1960), В. Мальо (Maglio, 1973), В.Е. Гаруттом и И.В. Фороновой (Гарутт, Форонова, 1976), А.В. Шером и В.Е. Гаруттом (Шер, Гарутт, 1985), А. Листером (Lister, Joysey, 1992), Х. ван Эссенем (Essen, 2003), Н. Тоддом (Todd, 2010). Методика изучения микроструктуры бивней описана в работах А. Майлза и Дж. Уайта (Miles, White, 1960), Е. Эспинозы и М. Манна (Espinoza, Mann, 1991, 1993), Дж. Трапани и Д. Фишера (Trapani, Fisher, 2003), В. Ламберта (Lambert, 2005), М. Абелова (Ábelová, 2008), С. Агостини (Agostini et al., 2012) и др. Исследование микроструктуры эмали основывалось на работах В. фон Кенигсвальда (Koenigswald, 1980; Koenigswald, Clemens, 1992; Koenigswald, Sander, 1997), М.П. Ферретти (Ferretti, 2003а, 2003б), А. Вирага (Virág et al., 2014) и др.

Для неогеновой и четвертичной системы используется международная стратиграфическая шкала (МСШ) (английская версия - 2023/04, русская версия - 2017/02), опубликованная международной комиссией по стратиграфии.

Методика изучения зубов

Все экземпляры зубов и челюстей были сфотографированы со всех сторон фотоаппаратами «Panasonic Lumix DMC-FZ200», «Микромед MC2 Zoom 2CR с камерой TOUPCAM UCMOS 9000» и «Nikon D 7200». Образцы зубов были сфотографированы с лингвальной, буккальной, мезиальной и окклюзионной сторон. Челюсти были сфотографированы в проекциях сбоку и сверху.

Все изученные образцы хранящиеся в ГИН РАН, ГТМ РАН, АМЗ и РУ были измерены при помощи стандартного штангенциркуля. Для измерения зуба использовались следующие методы:

Генерация и локация зубов

Самый простой способ определить генерации зуба - осмотреть челюсть. Но так как большинство зубов найдено вне челюсти, то для определения его генерации и расположения применяются специальные методы. Для определения генерации зуба его размер является основным показателем. Предкоренные зубы (dp/dP) имеют меньшую общую длину и ширину по сравнению со коренными (m/M). Затем следует анализ задней части зуба. Предкоренные зубы и два первых коренных имеют удар на заднем конце из-за формирования следующего зуба. Это делает заднюю часть плоской, тогда как у зуба последней генерации ($M3/m3$) она будет острой.

По заднему концу также проверяется принадлежность зуба к верхней или нижней челюсти. Если контакт вызывает большую уплощающую поверхность в верхней части образца, это верхний зуб, а если в нижней части - нижний. Верхний зуб также сужается к корню, и в некоторых случаях сходство размеров переднего и заднего конца указывает на то, что это верхнечелюстной зуб. Чтобы определить, является ли он левым или правым, анализируется кривая. Если верхнечелюстной зуб изгибается в левом направлении, то это левый зуб, а в правом – правый. Для нижнечелюстных зубов если зуб изгибается в левом направлении, то это правый зуб, а если в правом – левый.

Штамп (эстамп)

Это отпечаток жевательной поверхности зуба на бумаге. Были сделаны штампы для всех измеренных зубов с последующей идентификацией их генерации и зубной формулы путем подсчета количества пластин и талонов, присутствующих на зубе.

Размеры зуба

1. Длина зуба (L) - Измеряется вдоль жевательной поверхности, перпендикулярно видимым пластинам на поверхности. Измерение длины зуба может быть затруднено, если он расположен в челюсти, а задний конец зуба скрыт в альвеоле. В таком случае возникает необходимость вскрыть стенки альвеол. Если это невозможно, то длина зуба изменяется до заднего края альвеолы (Maglio, 1973; Гарутт, Форонова, 1976) (Рис. 3).
2. Ширина зуба (W) - Измерение самой широкой части зуба, включая цемент. Число пластины, на уровне которой происходит измерение, записывается в виде нижнего индекса рядом с результатом измерения (Maglio, 1973) (Рис. 3).
3. Высота зуба (H) - Максимальная высота зуба измеряется вертикально вдоль пластины от основания корня до самой высокой точки на его вершине. Это измерение проводится параллельно вертикальной оси пластины. Как и в случае с

шириной, высота всегда записывается с номером пластины в нижнем индексе, в котором она была измерена (Дуброво, 1960; Гарутт, Форонова, 1976). Предпочтительно измерять высоту пластины, которая не стирается (Рис. 3).

Количество пластин (зубная формула)

Один из важнейших диагностических признаков как при установлении смены (генерации) зуба, так и его систематической принадлежности. При написании формулы зуба талон обозначается как «t» (иногда «х»), чтобы указать на наличие талона в образце. Точно так же используются некоторые другие обозначения, чтобы указать на различные характеристики зуба:

- t - талон
- ∞ — стертая часть зуба
- — — обломанная часть зуба
- 1/2 - сохранившаяся половина зуба

Например, зубная формула : $-1/211t$

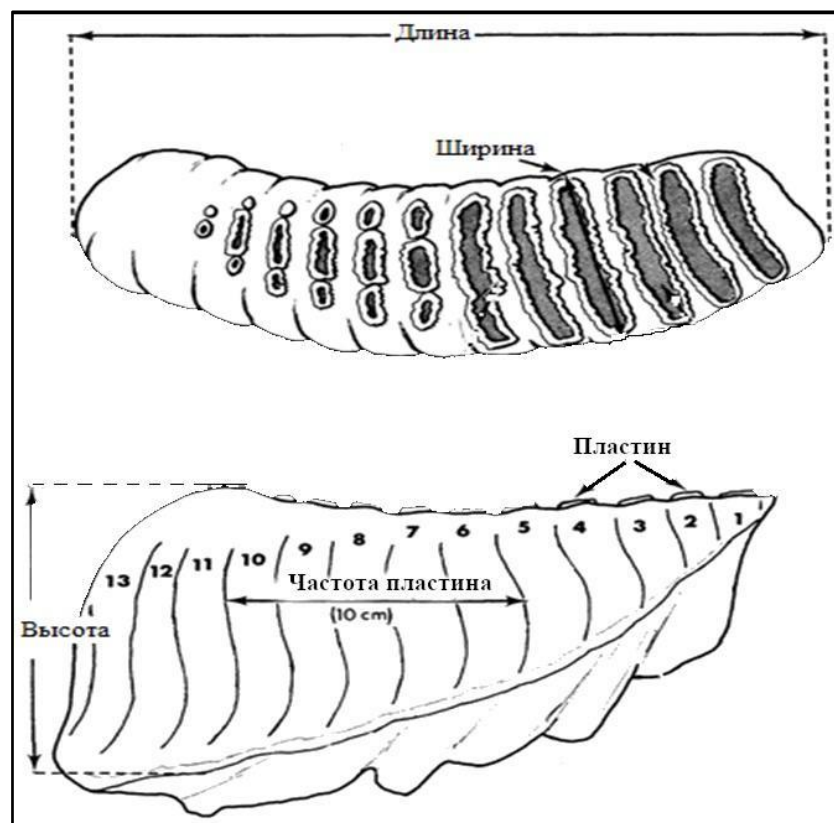


Рис 3: Промеры зуба (по Maglio, 1973 с изменением)

Частота пластина

Самый точный метод измерения частоты пластина (LF) — вычислить его по номеру пластина. Измерение не следует проводить слишком близко к коронке, так как там пластины самые широкие (Lister, Joysey, 1992; Lister, Essen, 2003). Так как форма зуба различна в зависимости от того, где он измеряется (тонкий к основанию и широкий к жевательной поверхности, а корни ближе с одной стороны и дальше с другой), то проводится многократное измерение (минимум 5). Два измерения на лингвальной, два на буккальной и одно на жевательной поверхности, а потом вычисляется среднее значение (Дуброво, 1960; Maglio, 1973; Гарутт, Форонова, 1976) (Рис. 3).

Для измерений штангенциркуль был зафиксирован на 100 мм. Если пластины не полностью сохранились, как в случае фрагмента зуба, частота пластины рассчитывается на отрезке 50 мм и иногда даже на отрезке 25 мм. Из-за неравномерного изгиба зуба частота пластина отличается с обеих сторон, поэтому нужно рассчитывать среднее значение.

Длина одной пластины

Для длины одной пластины (LSP), подобно частоте пластин, были сделаны два измерения на лингвальной стороне зуба, два на буккальной стороне и одно на жевательной поверхности. Измерения были выполнены на 5 пластинах, а затем рассчитаны для одной пластины. Это делается для того, чтобы плохо развитые пластины, расположенные в задней или передней части коронки, не влияли на среднее значение (Дуброво, 1960; Гарутт, Форонова, 1976).

Аналогичным образом, если образец представляет собой фрагмент зуба, то проводится измерение для 3 пластин, а затем рассчитывается среднее значение. Это дает среднюю длину одной пластины и межпластинчатого цементного промежутка.

Толщина эмали

Толщина эмали (ET) измеряется путем измерения ширины эмали, видимой на жевательной поверхности, перпендикулярно длинной стороне пластины, но не поперек сгиба (Гарутт, Форонова, 1976). Всего проводят десять измерений эмали разных пластин, после чего рассчитывают среднее значение.

Уровень сохранности

Уровень сохранности рассчитывается с учетом общей сохранности образца вместе со степенью стирания жевательной поверхности. 5 обозначает самый высокий уровень стирания, а 1 самый низкий.

Фигуры стирания пластин

Из-за постоянного стачивания зубов стирается эмаль на жевательной поверхности. Фигура стирания различна для разных родов слонов, и фигура стирания на передней стороне зуба (обычно вторая или третья пластинка) была отмечена.

Индекс гипсодонтии

Индекс гипсодонтии (HI) это отношение высоты коронки к ее ширине. Формула для расчета индекса гипсодонтии: $HI = В/Ш \cdot 100$.

Методика изучения челюсти

Образцы нижней челюсти измеряли по методике И.А. Дуброво (1960) с некоторыми дополнениями (Рис. 4).

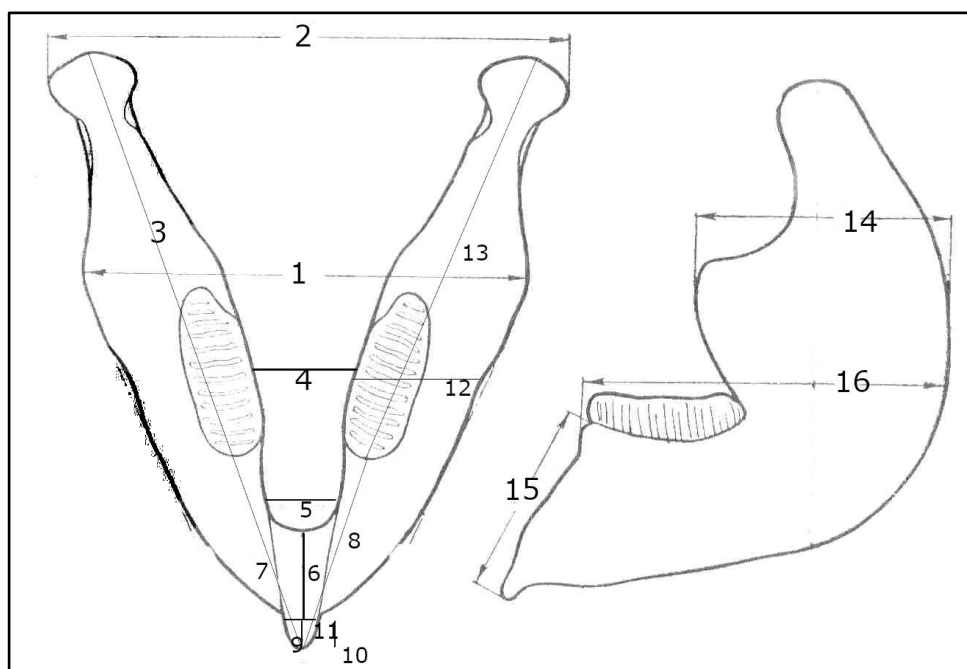


Рис 4: Нижняя челюсть слона (по Дуброво, 1960 с изменением)

На нижней челюсти проводятся следующие промеры:

1. Максимальная ширина нижней челюсти в сочленовных отростках
2. Наибольшая ширина нижней челюсти в альвеолярной части
3. Максимальная длина нижней челюсти
4. Расстояние между левым и правым зубом

5. Ширина симфизного желобка
6. Длина симфизного желобка
7. Высота симфизного желобка
8. Расстояние между передним концом зуба и передним концом нижней челюсти (подбородка)
9. Ширина подбородка
10. Высота подбородка
11. Длина подбородка
12. Ширина левой челюсти по молярному зубу последней генерации
13. Расстояние между задним концом нижней челюсти и передним концом зуба
14. Наибольшая ширина восходящей ветви
15. Длина подбородочной части нижней челюсти: от переднего края альвеолы до конца подбородочного выступа
16. Длина нижней челюсти: горизонтально, на уровне альвеол коренных зубов (подбородочный выступ не учитывается)

Длину нижней челюсти измеряют горизонтально на уровне альвеол моляров, подбородочный выступ не учитывается, так как экземпляры в основном повреждены. Аналогично измеряется высота по вертикали от высшей точки суставного (сочленовного) отростка до нижнего края челюсти. Восходящая ветвь (ramus) нижней челюсти измеряется в самом широком месте челюсти. Ширину нижней челюсти измеряют дважды, один раз возле суставных (сочленовных) отростков, а другой возле альвеолярной части челюсти. Подбородочную часть нижней челюсти измеряют от переднего края альвеолы до конца подбородочного симфиза. В большинстве образцов он был сломан, поэтому измерения были невозможны. У некоторых экземпляров измеряют длину и ширину симфизного желобка.

При работе с ископаемым материалом из-за сохранности некоторые промеры было невозможно произвести на одной из сторон челюсти. Поэтому для повреждённой стороны был предложен оценочный размер, основанный на измерениях хорошо сохранившейся стороны. Работа включала промеры всех этих параметров и использование доступной литературы для сравнения эволюционных различий в нижних челюстях плио-плейстоценовых слонов, использованных в исследовании.

Методика изучения бивня

Фрагменты бивня находились в плохом состоянии, поэтому требовали реставрации в лаборатории. Сначала они были упакованы в гипсовые бинты для лучшей сохранности позже в лаборатории пропитны смесью ацетона и суперклея и оставлены сушиться на несколько дней. После полного высыхания гипсовый бинт снимался.

Для получения максимально качественных результатов образцы предварительно заливали в раствор эпоксидной смолы и смешанного отвердителя (Artline Crystal Epoxy) в соотношении 2:1, после чего делали поперечные и продольные срезы. Поперечный срез делали перпендикулярно оси бивня и использовали для измерения углов Шрегера и определения узора Шрегера (Рис. 5). Продольные срезы были сделаны параллельно оси по всей длине образца: рядом с CDJ (цементно-дентинное соединение), рядом с осью и на равном расстоянии от CDJ и оси, демонстрируя волнообразные дентинные каналы, для расчета длины волны. Стандартный световой микроскоп и петрографический микроскоп с многократным увеличением использовались для измерения различных морфологических признаков структуры бивня. Наилучшие результаты были получены при увеличении в 1,5х. Микрофотографии были сделаны при помощи микроскопа «Saikedigital» с цифровой камерой, подключенной к компьютеру.



Рис 5: Образец бивня GIN 1176/500 из Пекеджика, Турция.
А — фрагмент бивня; Б — бивень, залитый эпоксидной смолой, с поперечным срезом

Наличие или отсутствие этих узоров регистрировали по мере продвижения от оси бивня в сторону CDJ. Углы Шрегера измеряли непосредственно на образце под микроскопом, а затем повторно измеряли по фотографиям поперечного среза. Образцы ориентировали относительно поверхности, после чего рассчитывали углы. Углы измеряли относительно оси бивня, при удалении от оси в сторону CDJ. Было проведено несколько измерений (мин. 3) для уменьшения погрешности измерения, а потом рассчитано среднее значение. Длину волны рассчитывали путем измерения расстояния, на которое дентинные каналыцы перемещаются по одному полному изгибу, её также измеряли несколько раз и вычисляли среднее значение.

Методика изучения микроструктур эмали зубов

Для филогенетического анализа проведено микроструктурное исследование эмали зубов с помощью СЭМ Tescan Vega 2 и 3 в Палеонтологическом и Геологическом институтах РАН. Было проанализировано 14 образцов эмали, принадлежащих к последней генерации зубов M3/m3.

В качестве материала для этого анализа использовалась эмаль зубов *Archidiskodon meridionalis rumanus* (поздний плиоцен, Белореченск), *A. m. gromovi* (начало раннего плейстоцена, Хапры, Сабля, Россия; Пекеджик, Турция), *A. m. meridionalis* (середина раннего плейстоцена, Ливенцовка, Россия) и *A. m. tamanensis* (конец раннего плейстоцена, Синяя Балка, Россия). В качестве сравнительного материала использовалась эмаль МЗ зубов позднеплейстоценового *Mammuthus primigenius* из разных местонахождений Сибири. Все материалы хранятся в Геологическом институте, РАН (Колл. № – ГИН 270/9, 300/18, 300/39, 300/113, 302/3, 3–313/70, 10–303/70б, образцы из Синей Балки и Пекеджика были без номера).

Образцы эмали были первоначально залиты эпоксидной смолой и оставлены для затвердевания минимум на 48 часов. После затвердевания образцы полировали по окклюзионной поверхности полировальными порошками разной зернистости. Затем образцы протравливали 2N HCL и после этого очищали в ультразвуковой очистке «Ya Xun: MCU Intelligent Ultrasonic Cleaner 3560» в течение 20 секунд мощностью 50 Вт. Наконец, образцы покрывались смесью золото-палладий в гальваническом инструменте под давлением 1*10⁻¹ мбар в течение 4 мин при напряжении 20 мА, а затем помещались под СЭМ. Образцы изучались под световым микроскопом без покрытия для анализа относительной толщины внутренних слоев эмали, и СЭМ использовался для более детального фотографирования внутренних призматических структур, видимых в эмали (Рис. 6).

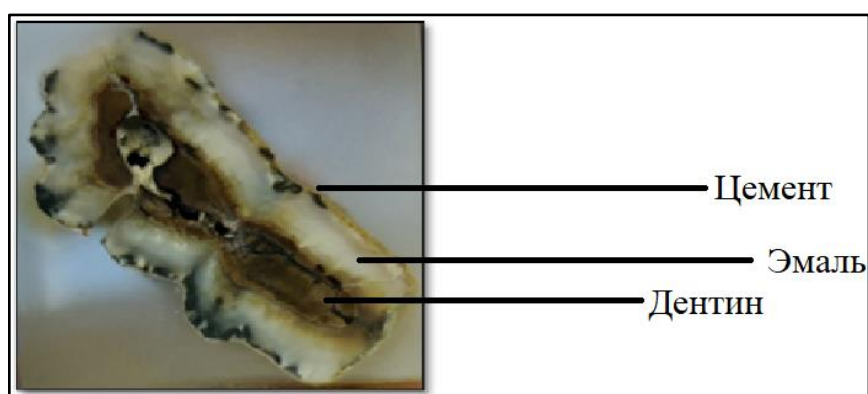


Рис 6: Фрагмент поверхность одной пластины зуба южного слона с цементом, эмалью и дентином. Образец залит эпоксидной смолой

Наиболее отличительной чертой эмали являются три внутренних слоя, которым уделялось наибольшее внимание, наряду с типами эмали (Schmelzmuster) и призматическим узором. Общая толщина трех слоев измерялась и сравнивалась.

Глава 3. Морфология ископаемых слонов

В изученных материалах есть представители 3 родов, принадлежащих к семейству Elephantidae. При их описании использовались морфологические термины, которые описаны у Х. Осборна (Osborn, 1942), И.А. Дуброво (1960) Э. Агирре (Aguirre, 1969), В. Мальо (Maglio, 1972, 1973), В.Е. Гарутта и И.В. Фороновой (1976), В. фон Кенигсвальда (Koenigswald, 1980; Koenigswald, Clemens, 1992; Koenigswald, Sander, 1997), А.В. Шера и В.Е. Гарутта (1985), Х. Пфрецшнера (Pfretzschner, 1992), А. Листера и К. Джойси (Lister, Joysey, 1992), М. Ферретти (Ferretti, 2003), Дж. Трапани и Д. Фишера (Trapani, Fisher, 2003), М. Абиловой (Ábelová, 2008) и Н. Тодда (Todd, 2010). Представленная ими морфологическая схема послужила основой для изучения ископаемых слонов.

При изучении ископаемых слонов основное внимание уделяется изучению черепа, но их полные находки достаточно редки, в наших исследованиях упор был сделан на изучение нижних челюстей, щечных зубов, бивней, а также зубной эмали. Лучшее всего сохранились зубы и эмаль; было изучено 5 экземпляров нижних челюстей; все бивни были собраны в виде фрагментов с высокой степенью Фоссилизации.

Морфология нижней челюсти

Морфология нижней челюсти слона — отличный способ описать и отличить разные виды Proboscidea. Из-за нехватки полных образцов было изучено только 5 нижних челюстей. Даже у этих экземпляров были сломаны некоторые части или сохранилась только одна сторона челюсти.

Во время жевания нижняя челюсть движется уникальным образом, что очень важно для функциональной анатомии черепа. Нижние моляры изогнуты латерально, вогнуты с буккальной стороны, а верхние моляры вогнуты с лингвальной стороны. При стачивании эмали верхней и нижней челюстей сходятся под углом, образуя между собой угол сдвига. Когда челюсть выдвигается вперед во время кормления, эти углы сдвига перемещаются по зубу, эффективно разрезая любую застрявшую в нем пищу, как лезвия ножниц. Это явление характерно для коренных зубов слона (Maglio, 1972). Строение черепа напрямую связано со строением нижней челюсти. Одним из эволюционных трендов семейства Elephantidae было уменьшения симфиза нижней челюсти (Maglio, 1973). Специализация зубной системы у рода *Archidiskodon* привела к переднему расширению альвеолярной полости, что привело к увеличению угла нижней челюсти, по сравнению с более древними представителями отряда хоботных, такими как *Gomphotherium*. В родах *Archidiskodon* и *Mammuthus*, бивни

нижней челюсти были утеряны, но поверхностно закрытые альвеолы сохранялись (Maglio, 1972, 1973).

Общая форма нижней челюсти (V-образная) является одним из главных признаков, позволяющих различать нижние челюсти разных родов. Симфиз, форма симфизного желобка, форма суставного отростка, ширина и длина восходящей и горизонтальной ветвей — все это особенности нижней челюсти, позволяющие отличать один род от другого (Maglio, 1973; Todd, 2010). В течение плейстоцена симфиз и длина нижней челюсти стали еще более укороченными, а восходящая ветвь была расширена вперед, так что венечный отросток стал лежать над центральной частью окклюзионной поверхности (Aguirre, 1969; Maglio, 1973). Подобные особенности нижней челюсти используются для идентификации конкретного рода (рис. 4).

Морфологические особенности зуба

Морфологические особенности зубов являются наиболее важными и фундаментальными признаками для изучения фауны хоботных. Их можно использовать для таксономической идентификации на уровне рода и вида, а также для изучения филогенетического прогресса. Определенные особенности строения зубов дают ценные данные, на которых может основываться таксономический и филогенетический анализ. Большинство исследований хоботных основано на изучении премоляров и моляров, поскольку они показывают наиболее подробные прогрессивные изменения по мере развития линий (Дуброво, 1960; Maglio, 1973; Гарутт, Фофонова, 1976).

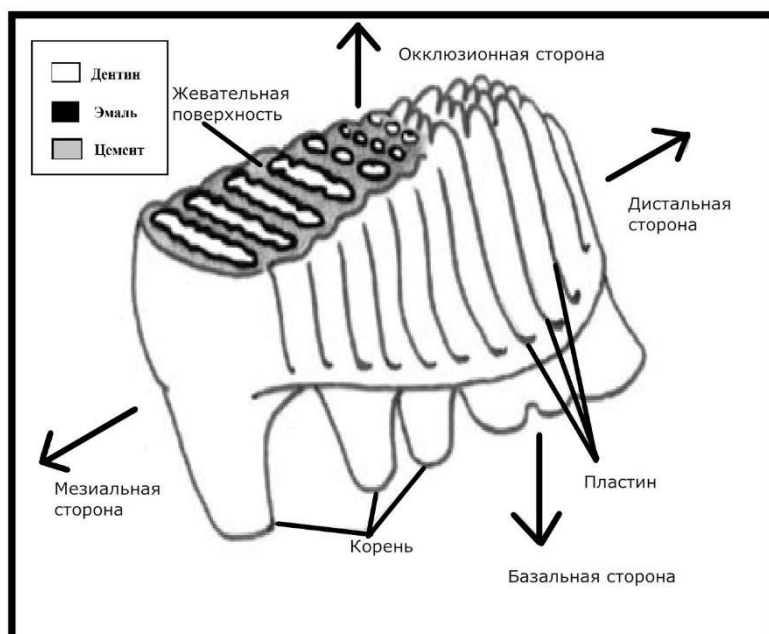


Рис 7: Схематическое изображение нижнего зуба слона (по Ferretti, 2003 с изменением)

Различные признаки зубов используются для описания и различения родов, видов и подвидов слонов. Индекс гипсодонтии— один из основных признаков, позволяющих различать рода. Различия в количестве и частоте пластин, толщине эмали, длине одной пластины, узор стирания - являются важными признаками для различия видов (Дуброво, 1960; Гарутт, Фофонова, 1976; Lister, Joysey, 1992). Зуб последней генерации (M3/3) обладает максимальным набором признаков, которые используются для видового определения.

Для полного изучения морфологии зубов хоботных есть семь основных признаков:

Генерация зубов

Важной частью морфологии зуба является определение генерации зуба.

Семейство Elephantidae имеет зубную формулу: $I \frac{2}{0} C \frac{0}{0} P \frac{3}{3} M \frac{3}{3}$

Где,

I - dentes incisivi (резец = бивень)

C - dentes canini (клык)

P - dentes premolares (премоляр = предкоренной зуб)

M - dentes molares (моляр = коренной зуб)

Резцы у представителей семейства Elephantidae это бивни, присутствующие только в верхней челюсти, клыки отсутствуют. Премоляры составляют первые три генерации зубов, которые также называют молочными зубами dP2/2, dP3/3 и dP4/4. Последние три генерации зубов относятся к молярам и называются постоянными зубами M1/m1, M2/m2 и M3/m3. В каждой половинке верхней и нижней челюстей имеется по одному зубу. В течение всей жизни прорезается 26 зубов (Дуброво, 1960; Гарутт, Фофонова, 1976). В очень редких случаях может сформироваться седьмой зуб M4/4 (Essen, 2004).

Жевательная поверхность зуба в основном состоит из трех компонентов: цемента, эмали и дентина (Рис. 7).

1. Эмаль как самая твердая ткань остается неизменной миллионы лет и поэтому является прекрасным архивом для изучения палеодиеты, палеоэкологии, палеоклимата, палеосреды и эволюционных исследований.
2. Дентин представляет собой мягкую ткань, состоящую в основном из гидроксиапатита, воды и органических веществ. Эмаль окружает дентин.

3. Цемент представляет собой твердую ткань зуба, которая удерживает пластины на своем месте. Цемент – менее прочный и стойкий материал, чем эмаль и дентин.

Число пластин (зубная формула)

Одной из наиболее важных морфологических особенностей при установлении генерации зуба является число пластин. Пластина состоит из единственной эмалированной складки с дентином, заполняющим ее внутреннюю часть, и с полноразмерным корнем у основания, который соединен с другими такими пластинами спереди и сзади (Maglio, 1973; Шер, Гарутт, 1985).

При расчете количества пластин на жевательной поверхности видны некоторые сильно стертые пластины без корня, сливающиеся с основанием соседней пластины. Они называются «талонами», которые в основном представляют собой небольшие недоразвитые пластины, расположенные по одной (редко два) на заднем и переднем концах коронки. Талоны ниже высоты остальных пластин (Дуброво, 1960; Гарутт, Форонова, 1976).

Частота пластин

Это количество пластин вместе с межпластинными промежутками на 100 мм длины (LF) (Lister, Joysey, 1992) (Рис. 8).

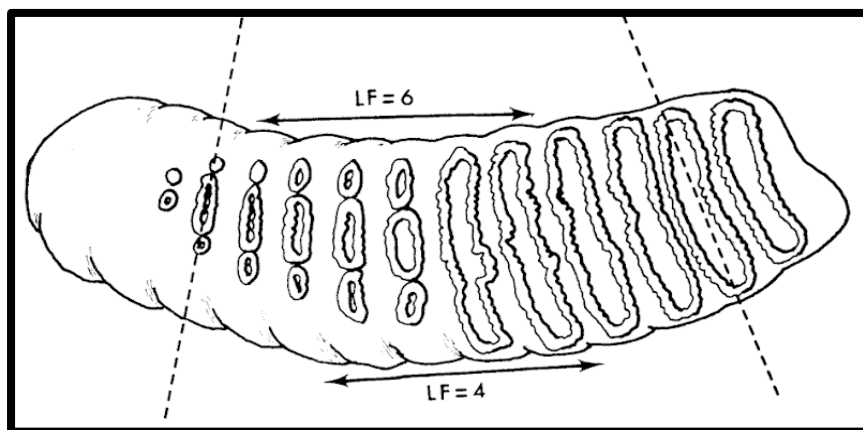


Рис 8: Частота пластина (по Maglio, 1973)

Даже у слонов, принадлежащих к одной и той же филетической линии, размер моляра и общее число пластин увеличиваются с каждой последующей генерацией и, следовательно, на 100 мм приходится больше пластин, а частота пластин уменьшается (Гарутт, Форонова, 1976).

Длина одной пластины

Длина одной пластины (LSP) выступает в качестве важного морфологического признака, отражающего изменение зубов слонов как в филогенезе, так и в онтогенезе.

Толщина эмали

Толщина эмали (ЕТ) является одним из важнейших морфологических признаков зуба слона, который помогает выявить его систематическое положение (Рис. 9). Жевательная поверхность наклонена под углом к вертикальной оси пластин, из-за чего поверхность эмали представляет собой косой срез, благодаря чему она кажется более толстой, чем на самом деле (Maglio, 1973), поэтому толщина эмали не одинакова в коронке на разных уровнях.



Рис 9: Эмаль слона *A. t. rumanus* из Белореченска
(фото автора)

Фигуры стирания пластин

Каждая из нестертых пластин, которые можно увидеть на жевательной поверхности, делится на три лопасти - среднюю и две боковые. Пока животное живо, в процессе жевания, пластины на жевательной поверхности постепенно стираются, а их видимые поперечные срезы формируют разные формы, являющиеся видоспецифичными (Гарутт, Форонова, 1976).

Согласно И.А. Дуброво (1960) и В.Е. Гарутту и И.В. Фороновой (1976), для характерных форм стирания существуют следующие шаблоны:

1. Lat.lam.med.ann - для фигуры, которая имеет овальную форму с боков и округлую в середине; —●— (Рис. 10а)
2. Lat.ann.med.lam - для фигуры, которая имеет округлые боковые части и овальная в середине; ●—● (Рис. 10б)
3. Lat.lam.ann.lam. - для фигуры, наблюдаемой в зубах трогонтериевого слона, состоящей из трех равных овалов; — — —

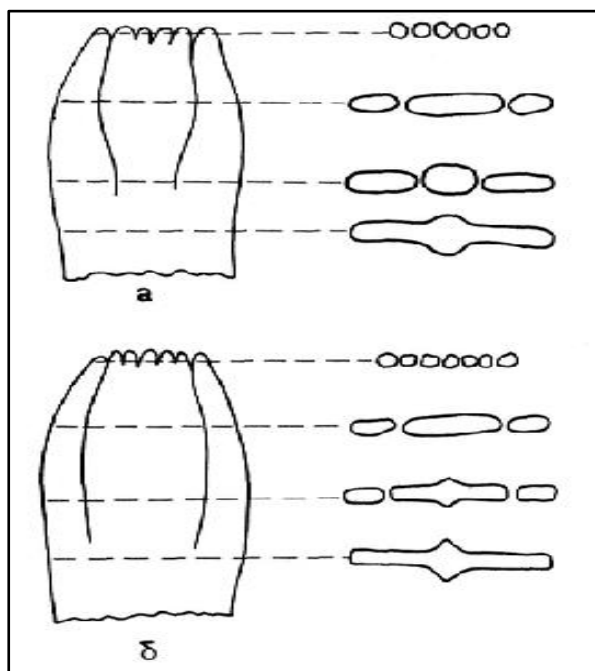


Рис 10: Тип стирания (по Гарутт, Форонова, 1976)

Индекс гипсодонтии

Индекс гипсодонтии (HI) это отношение высоты к шире, которые рассчитывается по самой высокой и самой широкой пластине (без покровного цемента). Номер самой высокой и широкой пластин могут быть различны, иногда это одна и та же пластина (Essen, 2003). Это очень важная особенность морфологии зубов, так как соотношение HI увеличивается от предковых форм к современным.

Морфология бивня

Образцы бивней всегда находят в большом количестве в полевых условиях, но они почти всегда встречаются в виде разрозненных фрагментов. Хотя целые образцы бивней лучше всего подходят для изучения вопросов, связанных с возрастом и ростом. Фрагменты бивней также могут быть использованы для таксономических целей (Ranjan et al., 2022). Наиболее отличительной чертой внутреннего строения бивня являются линии Шрегера, которые также видны на срезах дентина щёчных зубов, но лучше всего проявляются на бивне (Espinoza & Mann, 1991). Немецкий ученый Бернхард Шрегер (Schreger, 1800) впервые описал эти особенности (см. также Koenigswald & Sander, 1997 и Lynch et al., 2010). Линии видны невооруженным глазом на поперечном срезе бивня. Узор Шрегера состоит из наборов пересекающихся линий, расходящихся по спирали от оси бивня (Miles & White, 1960; Trapani & Fisher, 2003). Эспиноза и Манн (Espinoza & Mann, 1991, 1993) описали эту

структуру как витки двигателя (engine turnings) или паттерн Шрегера. Эти пересекающиеся правые и левые линии образуют угол пересечения, который называется углом Шрегера.

Внутренние особенности хоботного бивня можно условно разделить на три части: узор Шрегера, угол Шрегера и длина волны дентинных канальцев.

Узор Шрегера - Узоры Шрегера, а именно «С», «V» и «X», представляют собой видимые невооруженным глазом узоры на поперечном срезе бивня, внутри которых узоры «V» и «X» названы так, потому что напоминают эти буквы, а узор «С» представляет собой изображение шахматной доски (чередование темных и светлых полос) (Рис. 11). Таксономическая идентификация бивня может быть произведена в зависимости от типа и расположения этих узоров (вблизи оси или CDJ) (Trapani, Fisher, 2003). На основе этого метода с использованием поперечных срезов можно проследить изменения вида узора по мере продвижения от оси бивня в сторону CDJ.

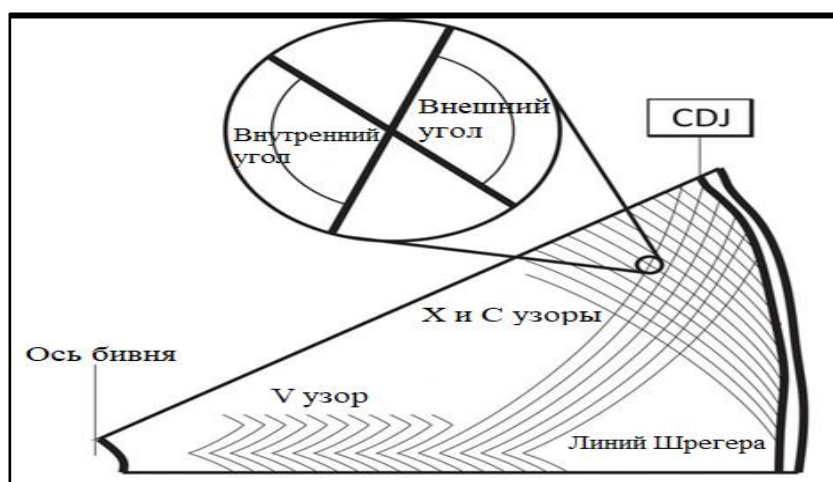


Рис 11: Особенности бивня (по Virág, 2012 с изменением)

Угол Шрегера - Линии Шрегера пересекаются по спирали от оси бивня (Miles & White, 1960) (Рис. 11). Эти линии образуют угол пересечения, который виден невооруженным глазом на поперечной срезе бивня и называется углом Шрегера. Значения углов Шрегера различаются в зависимости от их расположения на бивне (близко или на удалении от оси бивня).

Длина волны дентинных канальцев - длина волны представляет собой расстояние, на которое дентинные канальцы перемещаются по одному полному волнообразному пути.

Морфология эмали

Изучение микроструктуры эмали стало важным методом в понимании таксономии и филогении класса млекопитающих (Boyde, 1965; Koenigswald, 1980; Koenigswald, Sanders, 1997; Ferretti 2003; Virág et al., 2014). Такие исследования сосредоточены не только на индивидуальной изменчивости структуры эмали зубов, но и на изменениях, наблюдаемых в ходе онтогенеза и филогенеза (Koenigswald, Sanders, 1997; Ferretti, 2003). Слоны имеют сложную структуру эмали, и ее анализ потенциально важен для понимания таксономии и филогении хоботных (Maglio, 1973). Различия, наблюдаемые в толщине эмали у представителей семейства Elephantidae, показали, что относительная толщина эмали является важным диагностическим признаком не только для уточнения систематического положения высокоранговых таксонов, но и для внутривидовой таксономии слонов (Ferretti, 2007; Virág et al., 2014).

В широком смысле эмаль можно разделить на 5 компонентов, видимых невооруженным глазом (Рис. 12):

- 1) EDJ (эмалево-дентинное соединение) – это граница между эмалью и дентином. Слой эмали окружает дентин со всех сторон у вымерших и современных слонов.
- 2) Внутренний слой эмали – Внутренний слой эмали находится ближе к EDJ и имеет призмы, ориентированные перпендикулярно окклюзионной поверхности. Как правило, внутренний слой эмали является самым тонким из всех слоев. Граница между ним и EDJ относительно гладкая.
- 3) Средний слой эмали – он находится между внутренним и внешним слоями эмали. Обычно это самый толстый из всех слоев. Средний слой эмали имеет свои призмы, ориентированные под углом к жевательной поверхности.
- 4) Внешний слой эмали – Этот слой находится ближе к ЕСJ и имеет призмы, расположенные перпендикулярно окклюзионной поверхности. Граница между внешним слоем эмали и ЕСJ неровная.
- 5) ЕСJ (эмалево-цементное соединение) – это граница между эмалью и цементом, окружающим ее снаружи.

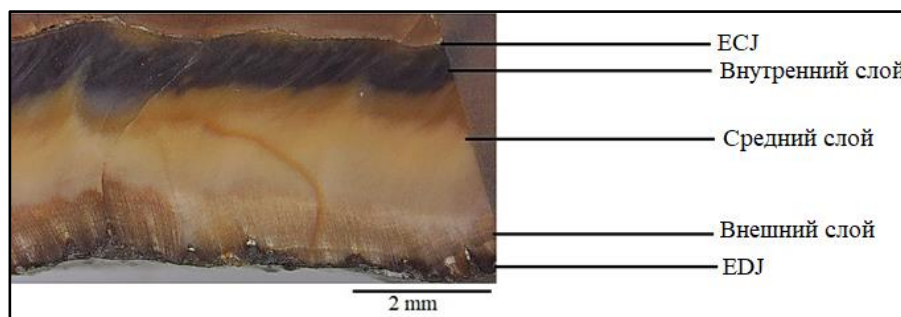


Рис 12: Три слоя эмали вместе с ее границей с дентином и цементом (фото автора образец № ГИН 270/9)

Три слоя эмали на микроструктурном уровне, основанные на направлении призм относительно EDJ, определяют различные типы эмали (Koenigswald, Clemens 1992; Ferretti, 2003). В основном у южных слонов встречаются два типа эмали: призматическая и беспризматическая.

1) Призматическая подразделяется на три разных типа:

а) 3D-эмаль (3DE) — имеет неравномерный рисунок без четкой структурной единицы. Призмы, выходящие из EDJ, параллельны друг другу и ориентированы в разные стороны.

б) Полосы Хантера-Шрегера (HSB) — это пучок параллельных призм, которые образуют слои различной толщины под углом к соседним слоям призм. Призмы перекрещиваются слоями, также называемыми полосами.

в) Радиальная эмаль (RE) — наиболее примитивный тип эмали, она образована параллельными призмами, ориентированными радиально от EDJ.

2) Беспризматическая эмаль состоит из параллельных кристаллитов апатита одного типа и одинаковой ориентации.

Один зуб может состоять из нескольких типов эмали, которые могут располагаться слоями от EDJ до наружной поверхности эмали (OES) или другими способами, поэтому Кенигсвальд (Koenigswald, 1980) ввел термин «Schmelzmuster», который означает пространственное распределение различных типов эмали в пределах одного зуба.

Глава 4. Опорные разрезы плиоцен-четвертичных отложений, охарактеризованные ископаемыми остатками слонов сем. Elephantidae

В этой главе рассматривается геологический контекст фауны хоботных юга Восточной Европы и Верхнего Сивалика Индии, характеризующий временной интервал примерно от 3,6 до 0,1 млн лет назад. В Международной стратиграфической шкале (МСШ) эти интервалы соответствуют позднему плиоцену (пьяченций), раннему плейстоцену (гелазий-калабрий), среднему плейстоцену (чибаний) и позднему плейстоцену.

Изученные в работе материалы по ископаемым хоботным юга Восточной Европы происходят из 9 местонахождений. Автор самостоятельно изучил три местонахождения: Белореченск, Синяя Балка, Цимбал. Описание других разрезов (Хапры, Ливенцовка, Сабля, Псекупс, Георгиевск, Пекеджик (Турция)), из которых был проанализирован материал, дано по литературным данным.

Из Верхнего Сивалика в Индии материалы были собраны предыдущими работниками из трех регионов: Чандигарх, Джамму, Кашмир. Наряду с этим поступали материалы и из местонахождений пост-сиваликского интервала, а именно из центральной Индии (долина Нармада) и Индо-Гангской равнины. Автор лично не изучал ни одно из этих местонахождений. Общее описание этих местонахождений основано на литературных данных.

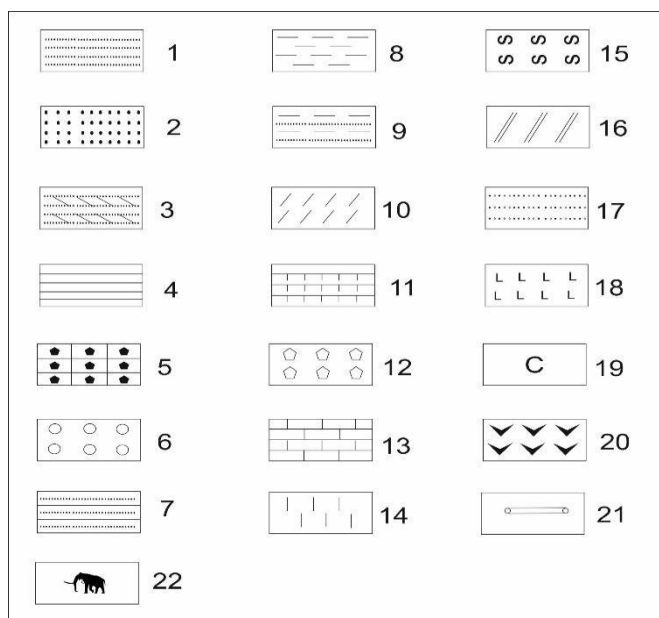


Рис 13: Условные обозначения для всех
разрезов

Условные обозначения: 1. пески мелкозернистые; 2. пески средне- и крупнозернистые; 3. косая слоистость; 4. глины; 5. песчаники; 6. галечники; 7. песчанистые глины; 8. алевроиты; 9. песчанистые алевроиты; 10. суглинки; 11. лессовидные суглинки; 12. известковые конкреции; 13. известняки; 14. аргиллиты; 15. супеси; 16. почва; 17. гравелиты; 18. бурые угли; 19. конгломераты; 20. бентонические туфы; 21. обломки костей; 22. остатки крупных млекопитающих.

Юг Восточной Европы

Белореченск

Местонахождение расположено на юго-западной окраине г. Белореченск (Краснодарский край, РФ).

Это новое местонахождение открыто в 2021 г., и работа над ним продолжается. Пока опубликованы только некоторые предварительные результаты (Титов и др., 2023). Костеносные слои приурочены к лиманно-дельтовым отложениям нижнебелореченской подсвиты белореченской свиты, обнажающейся в ложе р. Белая. Здесь найдены многочисленные остатки как мелких, так и крупных позвоночных. В захоронении обнаружены как отдельные кости, так и части скелетов крупных и мелких животных (Титов и др., 2023). К обитателям степных и лесостепных ландшафтов отнесены зайцы *Hypolagus* cf. *brachygnathus*, полевки *Mimomys* sp., *Pliomys jalpugensis*, архаичный южный слон *Archidiskodon meridionalis* cf. *rumanus*, носорог *Stephanorhinus* sp., большерогий олень *Arvernoceros* cf. *ardei*. Новая фаунистическая ассоциация позволяет более полно понять разнообразие наземной биоты и характер ландшафтов Западного Предкавказья в начале позднего плиоцена (Титов и др., 2023).

В Белореченском местонахождении впервые на Северном Кавказе найдены древнейших в регионе остатки позднелиоценовых меридиоидных слонов в четком стратиграфическом контексте (Титов и др., 2023). Применительно к текущей работе это было очень важно. Местонахождение Белореченск датируется поздним плиоценом, зоной MN16а европейской биохронологической шкалы, и фаунистически связано с урывским фаунистическим комплексом Восточной Европы (УФК).

Хапры

В европейской части юга России наиболее изученными отложениями верхнего плиоцена являются хапровские аллювиальные пески Приазовья. Хапровская толща

вытянута узкой полосой протяженностью более 120 км и шириной до 2 км вдоль северного побережья Таганрогского залива и правого склона долины реки Дон (Лебедева, 1972; Титов, 2008). Обнажения хапровского аллювия известны в следующих местах (с востока на запад): г. Аксай, балка Кобякова (восточная окраина г. Ростова), балка Кизитеринка (между Александровкой и г. Ростовом), Железнодорожный р-н г. Ростова, балка Безымянная, балка Змеевская, возле станций Ливенцовки, Мокрый Чалтырь, Морской Чулек, Танаис, Мержаново, Морская, в балке Воловой, а также в разрезах около г. Матвеев Курган и в районе Миусского лимана (Титов, 2008).

Наилучшие разрезы хапrowsкой древнеаллювиальной толщи лучше всего представлены в стратотипе хапровских отложений с фауной рядом ст. Хапры (Лебедева, 1972). В стратотипическом обнажении вблизи ст. Хапры аллювиальная пачка представлена косослоистыми белыми кварцевыми песками. В средней части отмечено несколько маломощных прослоев глин, переслаивающихся с железистыми песками. В нижней части разреза встречалась галька кремней и сарматских известняков (Васильев, 1969; Титов, 2008) (Рис. 14). В одной из балок около ст. Хапры был описан следующий разрез (по Алексеевой, 1977):

1. Современный почвенный горизонт. Мощность слоя 0,3 м
2. Суглинок светло-палевый, комковатый, пористый, с частыми кротовинами в нижней части. Мощность слоя 0,2 м
3. Красно-бурые глины, комковатые, с характерным глянцем в плоскостях отдельностей. Содержат большое количество известковых мергелистых конкреций (скифская толща). Мощность слоя 2–5 м
4. Глина светло-зеленоватая. Мощность слоя 2,0 м
5. Пески кварцевые, белые, янснослоистые, местами диагональнослоистые. Содержат гальку преимущественно кремнистых пород. В нижней части куски окатанного и неокатанного известняка, подстилающего эти пески. На границе с коричневыми породами скопления костей крупных млекопитающих: *Archidiskodon meridionalis gromovi*, *Mastodon (Anancus) arvernensis*, *Hipparion* sp., и др.

Что касается фауны хоботных ст. Хапры, известна коллекцией южного слона Громова *A. m. gromovi*, найденных вместе с находками *A. arvernensis*. *A. m. gromovi* стал типовым видом хапровской фауны. Местонахождение Хапры датировано средним

виллафранкой, зоной MN17 (Тесаков, 2021). В МСШ он соответствует раннему плейстоцену (гелазию) (Титов, 2008; Тесаков, 2020).

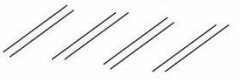
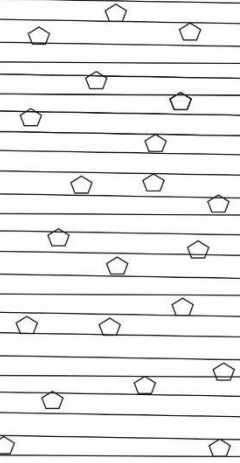
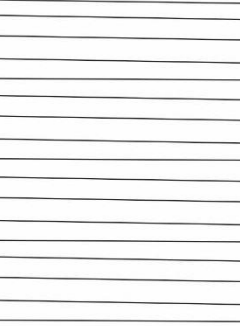
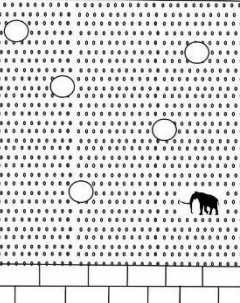
Система	Отдел	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (мм)
Четвертичная	Плейстоцен		Современная почва		0,3
			Суглинки		0,2
			Глины красно-бурые, известковые мергелистые конкреций		2-5
			Глина светло-зеленоватая		2,0
			Пески белые, содержат галку, ниже известняка	<i>Archidiskodon meridionalis gromovi,</i> <i>Anancus arvernensis,</i> <i>Hipparion sp.,</i>	

Рис 14: Разрез ст. Хапры (Алексеева, 1977)

Ливенцовка

Данный разрез рассматривается как парастратотип хапровской свиты, вскрытой в песчаном карьере на западной окраине г. Ростова-на-Дону в районе ст. Ливенцовка. В 1959 г. наиболее полный разрез отложений Хапровской террасы вскрыт Г.Н. Родзянко в Ливенцовском карьере (Байгушева, 1964). Позднее многие исследователи проводили описания Ливенцовки, различаясь в основном оценкой деталями описания пойменных фаций и мощности слоев (Васильев, 1969; Лебедева, 1972; Александрова, 1976; Титов, 2008, и др.). В 1976 г. Л.П. Александрова добавила данные о костных слоях с остатками мелких млекопитающих (Александрова, 1976, Титов, 2008).

Литологическое строение этой толщи, исходя из предыдущих работ, выглядит следующим образом (Титов, 2008):

5. Почвенный слой. Мощность слоя 0,4 м.
6. Суглинки лёссовидные, желто-бурые, пористые, с включениями извести. Мощность слоя 1,2 м.
7. Глины скифские, красновато-бурой и зеленовато-серой окраски, неслоистые, плотного сложения, с «дробинами» марганцево-железистых соединений, с крупными известково-мергелистыми стяжениями. Мощность слоя 2,3 м.
8. Хапровская толща:
 - а) пески глинистые, мелкозернистые и тонкозернистые, супеси; Мощность слоя 2,6 м.
 - б) пески мелкозернистые и тонкозернистые кварцевые, с большим количеством темноцветных минералов, светло-серые и светло-желтые, волнисто- и полого-косослоистые, местами горизонтально-слоистые. Пачки мощностью до 0,2–0,6 м различно наклоненных слоев полого срезают друг друга. В песках наблюдается три прослоя глин (мощностью до 0,15 м) со скоплениями в основании грубозернистого материала, состоящего из зерен кварца, извести и корочек лимонита; Мощность слоя 7,7 м.
 - в) пески мелкозернистые, светло-серые, образуют перемежающиеся горизонтально- и косослоистые пачки мощностью 0,2–0,5 м с углами наклона слоистости до 30°. По плоскостям наслоения наблюдаются единичные зерна гравия и линзочки крупного песка. В песках отмечается два прослоя конгломератов (мощностью до 0,2 м), состоящих из гравия и гальки (обычно плохой окатанности) и обломков известняков,

песчаников и мергелей каменноугольного, сарматского, мэотического и понтического возраста. Цементом служит известковистая песчано-глинистая масса. Мощность слоя 4,5 м

г) пески мелко- и среднезернистые, круто-косослоистые, с включениями гравия.

В верхней части — прослой конгломерата мощностью до 0,2 м, подобный вышележащему.

Ниже — пески крупнозернистые, с наклоном слоистости до 30–32°, ржаво-бурые. В основании их на контакте с подстилающими известняками мэотиса залегает железистый гравелистый песчаник иссиня-черного цвета, мощностью 0,1–0,2 м. Мощность слоя 2,6 м.

9. Мэотические известняки. Видимая мощность слоя 0,75 м.

В местонахождении найден один из лучших экземпляров номинативной формы *Archidiskodon meridionalis meridionalis*.

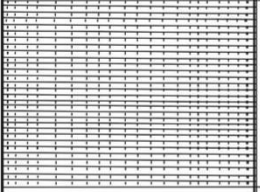
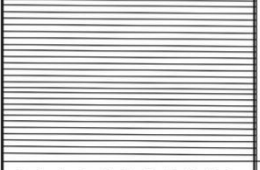
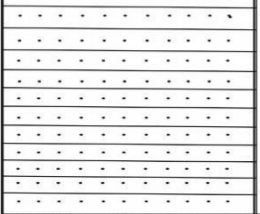
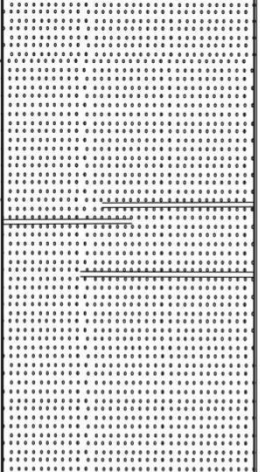
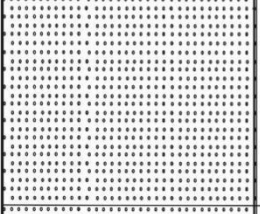
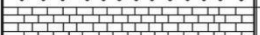
Система	Отдел	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (м)
Четвертичная	Плейстоцен		Почва		0,4
			Лессовидные суглинки		1,2
			Глины скифские		2,3
			Пески глинистые		2,6
			Пески мелкозернистые, три прослоя глин (0,15 м)		7,7
			Пески мелкозернистые		4,5
			Пески мелко-, средне-, крупнозернистые	<i>Archidiskodon meridionalis gromovi</i>	2,6
			Известняки		0,75

Рис 15: Разрез Ливенцовского карьера (Титов, 2008)

Сабля

Местонахождение Сабля открыто Н.А. Лебедевой в 1970 г. Местонахождение расположено на левом берегу р. Сабля. Несколько исследователей собрали здесь остатки крупных млекопитающих на протяжении многих лет (Рис. 16). Отсюда известна хорошая коллекция зубов южного слона *Archidiskodon meridionalis gromovi* и единичная находка мастодонта. Описание разреза приводится по Н.А. Лебедевой из Тесакова (2004):

1. Алеврит мергелистый плотный выстилает дно карьера с мощностью слоя 0,5
2. Пески известковистые, светло-серые или белые, средне- и крупнозернистые, диагонально слоистые с линзами галечников и мергелистых глин. В нижней части слоя встречны зубы *Archidiskodon meridionalis gromovi* и *Anancus arvernensis* и многочисленные обломки костей. Мощность слоя 5–6 м.
3. Линзовидное переслаивание глин, косослоистых песков, песчаников и галечников. Мощность слоя 1,5 м.
4. Глина красно-бурая неслоистая. Мощность слоя 0,5 м.
5. Песок известковистый грубозернистый с линзами гравия и обломками костей залегает с размывом на глинах слоя 4. Мощность слоя 2,5–3 м.
6. Глина красновато-бурая. Мощность слоя 0,5 м.
7. Делювиальные суглинки. Мощность слоя 1,5 м.

Используя фауне мелких млекопитающих возраст, Сабля датируется поздним плиоценом, зоной MN17 (Тесаков, 2004).

Пекеджик

Местонахождение расположено недалеко от с. Пекеджика, провинция Эрзурум, Восточная Анатолия, Турция.

Первоначально стратиграфия района была рассмотрена В. Иррлицем (Irrlitz, 1972). Он выделил отложения Пасинларского осадочного бассейна как слои Пекеджика мощностью 500 м, несогласно залегающие на ультраосновных породах, переходящих от грубозернистых конгломератов к тонкозернистым алевритам по мере продвижения от основания к верхней части разреза. Позже Е. Юнай и Х. де Брюйн (Ünay, de Bruijn, 1998) изучили материалы по мелким млекопитающим из богатых лигнитом отложений вблизи бурогоугольной шахты Пекеджик. Они отнесли фауну с *Mimomys-Borsodia* к позднему вилланию, современному раннему плейстоцену. Недавняя ревизия стратиграфии осадочной толщи Пекеджика, основанная на био-магнитостратиграфических методах, показала ее прямую корреляцию с максимальным импульсом акчагыльской трансгрессии Каспийского

моря и позволила отнести ее к терминальному позднему плиоцену около ~2,6 млн лет назад (Simakova et al., 2021; Ranjan et al., 2022). Биостратиграфический возраст отложений основан на ассоциации мелких млекопитающих с *Mimomys praepliocaenicus*, *Pitymimomys stranzendorfensis*, *Clethrionomys primitivus* и *Borsodia* ex gr. *praehungarica* (Simakova et al., 2021), относящейся к ранней части MN17, на переходе от позднего плиоцена к раннему плейстоцену (Тесаков, 2004).

В зависимости от ориентации оврагов в долинах Пекеджик разделен на три части. Пекеджик 1 и 2 находятся недалеко от села Пекеджик, а Пекеджик 3 - ближе к селу Дербаша. Нижняя часть Пекеджика 2 представляет собой толщу серых глин с прослоями лигнита. Из крупных млекопитающих здесь были найдены фрагменты бивня и зубной пластины, принадлежащие *Archidiskodon meridionalis* cf. *gromovi* (Simakova et al., 2021; Ranjan et al., 2022).

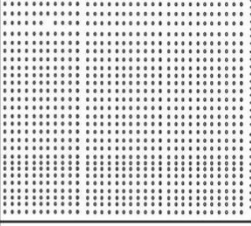
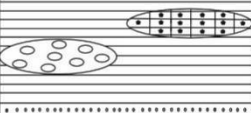
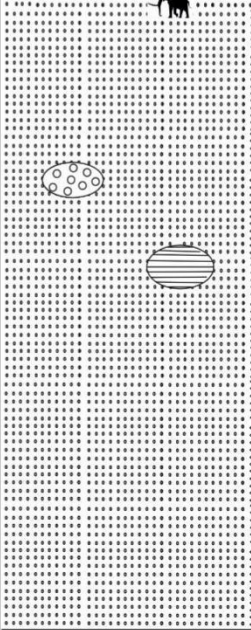
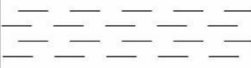
Система	Отдел	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (м)
Четвертичная	Плейстоцен		Суглинки		1,5
			Глина красновато-бурая		0,5
			Пески с линзами гравия и обломками костей		2,5-3
			Глина красно-бурая		0,5
			Линзовидное переслаивание глин, косослоистых песков, песчаников и галечников		1,5
			Пески светло-серые с линзами галечников и глин	<i>Archidiskodon meridionalis gromovi</i> , <i>Anancus arvernensis</i>	5-6
			Алверит		0,5

Рис 16: Разрез местонахождения Сабля (Тесаков, 2004)

Псекупс

Местонахождение Псекупс расположено на левом берегу р. Псекупс ниже по течению станицы Саратовской (Краснодарский край).

В 1939 г. В.И. Громов описал ассоциацию ископаемых млекопитающих из отложений и этот материал, который был собран из нижней части разреза, послужил основанием для выделения псекупского комплекса млекопитающих с руководящей номинативной формой *Archidiskodon meridionalis meridionalis* (Громов, 1948). Дальнейшие исследователи изучали эти отложения в обнажениях по левому берегу р. Псекупс. Все исследователи отмечали трёхчленное строение псекупского разреза: нижние галечники и синие глины, средняя песчано-гравийная толща и верхние галечники (Лебедева, 1963, 1978; Алексеева, 1977а,б, Тесаков, 2004 и др.) (Рис. 17). К сожалению, разрез недоступен для изучения в настоящее время.

Описание приводится по А.С. Тесакову (2004):

В 25–30-метровом обрыве на протяжении 1,5 км от северной окраины станицы Саратовской обнажаются снизу вверх:

1. Песчанистые глины темно-серые, местами голубоватые и зеленоватые, с отдельными гравийными зернами и прослоями гравия. Кверху становятся более песчанистыми. Нижние 5 метров разреза закрыты осыпью. Видима мощность слоя 7,5–10 м.
2. Переслаивание коричнево-серых и желтоватых крупнозернистых песков, глинистых песков, супесей, суглинков с линзами голубоватых глин, гравия. В нижней части толщи выделяется невыдержанный слой темно-серого ожелезненного гравийника и мелкой гальки с прослоями косослоистых грубозернистых песков. Мощность слоя меняется от 0,5 до 4 м. Контакт с нижележащими отложениями местами резкий и неровный, а местами видно фаціальное замещение по латерали глин толщи 1 песчаными осадками самой нижней части толщи 2. Мощность слоя от 8,5 до 12 м.
3. Галечник, состоящий из галек средней окатанности различного диаметра (до 10–15 см). Мощность слоя 1–3 м.

К нижней части средней песчано-гравийной толщи приурочена костеносная линза с остатками мелких млекопитающих, которые впервые изучена Л.П. Александровой (1977), она выделила ее в особую саратовскую фаунистическую группировку, как наиболее древнюю из переходных между хапровским и таманским фаунистическими комплексами.

Позже эти фауны изучались А.С. Тесаковым (2004) и были отнесены к началу верхнего виллафранка, к концу зоны MN17.

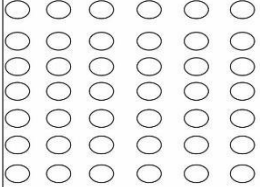
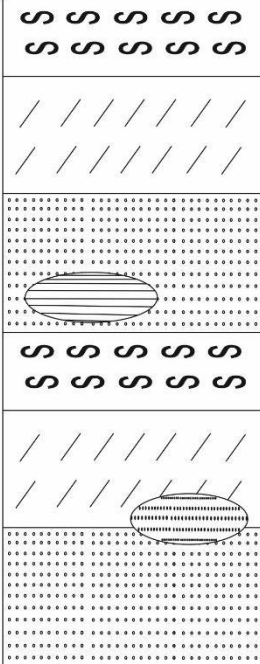
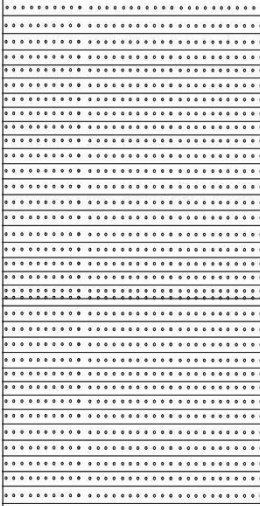
Система	Отдел	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (м)
Четвертичная	Плейстоцен		Галечник		1-3
			Пачка переслаивания песков, глинистых песков, супесей, суглинков, с линзами глин и гравия	<i>Archidiskodon meridionalis meridionalis</i>	8,5-12
			Песчаные глины		7,5-10

Рис 17: Разрез Псекупс (Тесаков, 2004)

Георгиевск

Местонахождение Георгиевск расположено северо-западу от г. Георгиевска (Ставропольский край) на правом берегу реки Кумы. Литология соответствует предыдущим работам, цитируемым в работе Тесакова (2004):

1. желто-бурые суглинки мощностью 1,8–2 м
2. галечники аллювия (размером 1,5–2 м) 45–50 м террасы р. Кумы
3. песчано-глинистая толща дельтовых отложений бурундукской свиты, видимой мощностью 5–6 м. Отложения бурундукской свиты в этом районе имеют мощность до 60 м.

В этом карьере в 6–7 м от поверхности террасы был извлечен полный скелет южного слона *Archidiskodon meridionalis meridionalis* (Рис. 18). По мелким млекопитающим местонахождение датируется началом псекупского фаунистического комплекса и концом зоны MN17 (Громов, 1948).

Синяя Балка

Синяя Балка расположено на Таманском полуострове в районе поселка За Родину (Краснодарский край). Береговая зона Азовского и Черного морей на юге России является одним из важнейших районов изучения плейстоцена в России и Восточной Европе. Местонахождение содержит большое количество крупных млекопитающих (Shchelinsky et al., 2010a).

Обширный фаунистический материал был собран Губкиным в 1914 г., а потом коллекция была расширена за счет коллекций Вассоевича в 1923 г. (Громов, 1948). Литологическое строение разреза приводится многими исследователями (Верецагин, 1957; Лебедева, 1972 и др.) (Рис. 19). Здесь снизу вверх они обнажаются (по Shchelinsky et al., 2010b):

1. Слой 1 в основном сформирован из обломочных отложений и содержит фрагменты твердых песчано-детритовых конгломератов в диапазоне от округленных до угловых (от 5 до 20–30 см). Иногда он также включает в себя ископаемые фрагменты, отдельные обломки доломитизированных песчаников и алевролиты. Слой имеет неравномерный тектонический или гравитационный контакт, на что указывает присутствие зеркал скольжения на границе с нижележащими темными глинами. Мощность слоя 0,4–0,9 м.

2. Слой 2 состоит из светло-серых и желтоватых частиц песка с небольшими обломками коричневого глинистого щебня, обломков породы и изолированных сфероидальных фрагментов песчано-углистых конкреций с включениями мелких обломков ископаемых костей. Мощность слоя 2,0 м.
3. Слой 3 представляет основную часть разреза, так как содержит костяную брекчию. Здесь содержится множество крупных и мелких фрагментов ископаемых костей, которые относятся главным образом к *Archidiskodon meridionalis tamanensis* и *Elasmotherium caucasicum*. Слой также включает в себя множество сломанных и некоторые неповрежденные экземпляры зубов, а также черепа, таза, лопатки, позвонки и фрагменты длинных костей и ребер. Мощность слоя >1,5 м.

Отложения на местонахождении Синяя Балка залегают на высоте 25 м над уровнем моря в виде тектонически/гравитационно смещенного блока, который опрокинут на север и имеет тектонический контакт с темно-серыми глинистыми породами (Shchelinsky et al., 2010б).

В местонахождении Синяя Балка собрана уникальная коллекция ископаемых млекопитающих. В.И. Громов (1948) выделил Таманский фаунистический комплекс с Синей Балкой в качестве типового местонахождения. Он поместил эту фауну в стратиграфическую шкалу континентальных отложений между псекупским и тираспольским комплексами.

Костеносные слои находятся в средней части берегового обрыва Азовского моря, в 300 м к северу от поселка За Родину и почти в 500–600 м восточнее устья Синей Балки. Наиболее поздняя форма южного слона *Archidiskodon meridionalis tamanensis* представлена в обильным ископаемым материалом, что делает Синюю Балку ее типовым образцом для данной местности и Таманского фаунистического комплекса. Возраст местонахождения датируется поздним виллафранком, частью раннего Бухара, частью зоны MQ1. По МСШ он соответствует раннему плейстоцену (Калабрий) (Shchelinsky et al., 2010б; Титов и др., 2012; Титов и др., 2018).

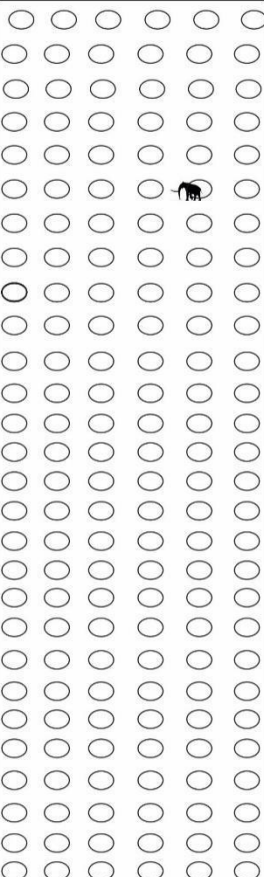
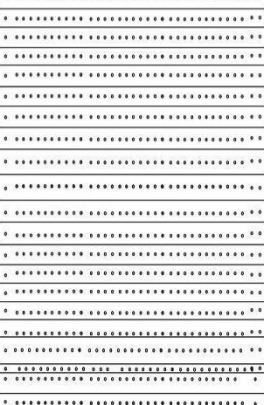
Система	Отдел	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (м)
Четвертичная	Плейстоцен		Суглинки желто-бурые		1,8-2
			галечники	<i>Archidiskodon meridionalis meridionalis</i>	45-50
			Песчаннистые глины		5-6

Рис 18: Разрез Георгиевск (Тесаков, 2004)

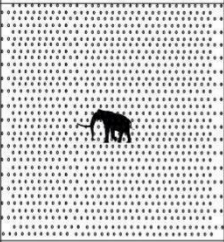
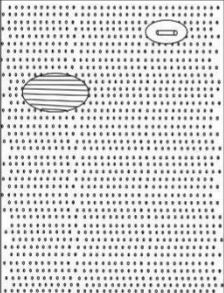
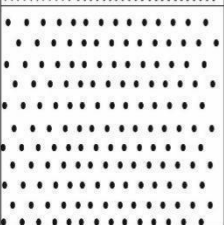
Система	Отдел	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (м)
Четвертичная	Плейстоцен		Костные брекчии	<i>Archidiskodon meridionalis tamanensis</i> , <i>Elasmotherium caucasicum</i> , др.	>1,5
			Пески светло-серые и желтоватых, обломками глинистого щебня, обломками костей		2,0
			Пески		0,4-0,9

Рис 19: Разрез местонахождения Синяя Балка (Shchelinsky et al., 2010б)

Цимбал

Местонахождение Цымбал расположено на Таманском полуострове на восточном берегу Таманского залива Черного моря, на северной окраине пос. Сенной, у кургана Цимбал (Темрюкский район, Краснодарский край). Первым изучил это местонахождение Н.К. Верещагин (1957, 1959). Мелкие и крупные млекопитающие собирались разными исследователями (Александрова, 1964; Громов, 1965; Тесаков, 2004) (Рис. 20).

В южной стенке большого песчаного карьера вскрываются (снизу вверх) (по Тесакову, 2004):

1. Пески белые кварцевые тонкозернистые (разрабатываются карьером). Это так называемые "надрудные" пески, имеющие куюльницкий возраст. Изредка в них встречаются фрагменты ожелезненной древесины. Мощность слоя более 20 м.
2. Галечник сильно ожелезненный, иногда сцементированный, кверху переходящий в жёлтый среднезернистый косослоистый песок с прослоями галечников и гравелитов. Мощность слоя 5 м.
3. Суглинки лессовидные. Мощность слоя 2–10 м.

Н.К. Верещагин (1957, 1959) привел много крупных млекопитающих из Цымбала, из которых наибольший интерес для настоящей работы представляла самая молодая форма южного слона *Archidiskodon meridionalis tamanensis*. Все крупные млекопитающие отсюда отнесены к таманскому фаунистическому комплексу (Громов, 1948).

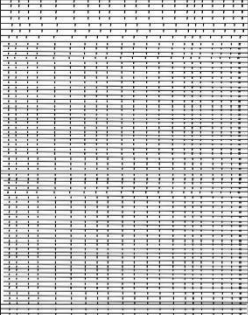
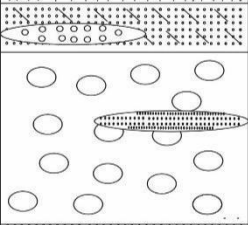
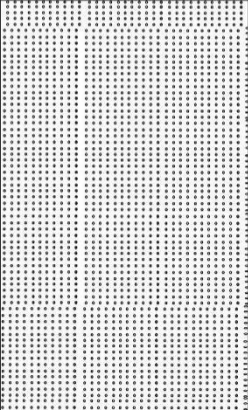
Система	Отдел	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (м)
Четвертичная	Плейстоцен		Суглинки лессовидные		2-10
			Галечники, косослоистые пески с прослоями гальки и гравелитов	<i>Archidiskodon meridionalis tamanensis</i>	5
			Пески белые		>20

Рис 20: Разрез местонахождения Цымбал (Тесаков, 2004)

Верхний Сивалик Индии

Из-за временного трансгрессивного характера литологических границ в сиваликских отложениях исследователи в последние несколько десятилетий стали использовать для обозначения границ биостратиграфические интервальные зоны (Nanda, 1997a, 2002). Литологические разрезы Верхнего Сивалика в Индии скоррелированы с биостратиграфическими горизонтами. В целом Верхний Сивалик делится на две

интервальные зоны: *Elephas planifrons* и *Elephas hysudricus*. Они подробно обсуждаются в последующих главах.

В области развития отложений Верхнего Сивалика в Индии особенно информативны три региона – Чандигарх, Джамму и Кашмир, в которых получено много данных по мелким и крупным млекопитающим, и особенно по ископаемым слонам. Во всех трех регионах частично представлены татротская (Пред-пинджорскую, 3,6–2,6 млн лет назад) и пинджорская фауны (2,58–0,63 млн лет назад). Пилгрим (1913) первым описал литологические разрезы всей сиваликской серии на основе фаунистических ассоциаций, так как прямые литологические корреляции были невозможны.

Общую литологическую характеристику Верхнего Сивалика дали Тандон и др. (по Tandon et al., 1984) (Рис. 21):

1. формация Валунных конгломератов представлена мощными конгломератами с гальками и валунами, залегающими в песчано-алевритовом матриксе и чередующимися со слоями песчаника и глины. Мощность 155 м.
2. формация Пинджор представлена мелкозернистыми, средне- и крупнозернистыми песчаниками от коричневого до серовато-коричневого цвета, галечными песчаниками и пестрыми аргиллитами и алевролитами. Мощность 680 м.
3. формация Татрот представлена мелко-, средне- и крупнозернистыми серыми песчаниками, пестрыми аргиллитами и алевролитами. Мощность 210 м.

Типовое местонахождение формации Татрот находится в Пакистане недалеко от деревни Татрот на плато Потвар, а в Индии опорное местонахождение формации Пинджор расположено в районе Чандигарх. Расстояние между двумя районами составляет более 400 км (Tandon et al., 1984; Nanda, 2002, 2008). Общая мощность пинджорской формаций в настоящее время оценивается как 1400 м (Nanda, 2002, рис. 1, 2008, рис. 3).

Что касается ископаемого материала по хоботным, то две нижние формации Верхнего Сивалика демонстрируют очень богатую ископаемую летопись. Во всех местонахождениях, представляющих формацию Татрот, присутствуют *Elephas planifrons*, *Stegodon bombifrons*, *Stegodon insignis*, *Anancus khetpuralensis*, *Anancus perimensis* (Nanda, 2002, 2008; Patnaik, Nanda, 2010). В формации Пинджор, которая хорошо обнажена в регионах Чандигарх и Джамму, встречаются *Elephas hysudricus*, *Elephas platycephalus*, *Stegodon insignis*, *Stegodon pinjorensis*, *Anancus* (= *Pentalophodon*) *sivalensis*, *Stegolophodon stegodontoides* (Nanda, 2002, 2008, 2013; Patnaik, Nanda, 2010)

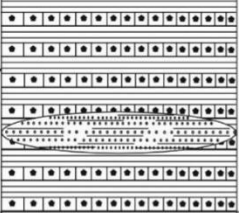
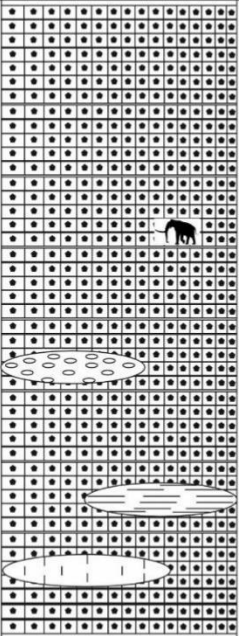
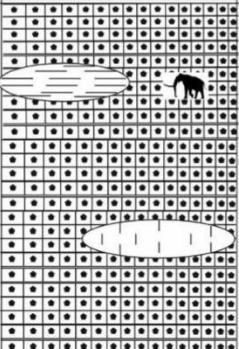
Система	Отдел	Сива Сивалика	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (м)
Четвертичная	Плейстоцен	Валуны-конгломерат		Чередование слоев песчаника и глины, залегающим в песчано-алевритовой матрице		155
		Пинджор		Мелко-, средне-, крупнозернистые песчаники от коричневого до серовато-коричневого, с галечными песчаниками, аргиллитами и алевритами	<i>Elephas hysudricus</i> , <i>E. platycephalus</i> , <i>Stegodon insignis</i> , <i>S. pinjorensis</i> , <i>Anancus sivalensis</i> , <i>Stegolophodon stegodontoides</i>	650
Неогеновая	Плиоцен	Татрот		Мелко-, средне-, крупнозернистые серые песчаниками с аргиллитами и алевритами	<i>Elephas planifrons</i> , <i>Stegodon bombifrons</i> , <i>S. insignis</i> , <i>Anancus khetpuralensis</i>	210

Рис 21: Общий разрез Верхнего Сивалика (Tandon et al., 1984)

Регион Чандигарха

Типовое местонахождение расположено в городке Пинджор, примерно в 11 км к востоку от Чандигарха (Pilgrim, 1913). Названия «Пинджорской фаунистической зоны» и последующей «формация Пинджор» названы в честь этой местности.

Некоторые из самых ранних работ в этом регионе были выполнены Бейкером (Baker, 1835) и Бейкером и Дюраном (Baker, Durand, 1836). Однако местонахождения района

Чандигарх и их фаунистический комплекс получили всемирное признание после того, как Фальконер и Котли (Falconer, Cautley, 1846) опубликовали свою классическую монографию о позвоночных Верхнего Сивалика. За последние 50 лет исследователи обнаружили много новых видов крупных млекопитающих из разных стратиграфических горизонтов региона. В районе Чандигарха ископаемая фауна происходит из татротской (Пред-Пинджор) и пинджорских формациях (Nanda, 1997, 2002, 2008) (Рис. 22). Сообщалось о находках в Верхнем Сивалике различных татротских таксонов в формации Пинджор и пинджорских элементов в формации Татрот о в районе Чандигарха. Затем Нанда (Nanda, 1994) зафиксировал наличие переходной зоны в районе Чандигарха, в которой различные таксоны, принадлежащие к фаунам Татрота и Пинджора, встречаются вместе. Максимальная мощность этой зоны составляет 90 метров (Nanda, Sehgal, 2005).

Литологический разрез региона Чандигарх приведен ниже (по Tandon et al., 1984; Nanda 2002, 2013):

1. Пинджорские отложения характеризуются чередованием коричневых и розовых аргиллитов и серо-зеленых песчаников. Аргиллиты матовые, конкреционные, коричнево-розовые. Песчаники среднезернистые и крупнозернистые, мягкие и среднетвердые, галечно-текучие. Слои имеют небольшие углы падения, и хорошо прослеживаются по простиранию, представляя отличные возможности для сбора ископаемого материала.
2. Пред-Пинджорские пласты состоят из серых и пестрых светлых аргиллитов, которые переслаиваются со средне-крупнозернистыми, мягкими и среднетвердыми песчаниками. Присутствие *Hipparion* и *Proamphibos* и полное отсутствие *Equus* и *Bubalus* указывало на фауну формации Татрот.

В нескольких разрезах из региона Чандигарх были описаны до татротские (пред-пинджорские) и пинджорские отложения. Пласты Пинджор хорошо изучены в разрезах Каранвала (Quaranwala), Масол (Masol), Дхамала (Dhamala), Сурадждпур (Surajpur), Хетпурали (Khetpurali). Важное значение имеет работа геолога Верма (Verma, 1988), который работал в районе Сакети (Saketi), штата Химачал-Прадеш (Himachal Pradesh) и отнес разрезы пред-Пинджорских (татротских) отложения к формации Сакети. Поскольку в этом месте была обнаружена очень богатая татротская фауна, этот разрез толщиной 240 м на индийской стороне, расположенный в Сакети (регион Чандигарх), был определен в качестве опорного разреза для фауны формации Татрот в Индии.

Для пластов Пинджор хорошо изучены разрезы Патиали Рао (Patiali Rao), Надах (Nadah), Гаггар (Ghaggar), Харипур Хол (Haripur Khol). Опорный разрез Патиали Рао, который охарактеризован пинджорской фауной в индийском секторе Сивалика, расположен к западу от города Пинджор, недалеко от Чандигарха. Этот разрез был описан Ранга Рао и др. (Ranga Rao et al., 1995). Толщина разреза составляет 1296 м, а его нижняя граница установлена на уровне 2,6 млн лет назад, что знаменует собой первое появление *Equus sivalensis* на Индийском субконтиненте, совпадающее с границей плио-плейстоцена на уровне 2,58 млн лет назад (Nanda, 2002).

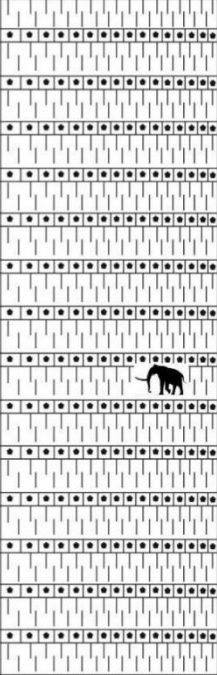
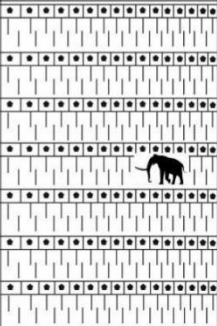
Система	Отдел	Свита	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (м)
Четвертичная	Плейстоцен	Пинджор		Коричневые и розовые аргиллиты и серо-зеленые песчаники	<i>Elephas</i> sp., <i>Stegodon</i> sp., <i>Equus</i> sp., <i>Babulus</i> sp.	1296
Неогеновая	Плиоцен	Пред-Пинджор (Татрот)		Серые аргиллиты с прослоями песчаников	<i>Elephas</i> sp., <i>Stegodon</i> sp., <i>Hipparion</i> sp., <i>Proamphibos</i> sp.	240

Рис 22: Общий разрез регион Чандигарха (Tandon et al., 1984)

Регион Джамму

В Джамму последовательность Верхнего Сивалика делится на три формации, которые в стратиграфическом порядке представляют собой формация песчаника Пармандал (Sandstone-Parmandal), формация Нагрота (Nagrota) и формация валунных конгломератов (Ranga Rao et al., 1988; Agarwal et al., 1993; Nanda, 2013) (Рис. 23).

Описание разреза приводится по работе Нанда (Nanda, 2013):

1. Песчаник Пармандал Песчаники серые и голубовато-серые, крупнозернистые, галечные, многоярусные, тектонические и практически не содержащие ископаемых. Аргиллиты находятся в подчиненном положении.

- Нагротинская формация представляет собой чередование песчаников и аргиллитов. В центральной части он имеет два пласта бентонитизированных туфов. Основываясь на трековом анализе, они датируются $2,8 \pm 0,56$ млн лет и $2,31 \pm 0,54$ млн лет (Ranga Rao et al., 1988).

Ископаемые позвоночных Верхнего Сивалика хорошо известны из районов, прилегающих к городу Джамму. Известными ископаемыми разрезами являются Джамму-Нагрота (Jammu-Nagrota), Пармандал-Уттербени (Parmandal-Utterbeni) и Самба-Мансар (Samba-Mansar) (Nanda, 2013; Nanda et al., 2017). Де Терра и Тейяр (De Terra, Teilhard, 1936) были одними из первых, кто из района Нагрота собрал коллекцию, включавшую *Elephas planifrons*, *Bos* и *Equus*. Из трех формаций, формация нагрота имеет самый богатый фаунистический комплекс, в котором присутствуют как татротская, так и пинджорская фауны (Nanda, 2013). На разрезе Пармандал-Уттербени его мощность составляет около 1680 м (Nanda et al., 2017). Район Джамму очень важен для настоящего исследования, так как здесь была описана самая древняя находка *Elephas planifrons*, датируемая 3,6 млн лет назад (Agarwal et al., 1993).

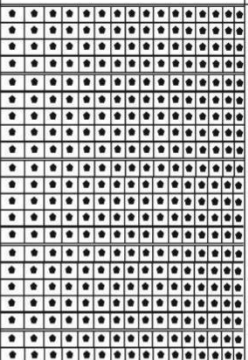
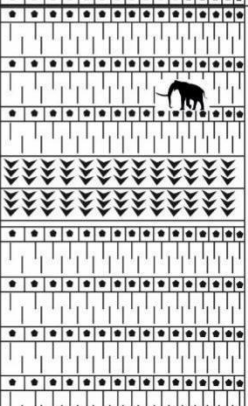
Система	Отдел	Свита	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (м)
Четвертичная	Плейстоцен	Песчаник-Пармандал		Песчаники серые и голубовато-серые		
		Нагрота		Чередование песчаников и аргиллитов, центральная часть имеет два слоя бентонитизированных туфов	<i>Elephas hysudricus</i> , <i>Stegodon bombifrons</i> , <i>Equus sivalensis</i> , <i>Hemibos acuticornis</i>	

Рис 23: Общий разрез региона Джамму (Nanda, 2013)

Регион Кашмир

Плио-плейстоцен Кашмирского региона представлен отложениями формации Карева. Они разделены на две литологические единицы: нижняя Карева и верхняя Карева (Рис. 24). Отложения Нижней Каревы имеют пологое падение и лучше обнажаются на фланге Пир-Панджал (Pir-Panjal flank) и имеют несогласный контакт с вышележащими почти горизонтальными отложениями Верхней Карева, которые лучше обнажаются на гималайском фланге (Himalayan flank) (Kotlia, 1990).

Описание разреза приводится по работе Котлия (Kotlia, 1990):

1. Лёссовые отложения, приуроченные к темногумусовым слоям (палеопочвам)
2. Верхняя Карева состоит из слоистых аргиллитов, песчаников и отдельных конгломератных слоев, но без лигнитов.
3. Нижняя Карева характеризуется аргиллитами, рыхлыми песчаниками, буроугольными пластами и горизонтами конгломератов.

Наиболее хорошо обнаженные разрезy Нижней Каревы находятся вдоль р. Рембиара (Rembiara) и Ромуши (Romushi). Разрез Хирпур (Hirpur) на р. Рембиара является типовым разрезом для нижней части Нижней Каревы, примерно в 67 км к юго-западу от Сринагара (Srinagar). Разрез Ромуши образует верхнюю часть Нижней Каревы и расположен вдоль р. Ромуши. Хорошо обнаженные разрезy Верхней Каревы находятся в Сомбуре (Sombur) и Бурзахоме (Burzahom). Разрез Сомбур находится примерно в 18 км к юго-востоку от Сринагара, а разрез Бурзахом - примерно в 12 км к северо-востоку от Сринагара (Kotlia, 1990).

Основание формации Карева простирается до палеомагнитной эпохи Гилберта. Разрез Хирпур датируется как 3,4—2,0 млн лет назад. Разрез Ромуши датируется 2,4—0,2 млн лет. Разрез Сомбур надежно коррелируется с хроном Брюнес, и следовательно, моложе 770 тыс. лет назад (Kotlia, 1990). Горизонт, расположенный в Бурзахоме, стратиграфически находится на 20 м ниже толщи лёссовой. Поскольку лёссы начали откладываться в Кашмирской долине около 200 тыс. лет назад, можно с уверенностью считать, что нижележащие отложения Карева в Бурзахоме немного старше 200 тыс. лет назад (Kotlia, 1990).

Находки крупных млекопитающих в районе Кашмира включают *Hexaprotodon*, *Cervus punjabiensis*, *Equus sivalensis*, *Cervus sivalensis*, *Canis vitastensis*, *Bos*, *Sus*, *Felis*, *Rhinoceros*, *Sivatherium* (Kotlia, 1990; Nanda, 2008; Patnaik, Nanda, 2010). Что касается фауны

хоботных, в этом регионе они редки. Были обнаружены только остатки *Elephas* cf. *hysudricus* из Верхней и Нижней Каревы.

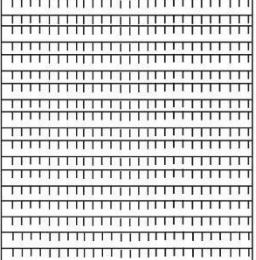
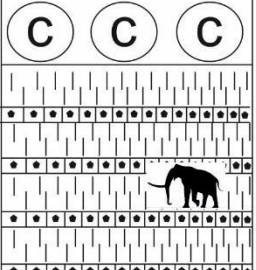
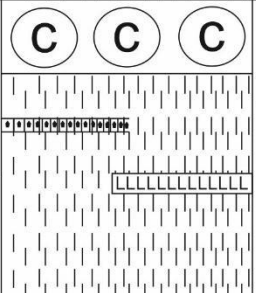
Система	Отдел	Свита	Литология	Описание	Фаунистический состав	Мощность (м)
Четвертичная	Плейстоцен	Верхний Каревас		Лессовые отложения		
				Слоистые аргиллиты, песчаники и слои конгломерата	<i>Elephas hysudricus</i> , <i>Equus sivalensis</i>	
Неогеновая	Плиоцен	Нижний Каревас		Аргиллиты, рыхлые песчаники, буроугольные пласты и горизонты конгломератов		

Рис 24: Общий разрез региона Кашмир (Kotlia, 1990)

Пост-сиваликские регионы

Центральная Индия (долина Нармада)

Теобальд (Theobald, 1860) был первым, кто провел систематическое исследование бассейна Нармада и разделил основные отложения и фауну Нармада на нижний и верхний горизонты. Различается также и фауна, обнаруженная в обоих горизонтах (Badam, Sathe, 1995). Нижний горизонт (более древний) отнесен в основном к среднему плейстоцену, а Верхний горизонт (более молодой) – к верхнему плейстоцену (Badam, 1984; Nanda, 2008). Известно 16 видов из разрезов среднего плейстоцена и 26 видов из разрезов верхнего

плейстоцена Центральной Индии. Подробный список предоставлен Нандой (Nanda, 2008: таблица 2).

Индо-Гангская равнина

Отложения Индо-Гангской равнины, как и Центральной Индии, подразделяются на более древние и более молодые аллювиальные серии. Регион относительно беден ископаемым материалом. Большинство позднеплейстоценовых местонахождений Индо-Гангской равнины, таких как Калпи (Kalpi), Варанаси (Varanasi), Бхагалпур (Bhagalpur) и Банда (Banda) расположены вдоль течения р. Ямуна (Yamuna). Присутствие пост-сиваликской фауны на всем протяжении реки Ямуна указывает на наличие крупной долины или котловины, по которой эти животные могли свободно передвигаться (Nanda, 2008). Верхнеплейстоценовая фауна Индо-Гангской равнины представлена 26 видами. Подробный список хоботных этой фауны, а также состав других крупных млекопитающих приведен Нандой (Nanda, 2008).

Глава 5. Исследование микроструктуры бивней южных слонов (*Archidiskodon meridionalis*)

Одним из основных исследований, рассмотренных в рамках диссертационной работы автора, был анализ микроструктуры бивня и ее использование в качестве таксономического признака. Работа включала изучение особенностей линий Шрегера, наблюдаемых на изолированных фрагментах бивня, найденного в местонахождении Пекеджик, Восточная Турция. Полученные результаты были использованы для его определения.

Изученные фрагменты бивней были найдены в нижнеплейстоценовых отложениях разреза Пекеджик, расположенного в азиатской части современной Турции (провинция Эрзурум, Восточная Анатолия). По фауне мелких млекопитающих местонахождение Пекеджик датировано поздним плиоценом–ранним плейстоценом (Irritz, 1972; Ünay, de Bruijn, 1998; Simakova et al., 2021).

Исследуемые экземпляры представляют собой фрагменты бивня плохой сохранности, сохранившие округлую форму и потребовавшие реставрации в лаборатории. На самом крупном фрагменте (длина 8,8 см, диаметр поперечного сечения 12 см) были сделаны поперечный и продольный срезы.

Углы Шрегера измеряли непосредственно на образце под микроскопом, а затем повторно по фотографиям. Образец GIN 1176/500 ориентировали относительно поверхности, после чего рассчитывали углы, которые измерялись относительно оси бивня, удаляясь от нее в сторону CDJ. Было проведено несколько измерений (мин. 3), а затем рассчитано среднее значение. Диапазон изменчивости, измеренный для той же области, составил примерно 5° (Ranjan et al., 2022). Углы варьировались в зависимости от места пересечения измеренных линий Шрегера на бивне, поскольку плотность дентинных канальцев менялась от оси бивня до CDJ (Espinoza & Mann, 1993).

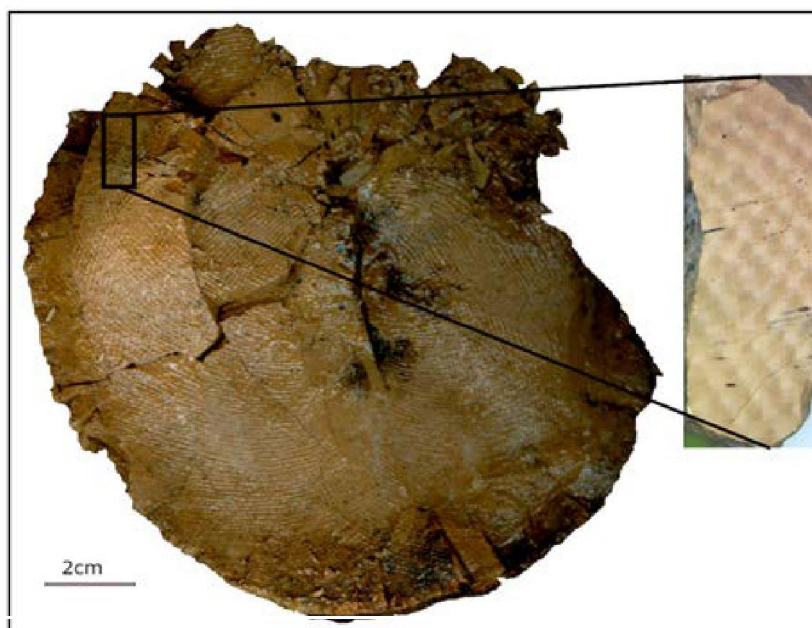


Рис 25: Поперечный срез образца бивня GIN 1176/500 (увеличенное изображение, показывающее пересекающиеся линии Шрегера с рисунком «X» возле CDJ).

При изучении поперечного и продольного среза бивня видно, что для него характерен узор Шрегера «V» возле полости и узор Шрегера «X» возле CDJ (Рис. 25). Углы Шрегера показали широкий диапазон значений от оси до CDJ, с максимальными показаниями в диапазоне 61–109°. Были выявлены более высокие значения угла Шрегера около CDJ (~109°) по сравнению с малыми значениями угла Шрегера около полости (~61°). Длина волны дентинных канальцев измерена на уровне 2,9 мм вблизи оси бивня и уменьшалась в длину примерно до 1,6 мм по направлению к CDJ (Рис. 26) (Табл. 3). Эти результаты согласуются с данными Дж. Трапани и Д. Фишера (Trapani и Fisher, 2003), и М. Абиловой (Ábelová, 2008) и других, описавших эти характеристики бивней у представителей рода *Archidiskodon* (= *Mammuthus*).

Таблица 3. Измерения особенностей бивня образца GIN 1176/500 на основе расстояния от оси бивня до CDJ.

Расстояния от полости бивня	Угол Шрегера (°)		Длина волны (мм)		Узор Шрегера
Около CDJ	109	угол уменьшается	1,6	длина увеличивается	X
Переходная зона	84		1,9		Комбинация V/X

Около полости бивня	61		2,9		V
---------------------------	----	--	-----	--	---

Поскольку изучаемый район находился на стыке между Европой на западе и центральными районами Азии на востоке, в его фауне присутствуют элементы обоих этих регионов, поэтому было крайне важно сравнить образец бивня ГИН 1176/500 со всеми возможными представителями Elephantidae разного геологического возраста, которые могли существовать на данной территории. Поэтому по литературным данным было проведено сравнение с вымершими родами *Anancus* и *Palaeoloxodon* и современными *Elephas* и *Loxodonta*.

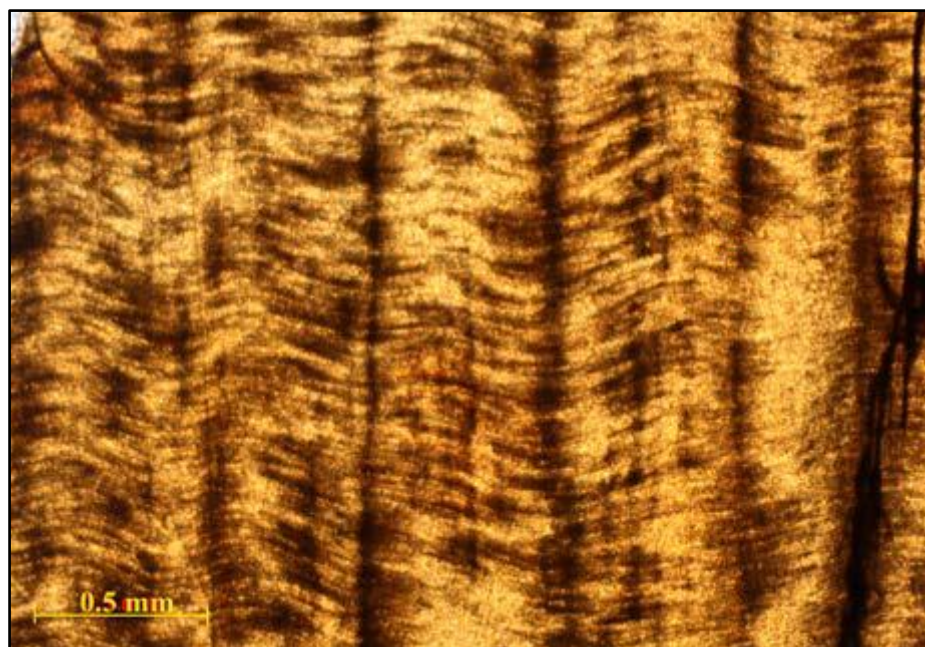


Рис 26: Продольный срез образца бивня GIN 1176/500, показывающий волнообразный набор дентинных канальцев возле CDJ.

От бивней *Anancus* наша находка из местонахождения Пекеджик отличается углом Шрегера и узором Шрегера. Бивень ГИН 1176/500 показывает самые высокие значения угла около CDJ, а у бивня *Anancus* максимальное значение угла наблюдается между полостью бивня и CDJ, и оно уменьшается около CDJ. Бивень *Anancus* показывает комбинацию узора «X» и «С», но с самой высокой концентрацией узора «С» около самых высоких значений угла (Palombo, Villa, 2001; Trapani, Fisher, 2003). Комбинация этих признаков отличает бивень из местонахождения Пекеджик от такового у представителей *Anancus* (Ranjan et al., 2022). Виды рода *Palaeoloxodon* имеют углы Шрегера, сравнимые с современными *Elephas* и *Loxodonta*, то есть их показания внешнего угла Шрегера очень высоки, выше 110°

(Palombo, Villa, 2001; Agiadi, Theodorou, 2005). Для сравнения, они намного выше, чем у нашего образца. Следовательно, экземпляр ГИН 1176/500 не относится к представителям ни *Palaeoloxodon*, ни *Elephas*, ни *Loxodonta*.

Сравнение полученных результатов с данными по другим представителям *Mammuthus* и *Archidiskodon* из разных областей и разного геологического возраста показали хорошую сходимость и дают хорошую основу для определения исследуемых образцов. Принимая во внимание известный геологический возраст (поздний плиоцен-ранний плейстоцен) местонахождения (Пекеджик, Восточная Турция), где был найден бивень ГИН 1176/500, и измерения его различных характеристик, можно утверждать, что этот бивень принадлежал представителю вымершего рода *Archidiskodon*.

Это исследование показало, что морфология фрагментов бивня, в том числе и их изолированных фрагментов, могут быть использованы для таксономической идентификации до родового уровня (Ranjan et al., 2022).

Глава 6. Исследование микроструктуры эмали зубов южного слона (*Archidiskodon meridionalis*)

Относительная толщина эмали у представителей семейства Elephantidae является важным диагностическим признаком не только для определения высокоранговых таксонов, но и для внутривидовой таксономии (Ferretti, 2007; Virág et al., 2014). В Европе было проведено множество исследований, посвященных изучению эмали представителей линии *Mammuthus* (Fisher et al., 1998; Palombo, Villa, 2001; Trapani, Fisher, 2003; Ábelová, 2008), но южные слоны из Восточной Европы в этом отношении изучены слабо. Данная глава посвящена анализу микроструктуры эмали зубов *Archidiskodon meridionalis* и ее применение для филогенетического анализа.

Автор изучал эмаль зубов восточноевропейских меридионоидных слонов рода *Archidiskodon* из разных плио-плейстоценовых местонахождений юга Восточной Европы и Турции. Эмаль имеет ярко выраженную призматическую микроструктуру и обладает высокой устойчивостью к химическим изменениям в процессе фоссилизации или диагенеза (Ferretti, 2003; Białas et al., 2021). Работа была сосредоточена в основном на толщине внутренних слоев эмали, а также на определение внутренней призматической структуры (Ранджан, Титов, 2022). Образцы эмали были взяты из зубов найденных в шести плио-плейстоценовых местонахождениях европейской части юга России (Белореченск, Ливенцовка, Сабля, Псекупс, Синяя Балка, Цимбал) и одного в Восточной Турции; (Пекеджик). Исследование является первым в своем роде для эмали коренных зубов всех 4 подвидов южного слона (Ранджан, Титов, 2022; Ranjan et al., 2023). К сожалению, из-за нехватки материала не была проанализирована эмаль моляров, принадлежащих к линии *Elephas* с Индийского субконтинента. Образцы были подготовлены с использованием принципов, изложенных в главе 2.

Внутреннее строение большинства образцов было одинаковым. Это подтверждает идею о том, что у одних и тех же видов/подвидов из одного и того же места, обитавших в одинаковых условиях и имевших сходные пищевые привычки, тип стирания зубов и пространственное распределение эмалевых структур в зубе (Schmelzmuster) были сходными.

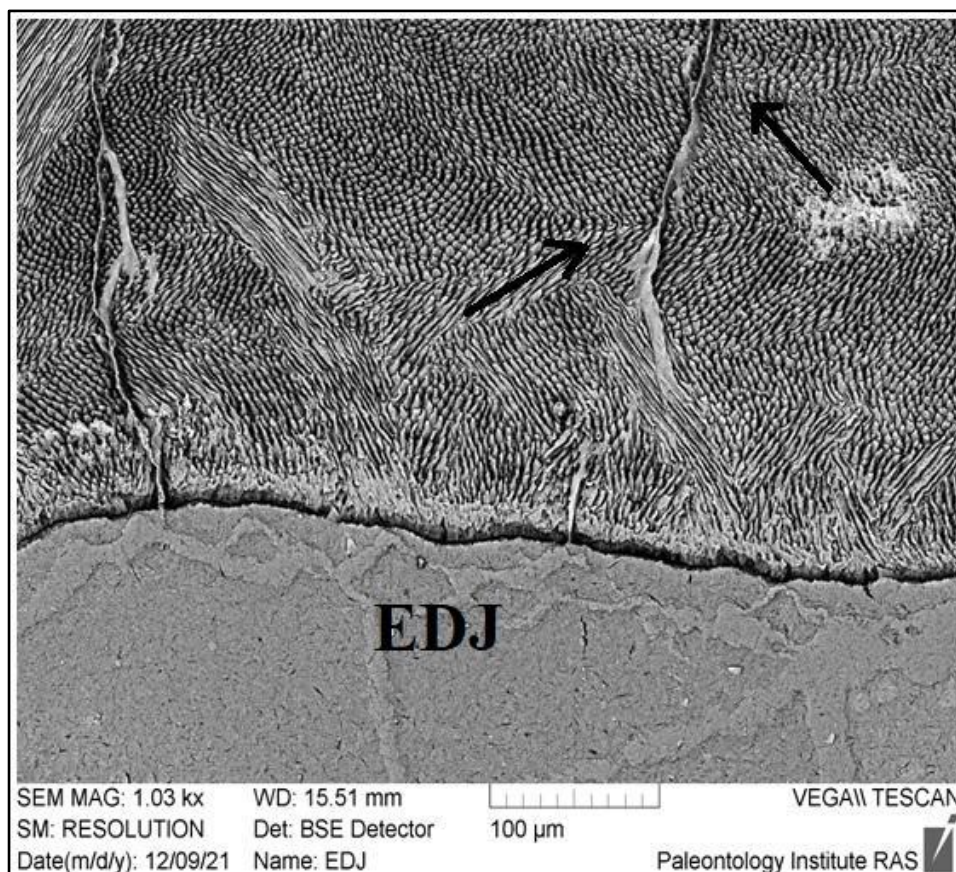


Рис 27: ГИН 300/18, МЗ, срез внутреннего слоя эмали с границей EDJ, показывающий 3DE. Стрелками показаны направления пучков призм

Вблизи EDJ ориентация призм была нерегулярной без четкой структуры. Эта часть эмали представляет собой внутренний слой эмали и имеет трехмерную структуру эмали (3DE) (Рис. 27). Видны параллельные призмы, образующие пучки разной толщины, расходящиеся в разные стороны.

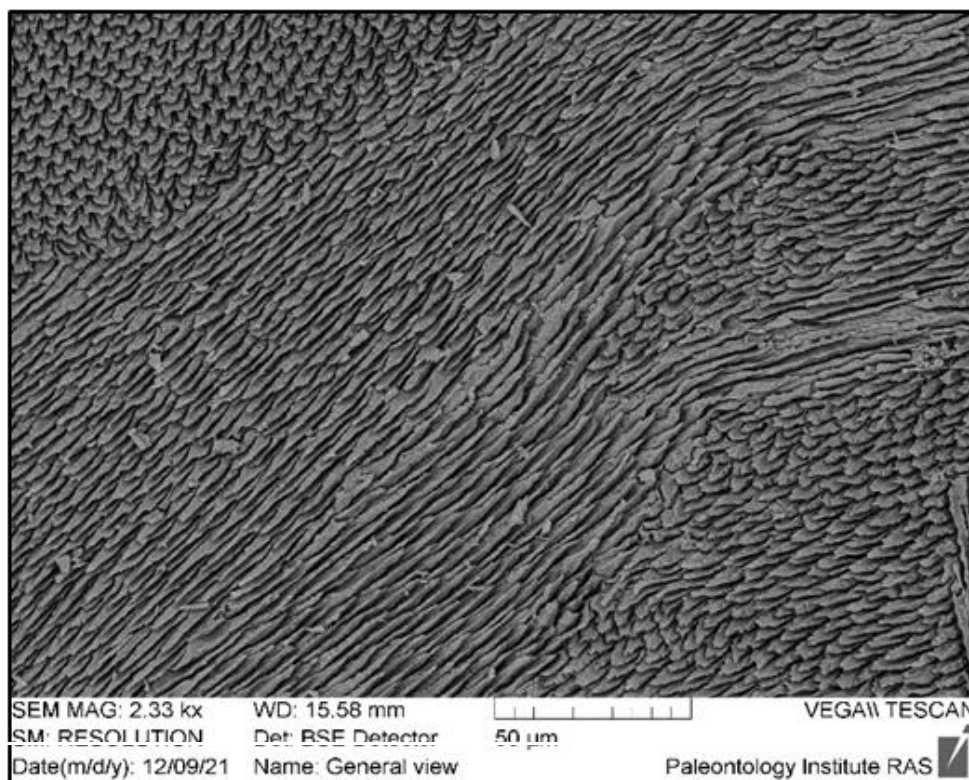


Рис 28: ГИН 270/9, МЗ, нерегулярный HSB с высокой степенью пересечения

В среднем слое призмы поднимались к наружной поверхности эмали. Это характерно для структуры полос Хантера-Шрегера (HSB) (Рис. 28). Призмы располагались параллельно и образовывали пучки разной толщины под углом к призмам в соседних слоях. Граница между средним и внешним слоем отмечена резким уменьшением наклона призм. Они стали параллельны окклюзионной плоскости (аналогично ориентации призм во внутреннем слое). Непосредственно перед эмалево-цементным соединением (ECJ) располагался тонкий безпризматический слой (PE). При измерении и фотографировании трех слоев эта безпризматическая часть практически не отличалась от внешнего слоя, поэтому ее измеряли вместе с внешним слоем. ECJ показал массивные складки, а эмаль показала выпуклость вдоль границы (Рис. 29). HSB, RE и PE типичны для плацентарных млекопитающих, а 3DE типична для хоботных (Ferretti, 2003).

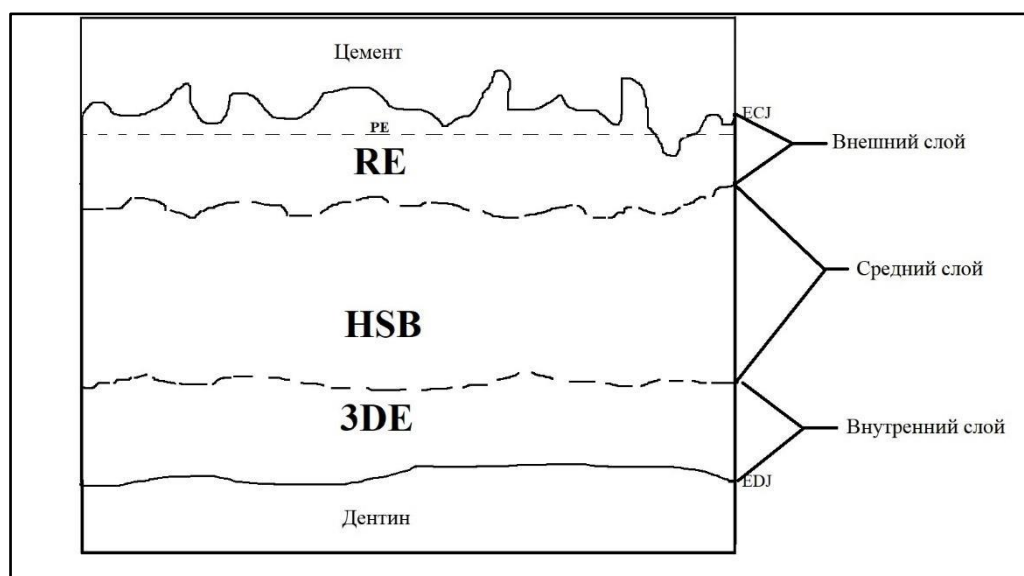


Рис 29: Схематическое изображение среза эмали M3 *A. meridionalis*

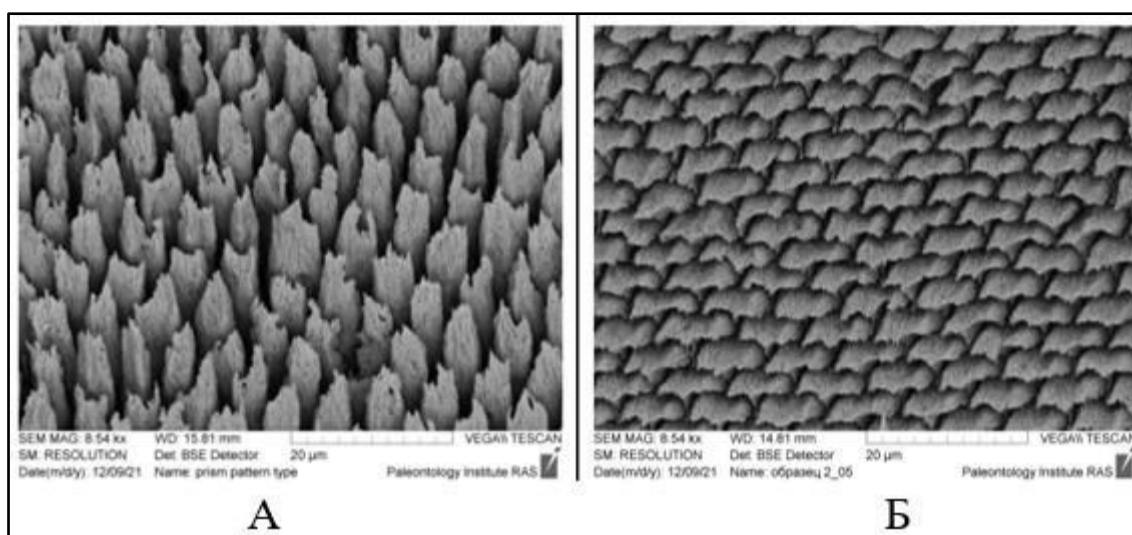


Рис 30: А – ГИН 300/18, МЗ, внутренний слой эмали с призмами, показывающими поперечное сечение замочной скважины; Б – ГИН 300/113, МЗ, средний слой эмали с призмами, показывающими поперечное сечение листьев гинкго

Большинство образцов имело арочный призматический узор, который располагался горизонтальными рядами, характерными для хоботных. На макрофотографиях наиболее отчётливо виден узор эмали в виде замочной скважины (key-hole pattern) (Рис. 30А) и листьев гинкго (ginkgo-leaf pattern) (Рис. 30Б) (Ранджан, Титов, 2022).

Изученные образцы заметно различались по толщине внутреннего слоя. В образцах из более «молодых» (геологически) находок средний слой эмали был шире, чем в образцах из более древних отложений (Ранджан, Титов, 2022; Ranjan et al., 2023).

Все образцы эмали были получены из моляров М3/m3. Общая толщина трех слоев измерялась и сравнивалась. Средний слой эмали, который обеспечивает наибольшую устойчивость к износу, вызванному жеванием (Ferretti, 2003), был наиболее показательным для эволюционного паттерна, наблюдаемого у южных слонов. В частности, относительная толщина самого внешнего слоя, в котором эмалевые призмы параллельны жевательной поверхности и, соответственно, эмаль менее износостойка, уменьшилась при переходе от *A. m. rumanus* к *A. m. tamanensis* (Ranjan et al., 2023). Напротив, относительная ширина среднего слоя, образованного призмами, которые расположены под углом к жевательной поверхности (что делает эмаль более износостойкой), увеличилась.

Таблица 4. Относительная толщина слоев эмали южных слонов

Таксон	Количество образцов	Местонахождение	Относительная толщина слоев эмали (%)		
			Внутренний слой	Средний слой	Внешний слой
<i>Archidiskodon meridionalis rumanus</i>	2	Белореченск	24	42	34
<i>A. m. gromovi</i>	4	Сабля, Хапры, Пекеджик	23	48	29
<i>A. m. meridionalis</i>	1	Ливенцовка	13	67	20
<i>A. m. tamanensis</i>	5	Синяя Балка	10	71	19
<i>Mammuthus primigenius</i>	2	Сибирь	9	78	13

Эволюционным трендом этой филогенетической линии является увеличение среднего слоя эмали за счет общей толщины внутреннего и внешнего слоев (Рис. 31). Средний слой древнейшего подвида южного слона *Archidiskodon meridionalis rumanus* был самым тонким, а наиболее прогрессивная форма *A. m. tamanensis* имел самый толстый средний слой эмали среди всех 4 подвидов. Для сравнения также была измерена эмаль зуба МЗ *Mammuthus primigenius* из Сибири. Эмаль *M. primigenius* показала самый толстый средний слой эмали из всех исследованных образцов. В таблице 4 показана относительная толщина слоев эмали всех 4 подвидов *A. meridionalis* и *M. primigenius*.

Эволюция четырёх подвидов южного слона охватывает примерно 2,2 миллиона лет. Моляры за это время претерпели следующие морфологические изменения: увеличение высоты коронки, увеличение общего числа эмалевых пластин и истончение эмали, при

увеличении его среднего слоя. Это служило адаптацией к увеличению доли травянистой растительности и абразивного материала в пище на фоне постепенной аридизации ландшафтов (Ранджан, Титов, 2022).

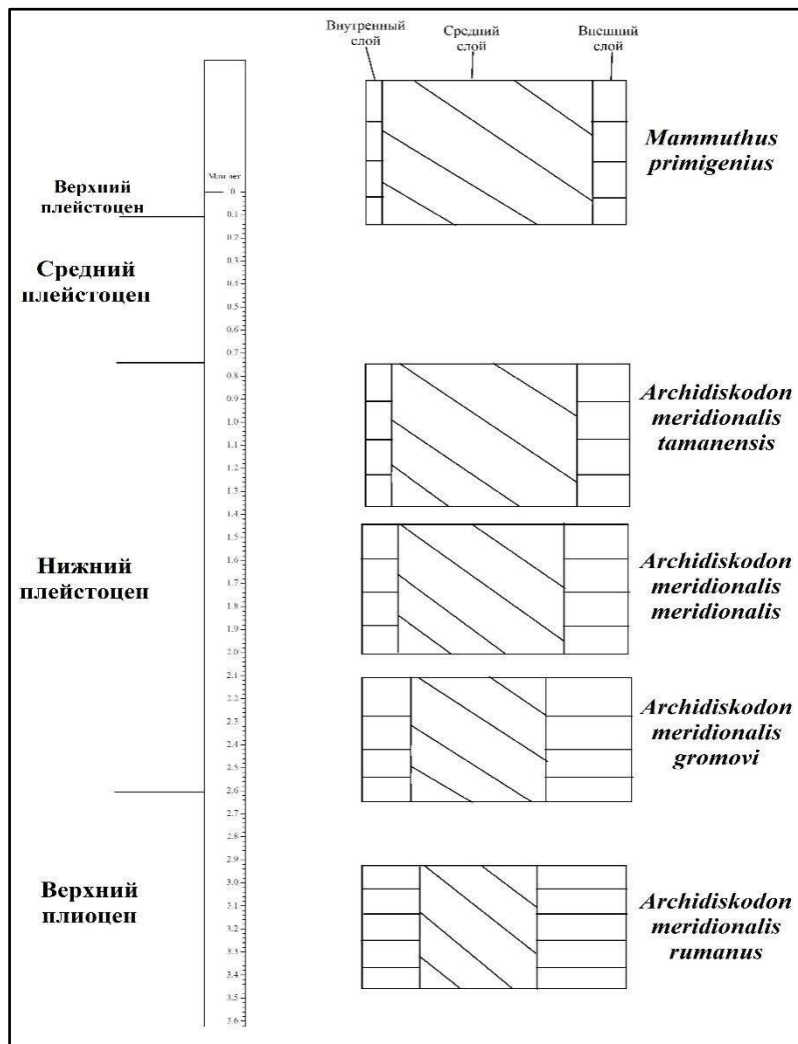


Рис 31: Схематическое изображение дифференциации толщины эмали у четырех последовательных подвидов южных слонов *A. meridionalis* и *Mammuthus primigenius*. Измерения приведены в таблице 4

Полученные результаты показывают, что наблюдаемая разница в толщине эмали щечных зубов линии южного слона является хорошим диагностическим признаком для филогенетического анализа. Вместе с тем, во всех ранее опубликованных работах указано, что для микроструктурного анализа эмаль следует срезать в сагиттальной плоскости (Ferretti, 2003; Virág et al., 2014; др.). Автор в своей работе сравнил результаты как сагиттального, так и поперечного сечений, и обнаружил, что они совпадают. Поэтому автор предлагает также использовать поперечные срезы для изучения микроструктуры эмали.

Глава 7. Биостратиграфическое значение ископаемых хоботных юга Восточной Европы и области распространения Верхнего Сивалика

Географически расположенные между Европой и Индийским субконтинентом, юг Восточной Европы и регион Сиваликского хребта Гималаев Индии находятся на перекрестке межконтинентальных миграций. Именно по этому маршруту возможно происходила миграция фауны млекопитающих между в плиоцене и плейстоцене. Оба этих региона известны чрезвычайно богатой летописью ископаемых позвоночных причем в этих регионах происходит первое появление некоторых родовых таксонов. Часть этих таксонов играют важную роль в качестве биохронологических маркеров. Эти таксоны одновременно также помогают понять эволюцию позвоночных, приспособляемость к окружающей среде и пищевые адаптации. Ископаемая летопись в обоих регионах документирует сопоставимые линии крупных млекопитающих. Одной из групп млекопитающих, имеющей таксономическое разнообразие и широкое распространение в обоих этих регионах, является отряд хоботных (Proboscidea).

Первое появление слонов в Евразии произошло в позднем плиоцене (Obada, 2010; Patnaik, 2016; Rabinovich, Lister, 2016; Titov et al., 2023). Однако оба региона в плио-плейстоцене демонстрируют сильные различия фауны хоботных на уровне рода и вида. При этом отмечаются и черты сходства между двумя ассоциациями. Датта и Григореску (Dutta, Grigorescu, 1973) одними из первых пытались сопоставить фауну млекопитающих между двумя регионами, но их работа была предварительной. С тех пор было сделано много новых открытий ископаемых остатков слонов. Прогресс в био-магнитостратиграфии, в том числе биохронологии млекопитающих, позволил заметно уточнить корреляции региональных стратиграфических подразделений.

Фаунистические комплексы юга Восточной Европы

Шкала комплексов млекопитающих, разработанная Громовым (1939, 1948) на юге Восточной Европы и позднее уточненная его последователями (Александрова, 1964; Лебедева, 1972; Вангенгейм, Зажигин, 1982; Тесаков, 2004), нашла широкое применение в биохронологических исследованиях.

Фауны и фаунистические элементы урывского, хапровского, псекупского, таманского, тираспольского, хазарского и верхнепалеолитического (мамонтового) комплексов уверенно выделяются в разных районах Евразии (Громов, 1939, 1948; Алексеева, 1977; Вангенгейм, 1977; Baigusheva et al., 2001; Тесаков, 2004; Титов, 2008; Baigusheva, Titov, 2012; и др.). Удревнение международной нижней границы квартера до

2,6 млн лет формально включило хапровский комплекс в состав плейстоценовых (Тесаков, 2021). Комплексы Громова представляют собой классическую биохронологическую систему, ранжирующую геологическое время на основании биологических событий – стадий мофологической эволюции хоботных (Рис. 32). Комплексы В.И. Громова фактически представляют собой биохроны мамонтоидных слонов, а область их применения совпадает с ареалом их распространения в Евразии. В то же время, являясь единицами комплексного обоснования, эти биохроны перспективны в дальнейшего уточнения положения их границ на основании событий анагенетической эволюции и прохорезов многих групп крупных и мелких млекопитающих (Тесаков, 2021).

Рассмотрим фаунистические комплексы юга Восточной Европы в хронологической последовательности от позднего плиоцена до позднего-раннего плейстоцена.

Урывский фаунистический комплекс

Урывский фаунистический комплекс (УФК) был предложен Е.А. Вангенгейм (Вангенгейм, Зажигин, 1982). Наиболее древняя форма южного слона *Archidiskodon meridionalis rumanus* типична для фаунистической характеристики УФК (Рис. 32). В геологическом отношении УФК соответствует раннему виллафранку, раннему вилланию и зоне MN16 (Тесаков, 2021). На МСШ он соответствует концу раннего плиоцена (закляя) – позднему плиоцену (пьяченцию), временной интервал около 3,7–2,6 млн лет. Критерием нижней границы можно принять появление настоящих цементных полевок рода *Mimomys* ex gr. *hajnickensis*, смены *Propliomys* ex gr. *kowalskii-destinatus* на *P. jalpugensis-topacewskii*, а верхней границы – смены *Mimomys polonicus* на *M. praepliocaenicus*, *Borsodia novoasovica* на *B. praehungarica* (Тесаков, 2021). Некоторые другие млекопитающие, связанные с урывским фаунистическим комплексом по данным по фауне Белореченска (Титов и др., 2023): зайцы *Hypolagus* cf. *brachygnathus*, носорог *Stephanorhinus* sp., большерогий олень *Arvernoceros* cf. *ardei*, быки *Leptobos*, хомяк cf. *Neocricetodon*, лесная мышь *Apodemus* sp., свинья *Sus* cf. *arvernensis* и косуля *Procapreolus* sp., енотовидная собака *Nyctereutes* sp., медведь *Ursus* cf. *minimus*.

Характерные местонахождения: Белореченск, Новотроицкое, Герасимовка-Уразово, Коротояк 1, Урыв 1, Широкино, Симбугино, Кушкуна, Аккулаево, Тулучешты, Чернетешты.

Местонахождения, включенные в исследование: Белореченск.

Хапровский фаунистический комплекс

Комплекс был выделен В.И. Громовым (1948). Первый эволюционный подвид южного слона *A. m. gromovi* считается типовым экземпляром ХФК (Рис. 32). Летопись ХФК по возрасту соответствует среднему виллафранку, позднему вилланию и зоне MN17 (Тесаков, 2021). По отношению к МСШ комплекс соответствует раннему плейстоцену (гелазию), временному интервалу около 2,6–2,2 млн лет, который в настоящее время является стандартным биохроном первой половины раннего плейстоцена для всей Восточной Европы (Титов, 2008). В качестве критерия нижней границы и эволюции южных слонов можно выбрать первое появление полевки *Mimomys praepliocaenicus*, от *A. m. gromovi* к *A. m. meridionalis*, служит критерием верхней границы. Некоторые другие млекопитающие, связанные с хапровским фаунистическим комплексом – *Trogontherium cuvieri*, *Nyctereutes megamastoides*, *Canis* cf. *senezensis*, *Ursus* cf. *etruscus*, *Mustelidae* gen., *Lutra* sp., *Lynx issiodorensis*, *Acinonyx* sp., *Homotherium crenatidens*, *Anancus a. alexeevae*, *Hipparion* sp., *Equus livenzovensis*, *Stephanorhinus* sp., *Elasmotherium chaprovicum*, *Sus strozii*, *Paracamelus* cf. *gigas*, *Eucladoceros* sp., *Arvernoceros* sp., *Cervus (Rusa) philisi*, *Palaeotragus priasovicus*, *Gazellospira gromovae*, *Gazella* sp., *Leptobos* sp.

Характерные местонахождения. Хапры, Мержаново, Морская, Ливенцовка G, Крыжановка 1, 2, Сабля.

Местонахождения, включенные в исследование: Хапры, Ливенцовка, Сабля.

Псекупский фаунистический комплекс

Псекупский ФК был выделен Громовым (1948). Номинативная форма южного слона *A. m. meridionalis* является типовым образцом для этого комплекса (Рис. 32). ПФК соответствует позднему виллафранку, терминальному вилланию и началу бихария, поздней части зоны MN17 и ранней части зоны MQ1 (Тесаков, 2021). В МСШ комплекс соответствует раннему плейстоцену (гелазию и началу калабрия), временной интервал около 2,2–1,6/1,2 млн лет. Нижняя граница (появление *A. m. meridionalis*) древнее Олдувайского палеомагнитного хрона, а переход южных слонов от *A. m. meridionalis* к *A. m. tamanensis* принята за верхнюю границу комплекса. Точная позиция этой смены во времени неизвестно, но она находится в пределах среднего-позднего раннего плейстоцена, 1.6/1.2 млн лет (Титов и др., 2012). Некоторые другие млекопитающие, связанные с псекупским фаунистическим комплексом – *Stephanorhinus* cf. *etruscus*, *Equus* (A.) cf. *major*, *Eucladoceros orientalis*, *Bison*, *Eucladoceros* sp. и *Leptobos* sp.

Характерные местонахождения: Псекупс, Ливенцовка 1–3, Дуздаг, Георгиевск, Сенез, Тегелен, Мукхай, Дманиси.

Местонахождения, которые были включены в исследование: Псекупс, Ливенцовка и Георгиевск.

Таманский фаунистический комплекс

Этот комплекс был выделен Громовым (1939, 1948). Самая молодая и наиболее прогрессивная форма южного слона, *A. m. tamanensis* является типовым образцом ТФК (Рис. 32). ТФК соответствует позднему виллафранку, части раннего бихария, поздней части зоны MQ1, региозонам MQR9-8. По МСШ комплекс соответствует раннему плейстоцену (калабрию), временному интервалу около 1,6/1,2–0,85 млн лет (Титов и др., 2012). Возраст нижней границы таманского комплекса был оценен Э.А. Вангенгейм и др. (1991). Они определили нижнюю границу ТФК на основании находок *A. m. meridionalis* и *A. m. tamanensis* в различных слоях, которые были найдены в обратнонамагниченных апшеронских отложениях между эпизодами Олдувай и Харамилло в разрезе горы Дуздаг (Азербайджан). Учитывая данные по мелким млекопитающим из стратотипа таманского комплекса и близлежащему разрезу Родники 1 (Shchelinsky et al., 2010; Титов и др., 2012; Тесаков и др., 2019), а также биохронологическую корреляцию фауны Синей Балки с фауной Саркела (биохрон MQR8), можно оценить возраст типовой фауны комплекса в интервале 1,2-1,6 млн. лет (Тесаков, 2021). Верхняя граница ТФК помещается в интервале между эпизодом Харамилло и инверсией Матуяма/Брюнес (~0,8 млн лет) по появлению более прогрессивных трогонтериевых слонов (Титов и др., 2012; Тесаков, 2021). Некоторые другие млекопитающие, связанные с таманским фаунистическим комплексом – *Elasmotherium caucasicum*, *Canis tamanensis*, *Canis* (X.) *lycaonoides*, *Lutra simplicidens tamanensis*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Panthera* sp., *Homotherium latidens*, *Equus* (A.) *major*, *E.* (A.) cf. *süssenbornensis*, *Eucladoceros pliotarandoides*, *Bison tamanensis* и *Pontoceros ambiguous*.

Характерные местонахождения. Синяя Балка, Саркел, Ногайск, Коротояк 3с, Роксаланы, Каиры, Раздолье, Романово 1с.

Местонахождения, которые были включены в исследование: Синяя Балка, Цимбал, Саркел.

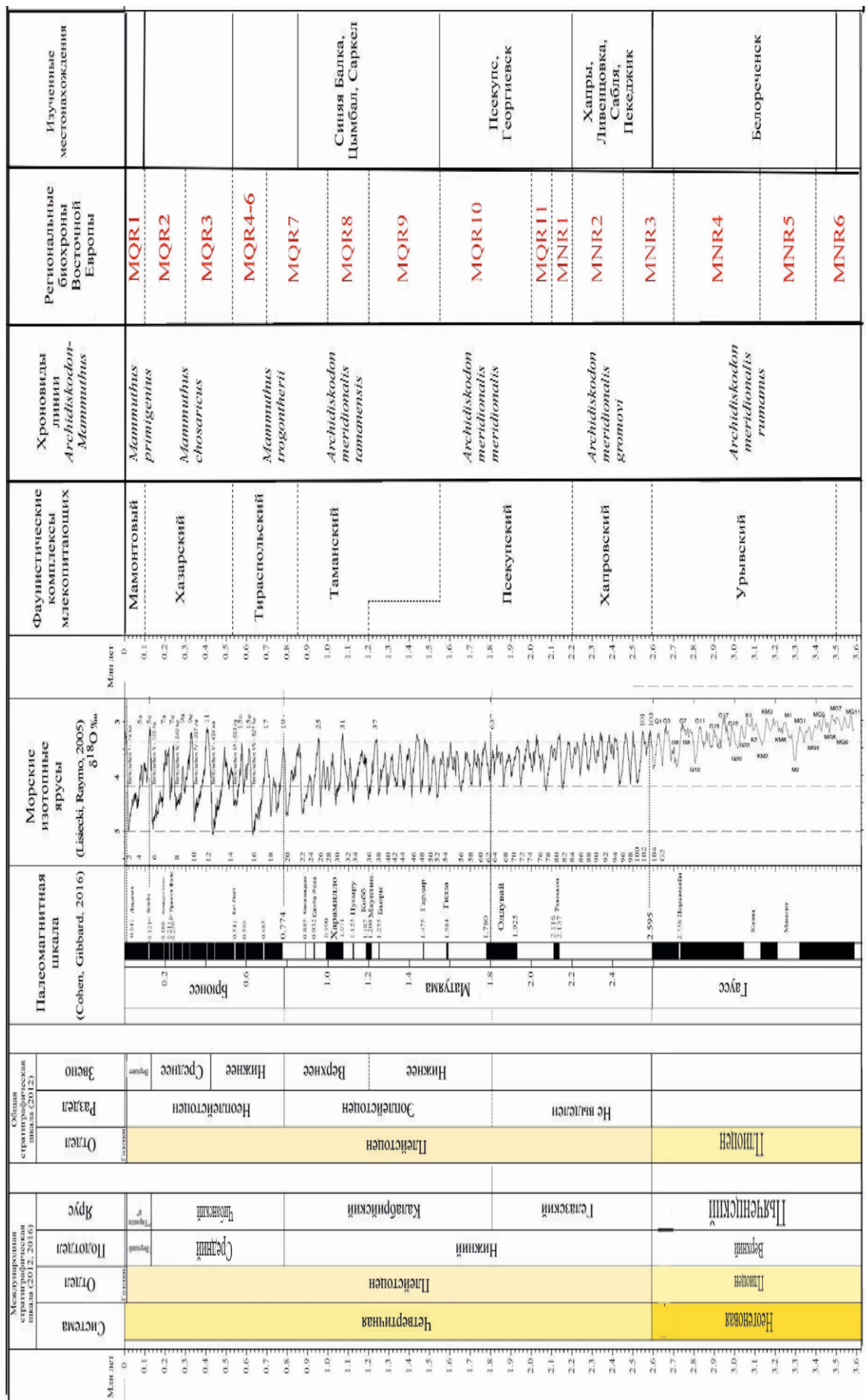


Рис 32: Схема сопоставления комплексов хоботных юга Европейской России с подразделениями стандартной и региональной стратиграфических шкал (Tesakov et al., 2020 с изменениями)

Интервал-зоны Верхнего Сивалика в Индии

Как указано в главе 1, Пилгрим (Pilgrim, 1913, 1934) впервые предложил разделение сиваликских отложений на основе литологии и состава фауны млекопитающих, но, поскольку литологические границы являются диахронными, современные исследователи решили использовать локальные биостратиграфические интервальные зоны, основанные на первые появления таксонов крупных млекопитающих (Barry et al., 1982; Hussain et al., 1992; Agarwal et al., 1993). Поскольку верхняя часть отложений Верхнего Сивалика лучше обнажена в Индии, чем в Пакистане, Группы исследователей под руководством Барри и Хуссейна работали в Верхнем Сивалике в Пакистане, а команда Агарвала работала в индийской части Верхнего Сивалика.

Интервал-зона *Elephas planifrons*

Плиоцен в сиваликском регионе представлен татротской формацией (Рис. 32). Формация Татрот разделена на две интервальные зоны: интервал-зона *Hexaprotodon sivalensis* (5,3–3,6 млн лет) (Barry et al., 1982) и интервал-зона *Elephas planifrons* (3,6–2,6 млн лет) (Barry et al., 1982; Agarwal et al., 1993; Nanda, 1997a). Автором изучена только *Elephas planifrons* интервал-зона, так как она совпадает с первым появлением слонов в Евразии. Типовое местонахождение формации Татрот установлено в Пакистане. Поскольку в это время на территории современных Пакистана и Индии обитала единая фауна, Верма (Verma, 1988) определил региональный опорный разрез мощностью 240 м на индийской стороне, расположенный в Сакети (регион Чандигарх), представляющий фауну татрота в Индии. Локально, интервал-зона соответствует верхней половине формации Татрот. По МСШ интервал-зона коррелируется с позднеплиоценовой (пьяченциу) эпохой, 3,6–2,6 млн лет. Нижняя граница интервал-зоны была предметом постоянных дискуссий, поскольку она проходит в многослойных телах песчаника с диахронным первым появлением *E. planifrons* (Azzaroli, Napoleone, 1982; Johnson et al., 1982; Nanda, 2002).

Первоначально, основываясь на первом появлении *E. planifrons* на субконтиненте, Барри и др. (Barry et al., 1982) установили нижнюю границу на уровне 2,9 млн лет. Позже Хусейн и др. (Hussain et al., 1992), основываясь на более новых находках в Верхнего Сивалика в Пакистане, установили нижнюю границу на уровне 3,35 млн лет назад. Принятый в настоящее время возраст составляет 3,6 млн лет, что означает первое появление *E. planifrons* в районе Джамму (Agarwal et al., 1993; Nanda, 2002). Текущее местонахождение этого материала и его морфометрический анализ отсутствуют. Для точной демаркации границ требуются дополнительные магнитостратиграфические данные. Верхняя граница на

индийской стороне проходит на уровне 2,6 млн лет назад, что совпадает с границей плиоцена плейстоцена и первым появлением *Elephas hysudricus* и *Equus sivalensis* на субконтиненте (Agarwal et al., 1993; Nanda, 2002, 2008). В фаунистическом плане *E. planifrons* интервал-зона содержит богатый комплекс млекопитающих: тут фиксируется первое появление 25 таксонов причем *E. planifrons* и *Stegodon bombifrons* являются наиболее многочисленными и широко распространенными таксонами (Nanda, 2002). Некоторые другие млекопитающие, связанные с интервал-зоной *E. planifrons*: зайцеобразный *Pliosivalagus whitei*, грызуны *Palaeomys* sp., *Rhizomyides saketiensis*, *Rhizomyides* cf. *sivalensis*, *Mus flynni*, *Parapelomys robertsi*, *Hadromys primitivus*, *Protatera* cf. *kabulense*, *Abudhabia* cf. *kabulense*, хоботные *Stegodon bombifrons*, *S. insignis*, *Anancus* (= *Pentalophodon*) *khetpuraliensis*, непарнокопытные *Cormohipparion theobaldi*, парнокопытные *Merycopotamus dissimilis*, *Hippohyus tatroti*, *Proamphibos kashmiricus*, *Probison dehmi*.

Интервал-зона *Elephas hysudricus*

Третья и последняя интервальная зона Верхнего Сивалика — это интервал-зона *Elephas hysudricus* (Рис. 34). Первое появление *Equus sivalensis* на субконтиненте отмечает нижнюю границу интервальной зоны 2,6 млн лет назад, что совпадает с границей плио-плейстоцена 2,58 млн лет назад (Cande, Kent, 1995; Nanda, 2002). Поскольку на границе плио-плейстоцена произошло также первое появление *Equus sivalensis* хорошо охарактеризованной палеонтологическими остатками, интервал-зона *E. hysudricus* была переименована в интервал-зону *Equus sivalensis* (Nanda, 2002). Однако для этого исследования автор использовал прежнее обозначение «интервал-зона *E. hysudricus*». В пакистанской части сиваликского региона первое появление *Elephas hysudricus* датируется на уровне 2,7 млн лет назад (Hussain et al., 1992). Поскольку точная датировка первого появления *Elephas hysudricus* в индийской части Верхнего Сивалика не проводилась, его первое появление принимается на уровне 2,6 млн лет (Nanda, 1997, 2002). Верхняя граница интервал-зоны на всей территории районов Джамму и Чандигарх Индии диахронна, и ее возраст колеблется от 1,79 до 0,6 млн лет (Ranga Rao et al., 1995; Nanda, 2002, 2008) (Рис. 33). Фаунистически, как и более древняя интервал-зона *E. planifrons*, интервал-зона *E. hysudricus* также очень богата: в этот период впервые появляются 48 таксонов. Среди хоботных одними из наиболее распространенных таксонов были *E. hysudricus* и *Stegodon insignis* (Nanda, 2002). Некоторые другие млекопитающие, связанные с интервал-зоной *E. hysudricus*: хоботные *Anancus sivalensis*, *Stegolophodon pinjorensis*, *Elephas platycephalus*, грызуны *Rattus* sp., *Mus linnaeusi*, *Hadromys loujacobsi*, *Tatera pinjoricus*, *Rhizomys pinjoricus*,

зайцеобразные *Caprolagus sivalensis*, непарнокопытные *Equus namadicus*, *Coelodonta platyrhinus*, *Rhinoceros palaeindicus*, *R. sivalensis*, парнокопытные *Sus hysudricus*, *S. falconeri*, *Cervus simplicidens*, *C. punjabiensis*, *Sivatherium giganteum*, *Indratherium majori*, *Giraffa sivalensis*, *Antilope subtorta*, *Damalops palaeindicus*, *Hemibos acuticornis*, *Bubalus palaeindicus*, *Leptobos falconeri*, *Bison sivalensis*, *Bos acutifrons*.

Постсиваликские фауны

Переход от формации Пинджор к валуных конгломератов Верхнего Сивалика в Индии обусловлен усилением гималайского орогенеза и накоплением грубых молассовых отложений. Разрезы валунных конгломератов практически лишены ископаемых остатков (Nanda, 1997, 2002; Patnaik, Nanda, 2010). Другие местонахождения в Индии показали смесь фауны сиваликов и некоторых новых видов, и эти фауны стали известны как пост-сиваликская фауна. Пост-сиваликские фауны отмечены в центральной Индии и на Индо-Гангской равнине (Chauhan, 2008; Nanda, 2008). По возрасту они моложе пинджорской фауны Верхнего Сивалика и датируются средним и поздним плейстоценом. В индийском контексте исследователи используют терминологию верхних и нижних горизонтов (как региональных ярусов), чтобы различать более старые и более молодые слои, содержащие ископаемые (Nanda, 2008).

Эти местонахождения представляют интерес для автора, поскольку являются единственными, в которых был обнаружен материал по хоботным, принадлежащий *Elephas maximus* и *Palaeoloxodon namadicus*, наряду с экземплярами, принадлежащими *Elephas* cf. *hysudricus*, *Stegodon insignis* и *Stegodon ganesa* (Badam, 1979, 1984; Chauhan, 2008; Nanda, 2002, 2008). На уровне видов пост-сиваликская фауна не полностью соответствует фауне Пинджора и указывает на крупномасштабное вымирание фауны Пинджора, а не крупномасштабную миграцию. Тем не менее, наличие 21 общего рода между ними (включая шесть пинджорских видов) указывает на присутствие пинджорских элементов в пост-сиваликских фаунах и некоторую преемственность между фаунами (Nanda, 2008). Некоторые другие млекопитающие, связанные с пост-сиваликскими фаунистическими горизонтами: центральная Индия – грызуны *Hystrix crassidens*, *Bandicota bengalensis*, *Gerbillus* sp., непарнокопытные *Equus namadicus*, парнокопытные *Sus namadicus*, *Cervus duvauceli*, *Hippopotamus namadicus*, *Boselaphus namadicus*, *Bos namadicus*, *Bubalus palaeindicus*, *Gazella benneti*; Индо-Гангская равнина – грызуны *Mus* sp., хищники *Felix* sp., *Panthera* cf. *leo*, *Crocota* cf. *sivalensis*, непарнокопытные *Equus hemionous*, *E. namadicus*,

Rhinoceros sp., парнокопытные *Sus namadicus*, *Hippopotamus palaeindicus*, *Cervus duvauceli*, *Gazella gazella*, *Antelope cervicapra*, *Boselaphus tragocamelus*, *Bos namadicus*, *Bubalus palaeindicus*.

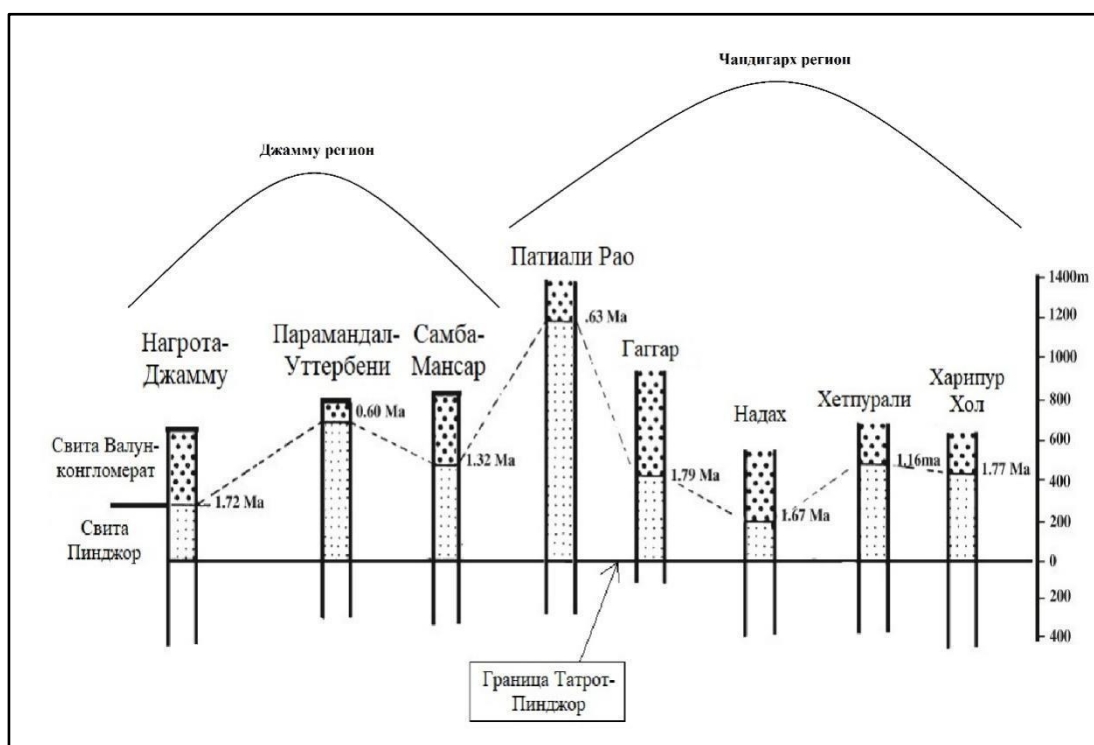


Рис 33: Верхняя граница исчезновения или миграции пинджорской фауны в различных частях регионов Джамму и Чандигарх (Nanda, 2002, 2008 с изменениями)

Биостратиграфическая корреляция

Верхнеплиоценовые и плейстоценовые региональные биостратиграфии юга Восточной Европы и области распространения Верхнего Сивалика были сопоставлены на основе региональных биостратиграфии уже установленных для обоих регионов (Nanda, 2002; Patnaik, Nanda, 2010; Tesakov et al., 2020; Тесаков, 2021).

Две формации Верхнего Сивалика Индии коррелируют с урывским, хапровским, псекупским и таманским комплексами млекопитающих юга Восточной Европы. В обоих регионах наблюдается значительное совпадение фауны на уровне семейства, при этом остатки хоботных служат важным биомаркером (стратиграфическим индикатором). Тираспольский и хазарский фаунистические комплексы несопоставимы с Верхними Сиваликом Индии, так как в нем практически отсутствуют какие-либо фаунистические остатки среднего и позднего плейстоцена. При этом пост-сиваликские местонахождения в Центральной Индии и на Индо-Гангской равнине позволяют составить представление о фауне пост-сиваликского времени (Nanda, 2002, 2008; Chauhan, 2008). Проведена

корреляция различных биостратиграфических зон на основе принятых границ обоих регионов.

Верхний плиоцен

Пьяченский ярус

Для верхнего плиоцена только урывский фаунистический комплекс юга Восточной Европы совпадает с верхней половиной формации Татрота Верхнего Сивалика (Рис. 3). В обоих есть одинаковые таксоны фауны млекопитающих. Gomphotheriidae и Stegodontidae доминировали в формации Татрот с присутствием *Stegodon bombifrons* и *S. insignis*. *Elephas planifrons* из Верхнего Сивалика в Индии был идентифицирован как первое появление семейства Elephantidae на субконтиненте. Поздний плиоцен Индийского субконтинента также знаменует собой последнее появление *S. bombifrons* (Nanda, Corvinus, 2000; Nanda, 2002; Patnaik, Nanda, 2010). *Anancus arvernensis* и *Archidiskodon meridionalis rumanus* представляют собой одни из самых ранних появлений Elephantoida на юге Восточной Европы. *A. m. rumanus* был первым зарегистрированным представителем семейства Elephantidae на юг Восточной Европы.

Нижний плейстоцен

Нижний плейстоцен (2,58–0,77 млн лет) Верхнего Сивалика представлен формации Пинджор в Индии (Nanda, 2002). На юге Восточной Европы этот период представлен тремя комплексами млекопитающих: хапровским, псекупским и таманским (Tesakov et al., 2020). Три объединенных фаунистических комплекса имеют возрастной диапазон 2,6–0,85 млн лет (Титов, 2008; Baygusheva, Titov, 2012; Титов и др., 2012), для сравнения, Верхний Сивалик имеет возрастной диапазон 2,6–0,6 млн лет (Nanda, 2002) (Рис. 3).

Гелазский и Калабрийский ярусы

Фаунистический комплекс, представляющий формацию Пинджора, обычно называемый пинджорской фауной, очень разнообразен. Это ознаменовало первое и пиковое появление нескольких видов хоботных, в то время как некоторые древние формы продолжали существовать в период от позднего плиоцена до раннего плейстоцена, например *Stegodon insignis* (Azzaroli, Napoleone, 1982; Agarwal et al., 1993; Dennell, 2004; Nanda, 2008). *Elephas hysudricus* впервые появляется в раннем плейстоцене Сивалика, его возраст составляет 2,7–2,6 млн лет назад (Nanda, 1992, 1997b, 2002). В формации Пинджора также отмечено появление *Stegodon pinjorensis* и *Stegolophodon stegodontoides* (Nanda,

Corvinus, 2000; Nanda, 2002). *E. hysudricus* можно считать типичным для формации Пинджора, в интервале Гаусс-Матуяма, как в Индии, так и в Пакистане (Opdyke et al., 1979; Hussain et al., 1992; Nanda, 2002).

Комплексы млекопитающих юга Восточной Европы документируют первые и последние появления многих крупных позвоночных. Все три фаунистических комплекса демонстрируют постепенно эволюционирующую и весьма сопоставимую раннеплейстоценовую фауну. Хапровский комплекс млекопитающих (средний виллафранк) характеризуется *Archidiskodon meridionalis gromovi* и поздними формами *Anancus arvernensis* ssp. В псекупском комплексе крупных млекопитающих (поздний виллафранк) доминирует *Archidiskodon meridionalis meridionalis*. В таманском фаунистическом комплексе (конец позднего виллафранка) типичным экземпляром является *Archidiskodon meridionalis tamanensis* наряду с небольшими находками *Phanagoroloxodon mammontoides* (Garutt, 1992; Байгушева, Титов, 2012; Титов и др., 2012; Байгушева и др., 2016).

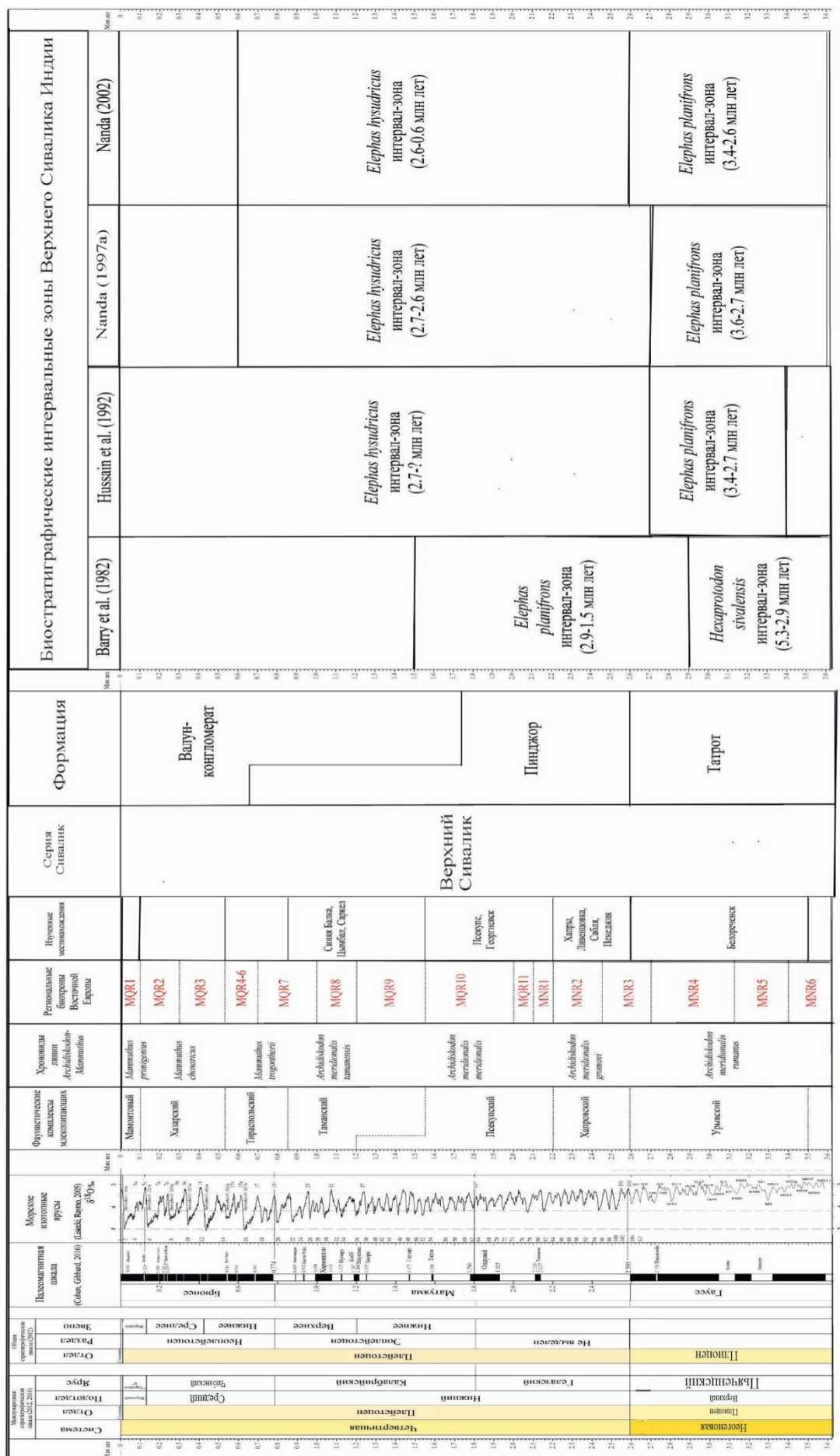


Рис 34: Схема биостратиграфической корреляции плио-плейстоцена юга Восточной Европы, представленного различными фаунистическими комплексами, и Верхнего Сивалика Индии, представленного биостратиграфическими интервалами-зонами.

Средний плейстоцен

Чибанский ярус

Большая часть среднего плейстоцена (0,77–0,12 млн лет) представлена формации валунных конгломератов Верхнего Сивалика в Индии и тираспольским и хазарским фаунистическими комплексами на юге Восточной Европы. Из всех разрезов, представляющих формации Пинджор, в небольшой части разреза Патиали-Рао возле Чандигарха (2,58–0,63 млн лет) и разреза Пармандал-Уттербени возле Джамму (2,58–0,6 млн лет) обнаружены ископаемые слои за границей раннего плейстоцена 0,77 млн лет назад верхние Сивалики Индии (Nanda, 2002; Patnaik, Nanda, 2010) (Рис. 35). Считается, что *E. platycephalus* происходит из формации Пинджор, датируемой началом среднего плейстоцена (Maglio, 1973, см. главу 9). Но основная часть среднего плейстоцена региона Сивалик в Индии лишена ископаемых из-за интенсивной орогенной деятельности Гималаев, приведшей к своего рода локальному вымиранию (Patnaik, Nanda, 2010) или неблагоприятным тафономическим условиям.

Сильная горообразовательная деятельность на севере Индийского субконтинента могла вызвать массовую миграцию к югу и востоку от холмов Сивалик (Nanda, 2008; Patnaik, Nanda, 2010). *Stegodon* spp. и *E. hysudricus* были идентифицированы как некоторые хоботные Верхнего Сивалика, которые были обнаружены при раскопках в бассейнах Нармада и Годавари в Центральной Индии (Nanda, 2008). *Palaeoloxodon* sp. был новым таксоном хоботных, обнаруженным только в среднем и позднем плейстоцене Центральной Индии и Индо-Гангской равнины (Badam, 1979; Chauhan, 2008; Nanda, 2008).

В тираспольском и хазарском фаунистических комплексах юга Восточной Европы доминируют степной мамонт *Mammuthus trogontherii*, *M. chosaricus* и *M. intermedius*. Подобно среднему плейстоцену Верхнего Сивалика, средний плейстоцен юга Восточной Европы характеризуется незначительным присутствием *Palaeoloxodon* sp (см. в главе 9).

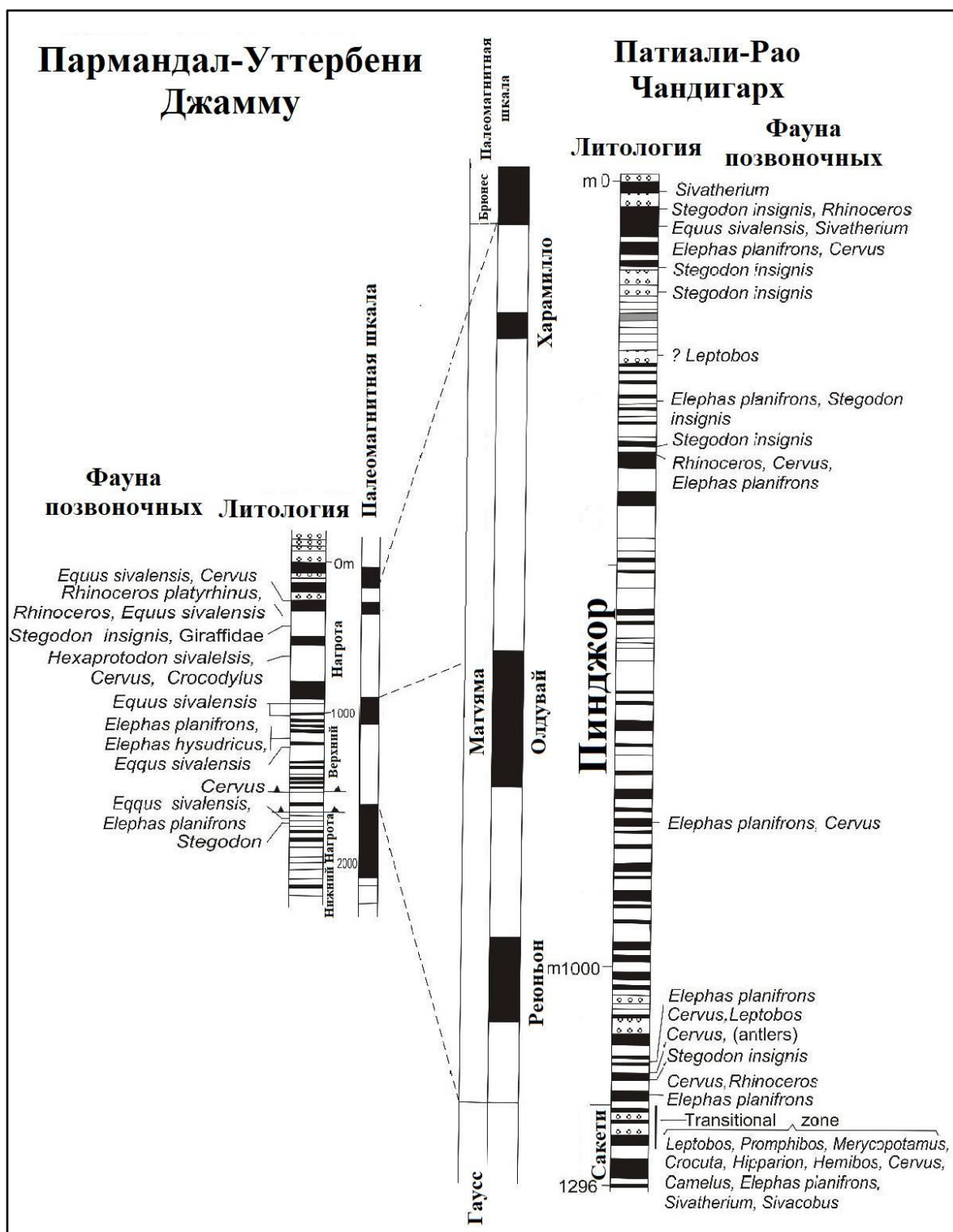


Рис 35: Фауна Пинджора в секции Пармандал-Уттербени в Джамму и секции Патиали Рао в Чандигархе (Nanda, 2002, 2013)

Верхний плейстоцен

Биостратиграфическое сравнение верхнего плейстоцена Верхнего Сивалика и юга Восточной Европы было невозможно из-за отсутствия какого-либо ископаемого материала этого периода в области распространения Сивалика. В то же время в Центральной Индии и

на Индо-Гангских равнинах обнаружены ископаемые материалы, принадлежащий *Stegodon* spp., *Elephas* cf. *hysudricus*, *E. maximus*, *P. namadicus* (Verma et al., 1998; Nanda, 2008; Chauhan 2008; Ghosh и др., 2016). В позднем плейстоцене (период последнего оледенения) на юге Восточной Европы полностью доминирует шерстистый мамонт *Mammuthus primigenius*, морфометрически несопоставимый ни с одним из видов, обитающих на Индийском субконтиненте, благодаря чрезвычайно прогрессивным признакам зубной системы.

Таблица 5. Плио-плейстоценовый хоботных ископаемый комплекс с юга Восточной Европы, области распространения Верхнего Сивалика и центральной Индии

Возраст	Хоботные таксоны	
	Области распространения Верхнего Сивалика и центральная Индия	Юг Восточной Европы
Поздний плейстоцен	<i>Palaeoloxodon namadicus</i> , <i>Stegodon</i> sp., <i>Elephas</i> cf. <i>hysudricus</i> , <i>Elephas maximus</i>	<i>Palaeoloxodon antiquus</i> , <i>Mammuthus primigenius</i>
Средний плейстоцен	<i>Elephas platycephalus</i> , <i>Stegodon ganesa</i> , <i>Palaeoloxodon namadicus</i> , <i>Elephas hysudricus</i>	<i>Mammuthus trogontherii</i> , <i>Mammuthus intermedius</i> , <i>Mammuthus chosaricus</i> , <i>Palaeoloxodon antiquus</i>
Ранний плейстоцен	<i>Elephas hysudricus</i> , <i>Elephas planifrons</i> , <i>Anancus sivalensis</i> , <i>Stegodon pinjorensis</i> , <i>Stegodon ganesa</i> , <i>Stegolophodon stegodontoides</i>	<i>Archidiskodon meridionalis gromovi</i> , <i>Anancus arvernensis alexeevae</i> , <i>Phanagoroloxodon mammontoides</i> , <i>Archidiskodon meridionalis meridionalis</i> , <i>Anancus arvernensis alexeevae</i> , <i>Archidiskodon meridionalis tamanensis</i>
Поздний плиоцен	<i>Elephas planifrons</i> , <i>Anancus khetpuralensis</i> , <i>Anancus sivalensis</i> , <i>Stegodon bombifrons</i> , <i>Stegodon insignis</i> , <i>Anancus</i> sp., <i>Stegodon</i> sp., <i>Stegolophodon</i> sp.	<i>Archidiskodon meridionalis rumanus</i> , <i>Anancus arvernensis</i>

Таблица 6. Стратиграфическое распространение плио-плейстоценовых хоботных с юга Восточной Европы

Возраст	Таксоны		Местонахождения													
		Белореченск	Новотроицк	Урыв	Хапры	Сабля	Псекупс	Ливенцовка	Георгиевск	Синяя Балка	Саркел	Цымбал	Тирасполь	Колкотова Балка	Черный Яр	Сунгир
Верхний плиоцен	<i>Archidiskodon meridionalis rumanus</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Anancus arvernensis</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Нижний плейстоцен (гелазий)	<i>Archidiskodon meridionalis gromovi</i>	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Anancus arvernensis alexeevae</i>	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Phanagoroloxodon mammontoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Нижний плейстоцен (гелазий- калабрий)	<i>Archidiskodon meridionalis meridionalis</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Anancus arvernensis alexeevae</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Нижний плейстоцен (калабрий)	<i>Archidiskodon meridionalis tamanensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-
	<i>Phanagoroloxodon mammontoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Начало среднего плейстоцена	<i>Mammuthus trogontherii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-

	<i>Palaeoloxodon</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
Конец среднего плейстоцена	<i>Mammuthus intermedius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
	<i>Palaeoloxodon</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Верхний плейстоцен	<i>Mammuthus primigenius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+

Таблица 7. Стратиграфическое распространение плио-плейстоценовых хоботных из Верхнего Сивалика и Пост-сивалика Индии

Возраст	Таксоны	Местонахождения														
		Сиваликский район													Пост-сиваликский	
		Чандигарх					Джамму				Кашмир					
		Харипур	Нада	Гагар	Паттали	Сакети	Хетпура	Нагкота	Нагкота	Нагкота	Парман	Ромуши	Сомбур	Бурзахо	Централ	Индо-Гангска
Верхний плиоцен	<i>Elephas planifrons</i>	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Anancus</i> sp.	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Anancus khetpuralensis</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Anancus sivalensis</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Stegodon bombifrons</i>	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Stegodon insignis</i>	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Stegodon</i> sp.	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-
	<i>Stegolophodon</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Нижний плейстоцен	<i>Elephas hysudricus</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-
	<i>Elephas planifrons</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-

	<i>Stegodon insignis</i>	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
	<i>Stegolophodon</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Средний плейстоцен	<i>Stegodon ganesa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
	<i>Elephas platycephalus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
	<i>Palaeoloxodon namadicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
	<i>Elephas hysudricus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Верхний плейстоцен	<i>Stegodon</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
	<i>Palaeoloxodon namadicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
	<i>Elephas</i> cf. <i>Elephas hysudricus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
	<i>Elephas maximus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+

Глава 8. Морфологическое сравнение и скорость эволюции зубов между линиями *Archidiskodon* и *Elephas*

Позднеплиоценовые *Elephas planifrons*, мигрировавшие на Индийский субконтинент из Африки, имели наиболее примитивные характеристики зубов среди всех *Elephas* из Африки (Osborn, 1942; Maglio, 1973). Были проанализированы образцы из региона Чандигарх, Индия, относящиеся к концу позднего плиоцена, наряду с опубликованными данными (Maglio, 1973; Kundal et al., 2017; Kundal et al., 2019). Количество пластин на M3/m3, исключая талоны, составило 10. Зарегистрирована частота пластин 4,2 при средней толщине эмали 3,9 мм. В среднем ламеллярная частота выше, чем у *Archidiskodon meridionalis rumanus*, и толщина эмали по сравнению с ней меньше. Размер M3 *E. planifrons* в среднем на 6% больше, чем у *A. m. rumanus* (Таб. 8).

Моляры *Elephas hysudricus* показали более заметный диапазон размеров. M3/m3 относительно высоки и имеют индекс гипсодонтии в среднем около 1,4. Последние коренные зубы по пропорциям больше, чем их предшественники, и имеют большее количество пластин, около 13 (без талонов). Частота пластин на 10 см показывает диапазон от 6,5 до 5,0. Толщина эмали уменьшена по сравнению с *E. planifrons* и составляет от 2,4 мм до 3,1 мм. Временно *E. hysudricus* попадают в окрестности *A. m. gromovi*. Морфометрически, в среднем, общее количество пластин, и LF для моляров M3/m3 показывают более высокое значение для *E. hysudricus*, чем для *A. m. gromovi*.

E. platycephalus демонстрирует тонко расположенные пластины со средней частотой пластин 5,8. Морфометрически он попадает в диапазон *A. m. meridionalis* и *A. m. tamanensis* с юга Восточной Европы. Средняя частота пластин *A. m. meridionalis* и *A. m. tamanensis* составляют 4,7 и 5,2 соответственно. Скорость эволюции зубов с середины раннего плейстоцена *A. m. meridionalis* до конца раннего плейстоцена *A. m. tamanensis* постепенно, но последовательно. Подобные тенденции в Верхнего Сивалика пока не учтены из-за меньшего количества пробных находок и отсутствия детального морфометрического изучения.

Позднеплейстоценовый *E. maximus*, являющийся последним и наиболее продвинутым видом *Elephas* на Индийском субконтиненте, имел самое большое количество пластин среди всех измеренных экземпляров *Elephas*, насчитывающее 19 (без талонов). Размеры зубов также были больше по сравнению со всеми предшественниками, при этом ширина коронки последнего моляра составляла 60–70% его высоты. M3 имел относительно толстую эмаль 3,04 мм (Таб. 8). С другой стороны, самая молодая форма Elephantidae с юга

Восточной Европы, *Mammuthus primigenius*, продемонстрировал гораздо более развитые признаки, чем любая другая форма. В среднем у МЗ было 28 пластин с очень тонкой эмалью около 1,5 мм.

На протяжении плио-плейстоцена видно, что линия *Elephas* из Верхнего Сивалика Индии постоянно демонстрирует более высокий диапазон частоты пластин с небольшими вариациями по сравнению с ее аналогом с юга Восточной Европы. Это указывает на плотно упакованную систему пластин. Это, в свою очередь, возможно, привело к более тонкой эмали.

Средне-позднеплейстоценовый *Palaeoloxodon* sp. из обоих регионов были включены в исследование. История *Palaeoloxodon* в Европе, в том числе в Сибири, полна сомнений и аргументов. Континентальная Европа может похвастаться довольно внушительной коллекцией образцов *Palaeoloxodon* (Maglio, 1973; Palombo, Ferretti, 2005; Mol et al., 2007; Kevrekidis, Mol, 2016). Что касается Восточной Европы, то такие находки редки. Имеются находки из среднеплейстоценовых местонахождений Молдавии, Украины, юго-востока Европейской России и Закавказья. Обычно это единичные экземпляры зубов, иногда плохой сохранности, идентифицированные как *Palaeoloxodon antiquus* (Дуброво, 1976; Baygusheva, Titov, 2008). Некоторые экземпляры были отнесены к некогда принятым подвидам того же рода, но для настоящего исследования все экземпляры *Palaeoloxodon* с юга Восточной Европы отнесены к *P. antiquus* (Громова, 1932; Алексеева, 1990; Марков, 2007; Baygusheva, Titov, 2008). В Восточной Европе *Palaeoloxodon* sp. проникали, вероятно, только в межледниковые периоды (в конце среднего и начале позднего плейстоцена), когда распространение широколиственных лесов расширилось (Алексеева, 1990).

Похожая судьба наблюдается на Индийском субконтиненте, где *Palaeoloxodon* sp. раскопан в средне-позднеплейстоценовых местонахождениях Центральной Индии и Индо-Гангской равнины, но отсутствует в Верхнего Сивалика Индии (Chauhan, 2008; Nanda, 2008; Ghosh et al., 2016). При сравнении фаунистического комплекса между среднеплейстоценовой формации Пинджор и среднеплейстоценовой долиной Нармада, есть некоторые виды, которые демонстрируют миграцию из сиваликов в Центральную Индию, но некоторые зарегистрированные линии, такие как *Palaeoloxodon* sp., *Cervus* cf. *elephas* и *Boselaphus* cf. *tragocamelus* в формации Пинджора отсутствуют. Это свидетельствует о том, что большая часть ископаемых млекопитающих, несущих отложения долины Нармада, немного моложе формации Пинджор и, следовательно, представляет группу фауны, которую называют постсиваликской фауной (Badam, 1984; Verma et al., 1998; Nanda, 2002, 2008).

Моляры европейского типа показали количество пластин в диапазоне от 16 до 18 с индексом гипсодонтии около 2,9. Ширина МЗ составляла почти 34% от его высоты. Коронка зуба высокая и узкая. Срединный синус слабо выражен, эмали плотно упакованы и в целом тонкие, в среднем около 2,3 мм. Частота пластин колеблется от 6,1 до 5,2, в среднем 5,6. Образцы имели большие размеры и общую длину в среднем превышали 300 мм.

Индийский тип *P. namadicus* показал диапазон от 13 до 16 пластин для верхнего последнего моляра. В целом образец МЗ меньше по сравнению с европейским типом, его длина в среднем составляет около 230 мм. Ширина МЗ составляла почти 65% его высоты. *P. namadicus* показал очень отчетливый срединный синус и расширение эмали в центральной части, что редко наблюдается у европейского типа. Края пластины имеют изгиб вперед, характерный для *Palaeoloxodon* sp., встречающийся как у азиатских, так и у европейских типов (см. главу 9). Эмали были складчатыми и в целом были толще, чем у европейского типа, размером 2,6 мм. Частота пластина колебалась от 6,8 до 4,25, в среднем 5,0, меньше по сравнению с европейским типом (Maglio, 1973; Дуброво, 1976; Baygusheva, Titov, 2008; Ghosh et al., 2016).

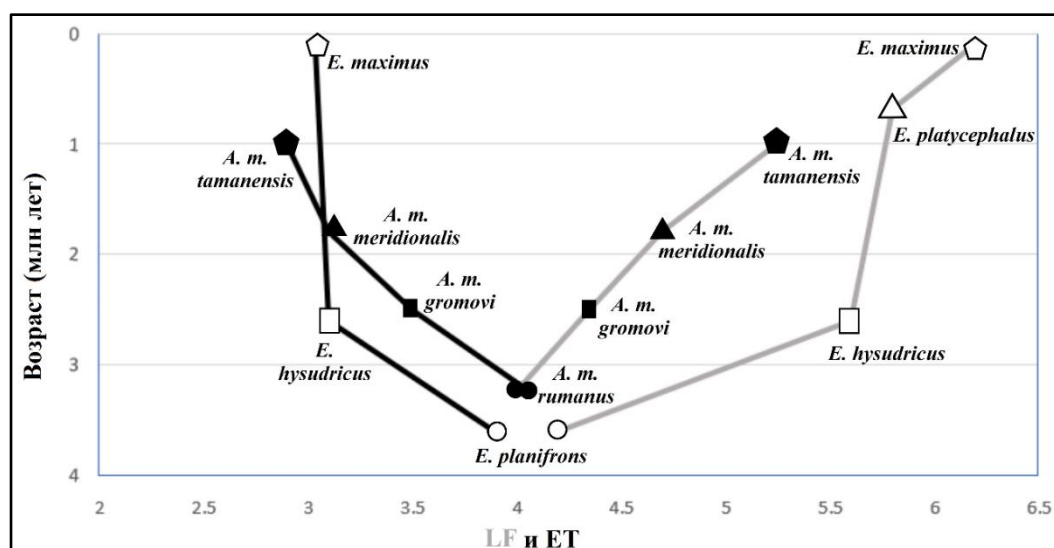


Рис 36: Графическое представление морфометрических различий на основе ET и LF в зависимости от возраста МЗ/мз; серые линии представляют собой LF в зависимости от возраста, черные линии представляют собой ET в зависимости от возраста

Прямобивневый *лесной* слон *Palaeoloxodon* проник в Евразию в среднем плейстоцене из Африки. На юге Западной Европы эти слоны были довольно обычны, а в Восточную Европу они проникали только в межледниковые периоды, следующие за

расширением лесного ареала. Судя по зубным характеристикам, зарегистрированным в настоящей работе, *P. namadicus* демонстрировал более примитивные черты по сравнению с *P. antiquus*.

Таблица 8. Измерения параметров зубов линии *Archidiskodon* с юга Восточной Европы и линии *Elephas* из Верхнего Сивалика в Индии (по данным автора)

	<i>A. m. rumanus</i>	<i>A. m. gromovi</i>	<i>A. m. meridionalis</i>	<i>A. m. tamanensis</i>	<i>E. planifrons</i>	<i>E. hysudricus</i>	<i>E. platycephalus</i>	<i>E. maximus</i>
Число пластин	7-8	10-14	12-14	14-17	9-10	11-17	13	19
Длина (мм)	184-213	216-297	253-327	252-317	177-253	247-279	272.44	258.12
Ширина (мм)	95-96	87.8-121	104-121	85-115	73-96	72-89	-	63.30
Высота (мм)	90.46	92-140	125-172	139-159	69-94	125-136	~81.41	97.65
Частота пластин	4.03	3.5-5.1	4.2-5.0	4.5-6.5	4.1-5.9	5.0-6.5	5.7-6.0	5.7-6.7
Толщина эмали (мм)	4.02	2.6-4.0	2.7-3.6	2.5-3.4	2.6-4.0	2.4-3.1	-	2.87-3.48
Индекс гипсодонтии (В/Ш)	0.95	0.94-1.47	1.19-1.46	1.39-1.63	1.05	1.47	-	1.54

Граница плио-плейстоцена в обоих регионах отмечена локальной эволюцией и диверсификацией различных таксонов хоботных, что привело к росту их общей численности. Линия *Archidiskodon* на юге Восточной Европы демонстрирует более быструю и более приемлемую скорость эволюции, причем все это происходит в период эпохи раннего плейстоцена (2,58–0,77 млн лет назад). Изменения параметров их зубов

происходили в виде увеличения частоты и количества пластин, уменьшения длины одиночной пластин и толщины эмали. С другой стороны, линия *Elephas* из Верхнего Сивалика демонстрирует более медленную скорость эволюции, охватывающую весь четвертичный период Индии до наших дней. Эти две линии слонов, возможно, имеющие общего предка, приспособились к разным условиям окружающей среды, поэтому у них развились разные характеристики зубной системы. Следовательно, скорость эволюции южных слонов на юге Восточной Европы была более быстрой и последовательной, чем у слонов Индийского субконтинента (Ranjan et al., 2023) (Рис. 36).

Глава 9. Систематическая часть

КЛАСС MAMMALIA LINNAEUS, 1758

ОТРЯД PROBOSCIDEA ILLIGER, 1811

СЕМЕЙСТВО ELEPHANTIDAE GRAY, 1821

РОД ARCHIDISKODON POHLIG, 1885

Замечание - В 18 веке и в начале 19 века все представители семейства Elephantidae были отнесены к роду *Elephas*. Нести (Nesti, 1825) описал южного слона из Верхнего Вальдарно центральной Италии и назвал его *Elephas meridionalis*. Полиг (Pohlig, 1885) установил род *Archidiskodon* в семействе Elephantidae для слонов с высокой коронкой зуба из плио-плейстоцена Африки и Евразии. Наиболее ранними представителями рода считаются примитивные формы из раннего и среднего плиоцена Африки (Garutt, 1998). В итоге южный слон был переведен из рода *Elephas* в *Archidiskodon* (Pohlig, 1885, 1888; Osborn, 1942; Garutt, 1957). Во второй половине 20 века валидность *Archidiskodon* как самостоятельного рода была оспорена, и некоторые исследователи отнесли южного слона к роду *Mammuthus* (Aguirre, 1969; Maglio, 1973; Lister, 1993, 1996). До настоящего времени идут дискуссии о валидности рода *Archidiskodon* - как о самостоятельном роде или младшем синониме рода *Mammuthus*.

Гарутт взял на себя задачу положить конец этому спору (Гарутт, 1986, 1992; Garutt, 1998). В своей работе он перечислил краниальные, зубные и посткраниальные сходства и различия между родами *Archidiskodon* и *Mammuthus*. Он (Garutt, 1998) указал на 23 различия скелетов и только 10 сходств между родами *Archidiskodon* и *Mammuthus*. Хотя, стоит отметить, все эти скелетные различия и сходства трансгрессивны и не всегда возможно определить зону бифуркации. Но с тех пор, после накопления всё большего количества находок целых скелетов, черепов и их частей южных слонов и степных мамонтов, этот аргумент принял более сложную форму.

Аззароли (Azzaroli, 1977) выдвинул гипотезу о том, что плио-плейстоценовый евразийский южный слон представляет собой особую линию с эволюционными тенденциями, отразившихся в строении зубной системы и черепов. Эти эволюционные тенденции, по его мнению, не согласуются с таковыми у мамонтов среднего и позднего плейстоцена. Поэтому линия *Archidiskodon* представляет собой эволюционный тупик, не имевшая прямых потомков.

На основании данных, представленных в настоящей работе, и обзора литературы, наиболее прогрессивная форма южного слона юга Восточной Европы «*A. m. tamanensis*» и самый ранний представитель степного мамонта «*M. trogontherii*» демонстрируют значительные различия в морфологии их зубов. В настоящее время принято считать, что *M. trogontherii* происходит из северо-восточной Азии (Lister et al., 2005; van Essen, 2011). Эти авторы не исключают сосуществования продвинутой формы южного слона и древнейшей формы степного мамонта в одном и том же географическом районе (Lister, 1996; Lister, van Essen, 2003; van Essen, 2011). Поскольку между ними нет преемственности в морфологических признаках, особенно заметных в количестве пластин и ПЗ зубов (*A. m. tamanensis* - текущая работа; *M. trogontherii* - Lister, 1996; Lister, Sher, 2001; Lister, van Essen, 2003; Lister et al., 2005; van Essen, 2011), делается вывод о невозможности анагенетической эволюции степного мамонта от продвинутого представителя южного слона в Европе. Существуют гипотезы об аллопатрическом видообразовании *M. trogontherii* от *A. meridionalis* в Восточной Азии в раннем плейстоцене (Lister et al., 2005; van Essen, 2011), но это не подтверждается достаточным количеством данных и требует обширного материала и данных из северо-восточной Азии. До сих пор не известно ни одного промежуточного звена между двумя родами ни в Северо-Восточной Азии, ни в Европе.

Также в последнее время имеется тенденция к объединению в рамках одного таксона видового ранга *M. meridionalis* всех южных слонов, существовавших на территории Евразии на протяжении раннего плейстоцена (Maglio, 1973; Lister, 1996; Lister, van Essen, 2003; Lister et al., 2005). Но необходимо отметить, что южные слоны на протяжении позднего плиоцена-раннего плейстоцена демонстрировали постепенную морфологическую эволюцию, а степень морфологических изменений, является сопоставимой у различных геологически возрастных таксонов южных слонов. Различия между ними можно интерпретировать на подвидовом уровне (Baigusheva, Titov, 2012). Система Мальо (Maglio, 1973, подробно объяснена ниже) по делению *A. meridionalis* на стадии на основе географического и стратиграфического положения в настоящее время кажется нежелательной, поскольку это противоречит Кодексу зоологической номенклатуры, а для подразделения их на отдельные подвиды имеется достаточно аргументов, связанных с морфологическими различиями (Titov, 2001; Титов, 2008; Baigusheva, Titov, 2012; Baigusheva et al., 2016; Байгушева, Титов, 2018; текущая работа). В целом автор видит преимущество в том, чтобы соотносить морфологические различия с номенклатурными таксонами.

Что касается базальных/примитивных представителей этой линии, на данный момент сложно ответить на этот вопрос. Материал, добытый до сих пор на Африканском континенте, очень ограничен и/или плохо сохранился. В настоящее время таксономическое положение самых ранних представителей южных слонов носит временный характер и требует дальнейшего изучения.

Archidiskodon meridionalis (Nesti, 1825)

Синонимика:

Elephas meridionalis: Nesti, 1825, p. 195, pl. 1, figs. 1, 2.

Elephas antiquus: Falconer, Cautley, 1846 (in part): pl. 14B, figs. 1, 17, 18; pl. 42, fig. 19; pl. 44, fig. 19.

Elephas planifrons: Deperet et al., 1923, p. 101. pp. 101-120, pl. 4, figs. 1-6, 8; pl. 5, figs. 1-5; text figs. 4-15.

Archidiskodon meridionalis: Osborn, 1942, p. 969, fig. 858-871; Titov, 2001, p. 152; Baygusheva, Titov, 2012, p. 206.

Mammuthus meridionalis: Maglio, 1973, p. 53; Ferretti, 1999, p. 504; Lister, 1993, 1996; Lister, Essen, 2003, p. 47; Lister, Sher, Essen, Wei, 2005, p. 49; Palombo, Ferretti, 2005, p. 108.

Лектотип - IGF, № 1054, череп с М³. Лектотип хранится в Музее геологии и палеонтологии Университета Флоренции, Италия. Место находки – Верхний Вальдарно, Италия; Ранний плейстоцен, поздний виллафранк.

Описание – Слон крупного размера. Череп низкий. Затылок широкий. Затылочные бугры хорошо развиты. Абсолютная ширина черепа в области затылка больше, чем в области скуловых дуг. Теменная кость широкая. Лобно-теменная поверхность черепа сильно вогнутая. Лобно-теменной гребень отсутствует. Носовой рострум крупный. Его нижний край находится выше или на уровне верхних краев глазниц. Надглазничные отростки короткие. Предчелюстные кости средней ширины, немного расширяются к переднему концу. Альвеолы бивней почти параллельны, расходятся дистально и лежат почти во фронтальной плоскости. Нижняя челюсть массивная. Подбородочный отросток направлен вперед и несколько вниз. Расстояние между альвеолами левого и правого зубов на нижней челюсти относительно небольшое. Зубы низкие. Высота пластина М3/3 достигает 90–180 мм. Коронка зуба широкая – на М3/3 достигает до 129 мм. Общее количество пластин на М3/3 составляет от 7 до 16. Частота пластин 4,0–6,8. Толщина эмали на М3/м3 - 2,2–4,1 мм. Фигура стирания типичного меридионоидного типа «—●—».

Сравнение - От *A. subplanifrons* (Osborn, 1928) из раннего плиоцена Южной Африки южный слон отличается в среднем более высокой частотой пластины более тонкой эмалью на МЗ/З. Сравнение с *A. africanus* (Arambourg, 1952) из позднего плиоцена Северной Африки затруднено из-за недостаточности материала. Отсутствие диагностических черепных и нижнечелюстных остатков затрудняет достоверно определить различия между *M. meridionalis* и *M. africanus*. Более того, описания в некоторых работах Мальо (1973) вызывают сомнения (Markov, 2012) и поэтому результаты, изложенные в них следует рассматривать критично.

Замечание - Лектотип выделен Депере и др. (Deperet et al., 1923, p. 126). Существуют разные точки зрения на эволюцию и валидность *Archidiskodon* как независимого рода. Некоторые исследователи не признают самостоятельность рода *Archidiskodon* и рассматривают его как синоним рода *Mammuthus* (Maglio, 1973; Aguirre, Morales, 1990; Lister, 1993a, b, 1996; Shoshani, Tassy, 1996; Lister, Sher, 2001; Lister, Essen, 2003; Lister et al., 2005; Palombo, Ferretti, 2005, и др.). Всех представителей южных слонов они относят к роду *Mammuthus*. В то же время есть исследователи, выделяющие род *Archidiskodon* в самостоятельный род и рассматривающие его как примитивную стадию слонов мамонтовой линии (Osborn, 1942; Гарутт, 1954; Дуброво, 1960, 1963, 1964; Байгушева, 1971; Azzaroli, 1977; Garutt et al., 1977; Гарутт, 1986, 1992; Titov, 2001; Титов, 2008; Baygusheva, Titov, 2012).

Некоторые местонахождения: Верхнее Вальдарно (типовое), Фарнета, Оливоло, Пьетрафитта и Мадонна-делла-Страда (Италия); Белореченск, Георгиевск, Сабля, Псекупс, Ливенцовка, Георгиевск, Синяя Балка Приморск (Россия); Шийяк, Сенез, Шаньи, Дюрфор (Франция); Бэктон, Ред Краг, Англия; Маасвлате, Северное море, Остершельде (Нидерланды); Тарибана (Грузия); Пекеджик, Юкаризёутону, Зенген (Турция).

Распространение - ранний плиоцен - ранний плейстоцен Евразии.

Archidiskodon meridionalis rumanus (Stefanescu, 1924)

Табл. V Фиг. 1.

Синонимика:

Elephas meridionalis: Nesti, 1825

Elephas antiquus rumanus: Stefanescu, 1924, p. 1418; Obada, 2010, p. 83.

Archidiskodon planifrons rumanus: Osborn, 1934, p. 6.

Mammuthus meridionalis: Maglio, 1973; Lister and Sher, 2001, p. 1094.

Mammuthus rumanus: Ferretti, 2003, p. 392; Lister and van Essen, 2003, p. 47; Markov and Spassov, 2003, p. 57; Lister et al., 2005, p. 51.

Archidiskodon rumanus: Обада, Давид, 1997, p. 172; Гарутт, 1986, p. 27; Гарутт, Тихонов, 2001, p. 48; Radulesco and Samson, 2001, p. 288.

Archidiskodon gromovi: Alexeeva, 1977, p. 91.

Archidiskodon meridionalis rumanus: Titov, 2001, p. 153; 2008, p. 50; Baygusheva and Titov, 2012, p. 208.

Archidiskodon garutti: Мащенко, 2010, p. 202.

Голотип - FGGUB, № 356, неполный нижний зуб m3. Голотип хранится в Бухаресте, Румыния. Место находки – Тулучешты, Румыния; Поздний плиоцен, нижний виллафранк, MN16a.

Описание - Коренные зубы очень низкие и очень широкие. Индекс гипсодонтии – 0,95. Зубы m3 характеризуются относительно небольшим числом пластин, достигающим максимум 8, включая талоны. Частота пластин небольшая, достигает 4, с очень толстой эмалью толщиной до 4 мм. Фигура стирания на жевательной поверхности меридионоидного типа. Присутствуют срединные синусы на пластинах.

Размеры – Приложение 2, Табл. 1.

Сравнение – Сравнение находок, изученных автором, с зубами из румынских местонахождений Тулучешты и Чернатешты (Tulusecti и Cernatesti) указывают на их значительное сходство. Они являются наиболее примитивными среди *Archidiskodon* с территории Евразии. Коренные зубы m3 из Белореченска (Краснодарский край), датированные поздним плиоценом (3,2 млн лет; Титов и др., 2023), имеют число пластин 7–8, включая талоны. В румынском материале число пластин находится в диапазоне от 8 до 10 (Athanassiou, 1915; Lister, Essen, 2003; Lister et al., 2005). Частота пластин зубов из Тулучешты и белореченского материала равна 4,0 (Lister, Essen, 2003; Ranjan et al., 2023). Длина коронки у Белореченской находки меньше. Частота пластин материала из Чернатешты очень низкая, и составляет 3,07, что является чрезвычайно низким и может быть связано с тем, что материал был измерен вблизи основания коронки, где расстояние между пластинами наибольшее (согласно Lister, Essen, 2003).

По сравнению с зубом *Archidiskodon meridionalis* cf. *rumanus* из позднеплиоценового местонахождения Новотроицк, (Ставропольский край, Россия), белореченская находка меньше по размеру, но новотроицкий материал имеет меньшую частоту пластин и более толстую эмаль (Baygusheva, Titov, 2012). К сожалению, из-за того, что экземпляр не имеет стратиграфической привязки, точный возраст новотроицкого материала не известен. Срединные синусы хорошо выражены на материале из обоих местонахождений.

По сравнению с зубами *A. meridionalis* из типовых местонахождений Италии, *A. m. rumanus* имеет более примитивные черты. Образцы из Верхнего Вальдарно имеют число пластин в диапазоне 12–14 (Lister, Essen, 2003; Palombo, Ferretti, 2005), что значительно выше, чем у группы *rumanus*.

Замечание - Голотип считался утерянным, пока его снова не нашли в геологической лаборатории Бухарестского университета (Lister et al., 2005). Новый материал из Белореченска проливает свет на характеристики зубов самых ранних южных слонов Евразии. Таксон *rumanus*, будучи самым ранним Elephantidae в Евразии, всегда вызывал путаницу в отношении своей номенклатурной достоверности. Мальо (Maglio, 1973) не выделял в своей работе таксон *rumanus*. Он разделил *A. meridionalis* на три неформальные хронологические и морфологические группы, каждая из которых названа в честь местности: «Laiatico stage (стадия Лаиатико)», «Montevarchi stage (стадия Монтеварчи)» и «Bacton stage (стадия Бактона)». Он включил самые древние находки из Монтополи в стадию «Лаиатико». Листер и Эссен (Lister, Essen, 2003) отнесли этот материал к *M. cf. rumanus*. Такую же точку зрения имеют Паломбо и Ферретти (Palombo, Ferretti, 2005). Материал из Ред Крага, Англия, также был отнесен к *M. m. rumanus* (Lister, Essen, 2003), но Байгушева и Титов (Baygusheva, Titov, 2012) утверждают, что материал из Ред Крага показывает большую близость к *A. m. gromovi*.

Обада (Obada, 2010) отнес эту форму к другому роду слонов *Elephas (Palaeoloxodon)* на основании относительно большого развития срединного синуса и фигуры стирания пластин «антиквоидного» типа. Однако Байгушева и Титов (Байгушева, Титов, 2012) утверждают, что срединные синусы и смешанный тип стирания пластин развиты в той или иной степени у большинства южных слонов. Поэтому эти признаки, взятые отдельно от других морфологических особенностей зубов, не могут рассматриваться как решающие для определения рода.

Рассмотренный материал из Белореченска определён как *A. m. rumanus* на основании имеющихся данных; его общие размеры, частота пластин, толщина эмали на m3 совпадают с таковыми на зубах этого таксона, описанного из Румынии.

Распространение – Поздний плиоцен – начало плейстоцена Европы.

Изученный материал – 2 нижних зуба; Белореченск, Краснодарский край, поздний плиоцен.

Archidiskodon meridionalis gromovi (Garutt and Alexeeva, 1964)

Табл. V Фиг. 2; Табл. IX Фиг. 1.

Синонимика:

Elephas aff. *planifrons*: Pavlowa, 1910, p. 10.

Elephas meridionalis: Богачев, 1923, с. 108; Громов, 1948, с. 42; Aguirre, 1969, p. 1372.

Elephas cf. *planifrons*: Pavlowa, 1931, p. 67; Громов, 1948, с. 44; Бурчак-Абрамович, 1951, с. 75.

Archidiskodon meridionalis: Дуброво, Байгушева, 1964, с. 35; Дуброво, 1964, с. 82; Dubrovo, 1985, p. 242; Tobien, 1970, p. 90; Габуня, Дуброво, 1990, с. 75.

Archidiskodon gromovi: Гарутт, Алексеева, 1964, с. 7; Алексеева, Гарутт, 1965, с. 161; Алексеева, 1965, с. 73; 13; Байгушева, 1971, с. 14; Гарутт, Форонова, 1976, с. 35; Azzaroli, 1977, с. 149; Garutt et al., 1977, p. 4; Garutt, Bajgusheva, 1981, с. 7; Байгушева, Титов, 2001, с. 71; Гарутт, Тихонов, 2001, с. 54; Форонова, 2001, с. 79.

Mammuthus meridionalis: Maglio, 1973, p. 56; Aguirre, Morales, 1990, p. 9; Lister, 1993, p. 80; 1996, p. 205; Lister, Sher, 2001, p. 1095; Lister, Essen, 2003, p. 50; Palombo, Ferretti, 2005, p. 111.

Archidiskodon meridionalis gromovi: Titov, 2001, p. 152; 2008, 50; Baygusheva, Titov, 2012, p. 208.

Голотип – РОМК, № Л-113, место хранения – Ростовский областной музей краеведения (Ростов-на-Дону, Россия) череп взрослого самца, местонахождение Ливенцовка, ранний плейстоцен, MN17.

Описание – Череп относительно низкий, вытянутый в сагиттальном направлении (отношение длины черепа к высоте – 86%). Лоб вогнутый и узкий (отношение его ширины к ширине черепа в области затылка – 29%). Седловидная впадина макушки почти не выражена. Затылочные бугры выражены слабо, и плоскость затылка образует с горизонтальной осью черепа угол около 90°. Межчелюстные кости незначительно расширяются в переднем направлении. Нижняя челюсть имеет длинный, широкий, направленный вперед и вниз подбородочный отросток (Титов, 2008; Baygusheva, Titov, 2012; Байгушева, Титов, 2018).

Коренные зубы низкие и широкие. Ширина коронки составляет 85–90% её высоты. Среднее значение индекса гипсодонтии – 1,04. Зубы последней смены М3/м3 характеризуются относительно небольшим числом пластин от 8 до 12, без талонов. Частота пластин находится в диапазоне 3,9–4,3. Фигуры стирания на слабо стёртой пластине меридионалоидного типа «— ● —».

Размеры – Приложение 2. Табл. 2.

Сравнение – Байгушева и Титов переописали характеристики зубов М3 от голотипа Л-113 М3 и материалов из типовых местонахождений Ливенцовка и Хапры. Для голотипа они

насчитали число пластин 14 вместе с талонами (12 без талонов) (Байгушева, Титов, 2018). Этот признак находится в пределах средних значений остатков из Ливенцовки и Хапров, 11–13 (в среднем 12), без талона. На зубах *A. m. gromovi* из местонахождения Сабля, среднее количество пластин составляет 11–12 (без талонов). Толщина эмали для материалов МЗ/мЗ из типичных хапровских местонахождений составила в среднем 3,2 мм. Образцы из Сабли показали в среднем толщину эмали 3,5 мм. МЗ/мЗ из Ливенцовки и Хапров имеют частоту пластин 4,25–4,5. Этот же промер на образцах из Сабли, находится в диапазоне 4,1–4,4 мм. В целом, материалы из Сабли демонстрируют наиболее примитивные черты зубов всех слонов Громова с территории России.

Слон Громова из местонахождений Сабля имеют большее количество пластин и в среднем большую частоту пластин МЗ/мЗ, чем более архаичные *A. m. rumanus*. Индекс гипсодонтии для *A. m. gromovi* составляет в среднем 1,04, тогда как для *A. m. rumanus* – 0,95. Моляры *A. m. gromovi* имеют сходные зубные характеристики с таковыми из Лаиатико, Ред Краг и Монтополи (Maglio, 1973; Azzaroli 1977; Lister, Essen 2003).

Находки из Сабли и Ливенцовки отличаются от зубов типичного *A. m. meridionalis* из Верхнего Вальдарно (Италия) и Георгиевского карьера (Россия) и ряда других местонахождений раннего плейстоцена Европы. В среднем у слона Громова меньшее количество пластин на МЗ/мЗ и более низкая частота пластин (Maglio, 1973; Azzaroli, 1977; Lister, 1993, 1996; Palombo, Ferretti, 2005; Baygusheva, Titov, 2012).

Замечание. Алексеева и Гарутт (Алексеева, Гарутт, 1965) установили, что одной из отличительных черт таксона *A. gromovi* является наличие постоянного последнего верхнего премоляра, что они интерпретировали как показатель примитивности этого таксона. Наличие премоляра, расположенного впереди правого DP4, на черепе *A. gromovi* из базальных плейстоценовых отложений Хапровского карьера близ г. Ростова-на-Дону было предположено Garutt et al. (1977) в качестве ещё одного диагностического признака этой формы. Однако из-за нехватки доступных образцов, представляющих соответствующую стадию онтогенеза, другие исследователи считали это атавизмом или нарушением развития (Lister, 1996; Maschenko, 2002; Титов, 2008).

Примитивные южные слоны из Италии были отнесены Мальо (Maglio, 1973) к *A. meridionalis* из стадии Лайатико. Однако его результаты основывались на фрагментарности находок архидискодонтных слонов из этих раннеплейстоценовых местонахождений Западной, Центральной и Южной Европы. Листер и Эссен (Lister, Essen, 2003) отнесли некоторых из этих примитивных слонов к *M. m. rumanus*.

Что касается *A. m. gromovi* и *A. m. meridionalis*, Байгушева и Титов (2018) заявили, что существует сходство зубов между типовыми черепами соответствующих номинальных

подвидов. Однако они утверждают, что если данные по голотипу слона Громова совпадают со средними значениями остатков из Ливенцовки и Хапров, то данные по лектотипу из Верхнего Вальдарно существенно отличаются от средних значений частоты пластин и толщины эмали раннеплейстоценовых слонов стадии Монтевачки (Верхнего Вальдарно) (Maglio, 1973; Palombo, Ferretti, 2005). Когда была оценена большая выборка ископаемых зубов как из Верхнего Вальдарно, так и из России, несколько более примитивный эволюционный уровень *A. m. gromovi* становится достаточно очевидным, при этом образцы слона Громова характеризуются 11–13 числами пластинами в МЗ/мЗ по сравнению с 12–14 для образца *A. m. meridionalis* из Вальдарно (Lister, Sher, 2001; Lister et al., 2005; Palombo, Ferretti, 2005; Baygusheva, Titov, 2012; Байгушева, Титов, 2018).

Распространение – Ранний плейстоцен Евразии.

Изученный материал – 11 зубов, из них нижние зубы – 8 и верхние зубы – 3; местонахождение Сабля.

Archidiskodon meridionalis meridionalis (Nesti, 1825)

Табл. VI Фиг. 1.

Синонимика:

Elephas meridionalis: Nesti, 1825, p. 195.

Elephas antiquus: Falconer and Cautley, 1846, p. 17.

Elephas planifrons: Deperet et al., 1923, p. 101.

Archidiskodon meridionalis: Osborn, 1942, p. 969.

Mammuthus meridionalis: Maglio, 1973, p. 53; Lister, 1993, p. 78; 1996, p. 204; Lister and Sher, 2001, p. 1094, Lister et al., 2005, p. 54; Ferretti, 2003, p. 392; Palombo and Ferretti, 2005, p. 111.

Archidiskodon meridionalis meridionalis – Titov, 2001, p. 152; 2008, p. 50; Baygusheva, Titov, 2012, p. 211; Байгушева, Титов, 2018, с. 223.

Лектотип – IGF 1054. Череп взрослого самца с МЗ. Лектотип хранится в Музее геологии и палеонтологии Университета Флоренции, Италия. Место находки – Верхний Вальдарно, Италия; Ранний плейстоцен, поздний виллафранк.

Описание – Число пластин у номинативного подвида *A. m. meridionalis* с территории Восточной Европы колеблется от 12 до 14, а частота пластин составляет от 4,6 до 4,8 для верхних зубов и от 5,0 до 5,75 для нижних зубов. Ширина зубов МЗ/мЗ составляет 77,3% от их высоты. Толщина эмали нижних зубов мЗ составляет 3,3 мм, а верхних зубов МЗ — 3,1 мм. *A. m. meridionalis* имеет стандартный меридиональный тип стирания — ● —. В целом находки номинативного подвида южного слона в Восточной Европе не так

многочисленны, как в Западной Европе. Найдены некоторые экземпляры из раннего плейстоцена разрезов Георгиевский карьер и Псекупс.

Размеры – Приложение 2. Табл. 3.

Сравнение – От типичных меридиональных слонов из Верхнего Вальдарно (фаунистические подразделения Матассино и Тассо), названных Мальо стадией Монтеварчи (Maglio, 1973), и других среднераннеплейстоценовых местонахождений Западной Европы (Ferretti, 1999; Lister, Essen, 2003; Palombo и Ferretti, 2005), особенности зубов *A. m. meridionalis* не отличимы от таковых из российских местонахождений. Все они имеют число пластин в диапазоне 12–14. Зубы *A. m. meridionalis* несколько крупнее и в среднем более развиты по сравнению с таковыми у *A. m. gromovi*. Индекс гипсодонтии для типичного *A. m. meridionalis* M3/3 составляет 1,2/1,3, а для *A. m. gromovi* 1,04.

В отличие от таманского слона *A. m. tamanensis*, зубы *A. m. meridionalis* имеют относительно примитивные признаки. Толщина эмали номинативного типа составляет 3,2 мм, тогда как у таманского слона толщина эмали в среднем – 2,9 мм.

Замечание – *A. m. meridionalis* считается типовым представителем псекупского фаунистического комплекса. Мальо (Maglio, 1973) использовал находки из местонахождения Верхний Вальдарно, а также материалы из местонахождений Сенезе, Шаньи и Гренады для выделения второй из трех своих эволюционных стадий меридиналоидного слона в Европе: стадию Монтеварчи. Из-за давности сбора этих образцов из указанных местонахождений Западной Европы точное стратиграфическое положение ряда находок не известно (Palombo, Ferretti, 2005). Ферретти (Ferretti, 1999) и Паломбо и Ферретти (Palombo, Ferretti, 2005) пришли к выводу, что материал, расцененный как типовой для южного слона из двух основных фаунистических единиц (Матассино и Тассо), не имеет существенных морфометрических различий. Аззароли (Azzaroli, 1977) выделил подвид *A. m. vestinus*, основанный на почти полном скелете из Мадонны делла Страда. Он также отнес к этому подвиду еще несколько экземпляров из местонахождений близ Фарнеты (Италия). Ферретти (Ferretti, 1999) и Паломбо и Ферретти (Palombo, Ferretti, 2005) позже повторно изучили зубы, приписываемые этому новому подвиду, и продемонстрировали, что этот материал ничем не отличается от типового материала из Верхнего Вальдарно и они предостерегли от использования «*vestinus*». Ферретти и Паломбо относят к номинативному типу более поздние стадии развития южного слона из Италии (1,6–0,8 млн лет) (Ferretti, 1999; Palombo, Ferretti, 2005). Мальо (Maglio, 1973) отнёс остатки предполагаемых «продвинутых» образцов *A. meridionalis* из Италии к поздней в «стадии Бактона». чтобы представить свою идею переходной фазы между классической стадией Монтеварчи *A. meridionalis* и среднего плейстоцена *M. armeniacus* (= *M. trogontherii*).

Однако популяции южных слонов после стадии Монтеварчи из конца раннего плейстоцена Италии могут быть отделены от типичных образцов из Вальдарно с точки зрения их зубных морфометрических характеристик при этом имеют большее сходство со слонами из Синей Балки того же возраста (Titov, 2001; Baygusheva, Titov 2012; Konidaris et al., 2020).

Распространение – Ранний плейстоцен, Евразии.

Изученный материал – 4 зуба, из них нижние зубы – 2 и верхние зубы – 2; местонахождения Георгиевский карьер и Псекупс.

Archidiskodon meridionalis tamanensis Dubrovo, 1964

Табл. I Фиг. 1; Табл. II Фиг. 1; Табл. VI, Фиг. 2; Табл. IX Фиг. 2-3.

Синонимика:

Archidiskodon meridionalis tamanensis: Dubrovo, 1964, p. 86; Titov, 2001, p. 152; Титов, 2008, p. 50; Байгушева, Титов, 2008, с. 11; Baygusheva, Titov, 2012, p. 212; Байгушева, Титов, 2018, с. 223.

Archidiskodon tamanensis: Гарутт, Тихонов, 2001, p. 54.

Mammuthus meridionalis: Maglio, 1973, p. 53; Lister, 1993, p. 78; 1996, p. 204; Lister and Sher, 2001, p.1094; Lister et al., 2005, p. 54; Palombo and Ferretti, 2005, p. 111.

Голотип – ПИН, № 1358–57. Череп самки с М2 и М3. Место хранения – ПИН РАН, Москва, место находки – Синяя Балка (Краснодарский край, Россия), конец раннего плейстоцена.

Описание – Таманский слон типичен для таманского фаунистического комплекса Восточной Европы. Образцы демонстрируют наиболее развитые морфометрические признаки зубов среди таковых у остальных подвидов южных слонов юга Восточной Европы. Общий размер зубов *A. m. tamanensis* были относительно большими, и число пластин достигало 17, включая талоны. Зубы М3/3 имели частоту пластину 5,1–6,2. Эмаль относительно тоньше, в среднем - 2,7 мм. Корни были хорошо сформированы и хорошо видны.

Размеры – Приложение 2. Табл. 4.

Сравнение – Поздняя форма архидискодонтного слона из позднераннеплейстоценовых местонахождений Мадонна-делла-Страда и Фарнета в Италии (Palombo, Ferretti, 2005) и таманский слон с Таманского полуострова России демонстрируют значительное морфометрическое сходство. Более поздняя форма архидискодонтного слона с Таманского полуострова имеет более прогрессивные характеристики. Зубы М3/м3 *A. m. tamanensis* крупнее, чем у *A. m. meridionalis*. Все остальные признаки зубов, такие как число пластин, частота пластин, длина одной пластины, имеют более высокое значение у *A. m. tamanensis*.

Индекс гипсодонтии m3 *A. m. meridionalis* составляло 1,2, тогда как у таманского слона было 1,6.

Замечание – Мальо (Maglio, 1973) отнес материал из более молодых местонахождений Бактон, Фарнетта из Италии к самой молодой эволюционной стадии южного слона «стадия Бактон». Ферретти (Ferretti, 1999) и Паломбо и Ферретти (Palombo, Ferretti, 2005) считают, что материал из этих местонахождений существенно не отличается по своим морфометрическим значениям от типичных образцов из Верхнего Вальдарно. Аззароли (Azzaroli, 1977) использовал тот же материал для выделения нового подвида *A. m. vestinus*. Более прогрессивные признаки этого подвида и материал из местонахождений аналогичного возраста в Италии попадают в приемлемый диапазон для таманского слона. На территории Восточной Европы таманский слон известен из ряда местонахождений, таких как Порт-Катон, Самарское, Саркел, Семибалки, Цимбал, Ахтанизовская, Искра, Бердянск, Зукалова Балка, Ногайск, Мариуполь (Baygusheva, Titov, 2012). Однако наиболее многочисленны находки из стратотипического местонахождения таманского комплекса - Синяя Балка (Байгушева, Титов, 2008; Baygusheva, Titov, 2012; Baygusheva et al., 2016). В местонахождении встречены две формы слона (Lister, Sher, 2001; Lister et al., 2005; Baygusheva, Titov, 2012). По мнению Байгушевой и Титова (Baygusheva, Titov, 2012), среди остатков из Синей Балки имеются морфологически сходные зубы, которые можно разделить на 2 группы. Первый характеризуется меньшим числом пластин и частотой пластин, а также более толстой эмалью на M3/m3, а у вторых большее число пластин и частота пластин, а также меньшая толщина эмали (табл. 5 в Baygusheva, Titov, 2012). Обе формы имеют индекс гипсодонтии в пределах 1,2–1,8. Они отнесли первую группу к более продвинутому южному слону *A. m. tamanensis*. Листер и Шер (Lister, Sher, 2001) и Листер и др. (Lister et al., 2005) предположили наличие в коллекции из Синей Балки продвинутого слона с типичной меридиональной морфологией и примитивного *Mammuthus trogontherii*, что отражается в бимодальных характеристиках зубов. Однако Байгушева и Титов (Baygusheva, Titov, 2012) утверждали, что те же параметры, что и у примитивных *M. trogontherii*, могут быть отнесены к наиболее продвинутой форме *A. m. tamanensis*. Хотя они не исключают сосуществования двух форм слонов в Синей Балке.

Распространение – Ранний плейстоцен. Восточная Европа.

Изученный материал – 49 зубов, из них нижние зубы – 17 и верхние зубы – 32, 2 нижние челюсти; местонахождение Синяя Балка и Цымбал.

РОД *ELEPHAS* LINNAEUS, 1758

Синонимика:

Elephas, Linnaeus: 1758: p. 11.

Elephantus: Cuvier and Geoffroy St. Hilaire, 1795, p. 198.

Euelephas: Martin, 1887.

Palaeoloxodon: Matsumoto, 1924: p. 257.

Leith-Adamsia: Matsumoto, 1927: p. 1.

Platelephas: Osborn, 1942: p. 1358.

Hypselephas: Osborn, 1942: p. 1340.

Stegoloxodon: Kretzoi, 1950: p. 405.

Omoloxodon: Deraniyagala, 1955: p. 125.

Типовой вид – *Elephas maximus* Linnaeus, 1758.

Описание – Затылочный гребень ослаблен сильным срединно-сагиттальным углублением. Теменно-затылочная область большая, характеризуется сильным вздутием затылочных костей с задней стороны черепа. Височные ямки выражены сильно. Череп в лобном отделе вогнут как в продольном, так и в поперечном направлениях. Орбитали с очень сильным тором. вертикально скошенные предчелюстные кости и лицевая плоскость. Резцовая ямка широкая. Затылочная ямка глубокая и расположена низко на затылке. Височная ямка имеет латеральный контур треугольной формы. Глазницы расположены низко на профиле черепа. Нижняя челюсть обычно утолщённая. Симфиз длинный у большинства примитивных видов рода, но укорачивается у прогрессивных таксонов (Osborn, 1942; Maglio, 1973). Моляры широкие, количество пластин от 9 до 27. Существует заметная складчатость эмали пластин по всей жевательной поверхности зуба. Толщина эмали колеблется от 2,7 до 4,0 мм.

Размеры – Приложение 2. Табл. 11.

Сравнение – По сравнению с *Phanagoroloxodon mammontoides* у *Elephas* более заметные и расширенные теменно-затылочные выступы. Затылок у *Elephas* массивный, его ширина больше, чем ширина черепа на уровне заглазничных отростков. У *P. mammontoides* ширина на уровне заглазничных отростков почти равна или несколько превышает ширину затылка (Гарутт, 1957, 1986; Maglio, 1973; Todd, 2010). Черепа *Elephas* также характеризуются гораздо более сильно выраженной височной ямкой, по сравнению с *Phanagoroloxodon*, что выражается в гораздо более узкой лобной частью и более сильной вогнутостью в срединной плоскости (Osborn, 1942; Maglio, 1973). Хотя между черепами этих двух форм имеется некоторое сходство: на вершине черепа имеется заметная вогнутость в медиальной области; отчетливо развитые височные ямки; вогнутая фронтальная поверхность; округлая форма носового роострума; слабое развитие надглазничных отростков и слезных бугорков (Гарутт, 1957, 1986). Единственный известный повреждённый череп *P. mammontoides*,

предположительно происходит из местонахождения на р. Псекупс, на основании находок из которого выделен псекупский фаунистический комплекс Восточной Европы, датируемые ранним плейстоценом (Тесаков, 2004; Baygusheva, Titov, 2012; Байгушева, Титов, 2016; Tesakov et al., 2020). Если предположить такой возраст находки, то это ставит под сомнение предположение Гарутта (1957, 1986, 1992), что *P. mammontoides* являлся предком триб Mammuthini и Elephantini. На основании единичной находки трудно сделать точный вывод - следует ли отнести представителя рода *Phanagoroloxodon* к роду *Elephas* или оставить его в качестве самостоятельного рода.

Череп и зубы южного слона довольно сильно отличаются от таковых *Elephas*. У *Elephas* лоб плоский, тогда как у *Archidiskodon* лоб вогнутый. *Elephas* имеет срединную сагиттальную седлообразную впадину на макушке, что отличает его от форм *Archidiskodon*, *Mammuthus* и *Loxodonta*. Затылочные мышелки расположены у *Archidiskodon* значительно выше, почти на уровне зубных рядов. У *Elephas* сравнительно маленькая наружная ноздря, тогда как у *Archidiskodon* она крупная, вытянутая.

Замечание – Общеизвестно, что *Elephas* произошли с африканского континента (Osborn, 1942; Maglio, 1973; Beden, 1983). Тем не менее, его точное место происхождения и время последующего проникновения в Евразию вызывают множество вопросов. Мальо (Maglio, 1970, 1973) предположил, что плиоценовый *Elephas ekorensis* был предком всех слонов этой линии. *E. ekorensis* отличается от симпатрического *L. adaurora* только более развитой морфологией зубов. Что касается черепа, Сандерс (Sanders, 2020) считал, что разница между черепами этих двух таксонов преувеличена. Некоторые материалы, первоначально идентифицированные как *E. ekorensis*, теперь считаются более подходящими для описания других форм, таких как *E. recki brumpti* (Sanders, 2020). В целом, африканские экземпляры требуют более тщательного изучения в будущем.

Elephas planifrons считается первым *Elephas* за пределами Африки. Остатки *E. planifrons* с Индийского субконтинента (Джамму, Индия) из Верхний Сивалик происходят из отложений формации Татрот (3,6 млн лет назад, Agarwal et al., 1993; см. главу 7). Левантский коридор, который, возможно, сыграл важную роль в перемещении этих крупных травоядных из Африки в Евразию, был местом обитания и плосколобых слонов. Рабинович и Листер (Rabinovich, Lister, 2016) отметили, что зубной материал из Вифлеема в большей степени сходен с таковыми у примитивных мамонтов/архидискодонтов, но параметры бивня больше подходят для *Elephas*. Точно так же, как детали африканского происхождения линии *Elephas*, её эволюция в Азии полна неясностей.

Распространение – Плиоцен–ныне. Африка, Евразия.

Elephas planifrons Falconer and Cautley, 1845

Табл. VII Фиг. 1; Табл. X Фиг. 1.

Синонимика:

Elephas planifrons: Falconer and Cautley, 1845: pl. 2, fig. 5, pl. 3, figs. 4-6, pl. 8, fig. 2, pls. 10, 11, pl. 12, figs. 1-13, pl. 13B, figs. 8-10; Maglio, 1973, p. 42.

Elephas hysudricus: Falconer and Cautley, 1845, pl. 8, figs. 2, 5.

Elephas (Loxodon) planifrons: Falconer & Cautley, 1846.

Archidiskodon planifrons: Pohlig, 1888.

Leith-Adamsia siwalikiensis: Matsumoto, 1927, p. 213.

Archidiskodon praeplanifrons: von Koenigswald, 1951, p. 273.

Loxodonta adaurora kararae: Beden, 1983.

Лектотип – BM M-3060. Череп с МЗ. Голотип хранится в Музее естественной истории в Лондоне, Англия. Место находки – не известно; поздний плиоцен, формация Татрот, Верхний Сивалик.

Описание – Череп с широкими, длинными и плоскими лобными костями. Теменные и затылочные кости несколько расширены, с срединно-сагиттальным углублением. Затылочные мыщелки на черепе располагаются высоко. Очень маленькое наружное носовое отверстие с закругленными и закруглёнными краями. Лобно-теменные гребни массивные, оканчиваются у широко расставленных глазниц. Нижняя челюсть сравнительно тонкая, с глубоким U-образным симфизным желобом. Бивни направлены в большей степени вперед, чем вниз (Lydekker, 1886; Osborn, 1942; Maglio, 1973). Последние сменные моляры МЗ/мз имеют число пластин 9–11 (с талонами). Индекс гипсодонтии равен 1,0. Образцы зубов имеют толстую эмаль 3,9 мм и частоту пластин в пределах 4,1–5,9.

Размеры – Приложение 2. Табл. 6.

Сравнение – По сравнению с геологически более молодым *E. hysudricus*, *E. planifrons* имеет более примитивную морфологию. *E. hysudricus* имеет более высокое количество пластин – 11–14. В среднем моляры МЗ/мз у *E. hysudricus* крупнее. Азиатские формы имеют морфометрическое сходство с африканскими формами (*E. ekorensis*) азиатский тип.

Череп *E. planifrons* (лектотип) сильно отличается от таковых у евразийских южных слонов. *Elephas planifrons* отличается от *Archidiskodon meridionalis* уплощенным лбом, благодаря которому ему и присвоено видовое название *planifrons* (Lydekker, 1886). Череп *A. meridionalis* крупнее и выше (акроцефальный). Бивни у *E. planifrons* направлены больше вперед, чем вниз, тогда как у *A. meridionalis* они обычно массивные и изогнутые. Горизонтальная ветвь нижней челюсти *E. planifrons* длинная; симфиз большой, о

подбородочный отросток опущен вниз. *A. meridionalis*, с другой стороны, имел более короткую горизонтальную ветвь. Частота пластин зубов *E. planifrons* в среднем выше, чем у *A. m. rumanus*, и толщина эмали по сравнению с ней меньше. Общий размер зубов МЗ у *E. planifrons* в среднем на 6% больше, чем у *A. m. rumanus*.

Замечание – Фальконер и Котли (Falconer, Cautley, 1845–1849) в своей работе «Fauna Antiqua Sivalensis» намеренно не выделяли отдельные таксоны, экземплярам, которые они изучали из разных местонахождений на Индийском субконтиненте. Поэтому Лидеккер (Lydekker, 1886, p. 100) впоследствии обозначил череп NHMUK BM M-3060 как «лектотип» *Elephas planifrons*. Осборн (Osborn, 1942, p. 950–951) выбрал правый верхний М2 в качестве «лектотипа», но по законам Международного кодекса зоологической номенклатуры (МКЗН) Лидеккер имеет приоритет над Осборном. Дуброво (Dubrovo, 1977) упомянула, что *planifrons* могли быть предковой формой, давшей в последующем плио-плейстоценовую радиацию слонов. Но при дальнейшем изучении материалов из Евразии, их отнесли к хорошо известному *A. meridionalis* (Maglio, 1973; Ferretti, 1999; Lister, Essen, 2003; Lister et al., 2005; Palombo, Ferretti, 2005; Baygusheva, Titov, 2012).

Elephas planifrons считается самым ранним из слоновых за пределами Африки (Osborn, 1942; Maglio, 1973; Agarwal et al., 1993; Nanda, 1997, 2002). Тем не менее, точное происхождение азиатских слонов до сих пор не известно. Хуиджер (Hooijer, 1958), позднее поддержанный Мальо (Maglio, 1973), предположил, что находки из Вифлеема, обнаруженные в первой половине 20 века, принадлежали раннему *Elephas cf. planifrons* и были первым свидетельством появления *Elephas* за пределами Африки. Географически и во времени эта находка заполнила пробел между самыми ранними *E. ekorensis* из стадии Куби Алги (Kubi Algi) в Африке и *E. planifrons* из позднего плиоцена формации Татрот на Индийском субконтиненте. В дальнейших исследованиях, проведенных Таким образом, происхождение азиатского слона до сих пор является предметом споров и явно требует дополнительных исследований. Работа автора подчеркивает различия между *Archidiskodon* и *Elephas*, предполагая, что они имели общего предка, вероятно, в Африке.

Распространение – поздний плиоцен–ранний плейстоцен. Верхние Сивалики: Сакети (Чандигарх), Харипур Хол (Химачал-Прадеш) и Самба (Джамму), Индия; Потвар, Татрот, Пакистан; Рато Кхола, Непал.

Изученный материал – 7 зубов, из них нижние зубы – 4 и верхние зубы – 3; 1 нижняя челюсть; местонахождение Верхние Сивалики.

Elephas hysudricus Falconer and Cautley, 1845

Табл. III Фиг. 1; Табл. IV Фиг. 1; Табл. VII Фиг. 2; Табл. X Фиг. 2;

Синонимика:

Elephas hysudricus: Falconer and Cautley, 1845, pl. 1, fig. 3, pl. 4; pl. 5, pl. 6, fig. 1-3, pl. 7, figs. 1, 2, 5-12, pl. 8, figs. 1, 3-5, pl. 12B, fig. 4; Maglio, 19713, p. 48.

Elephas planifrons: Lydekker, 1886, p. 103.

Elephas (Euelephas) hysudricus: Falconer, 1857.

Euelephas hysudricus: Martin, 1887.

Elephas platycephalus angustidens: Osborn, 1929.

Hypselephas hysudricus: Osborn, 1942.

Лектотип – ВМ М-3109. Череп с МЗ с дефектами. Лектотип хранится в Музее естественной истории в Лондоне, Англия. Место находки – неизвестно; нижний плейстоцен, формация Пинджор, Верхний Сивалик.

Описание – Череп с очень сильно расширенными теменно-затылочными областями. Лоб поперечно выпуклый, вертикально вогнутый. На вершине черепа имеется глубокая срединная сагиттальная вогнутость; острые теменные гребни отделяют лоб от височных ямок. Лобно-теменные гребни длинные, сильно направлены вниз и наружу. Ширина черепа на уровне глазниц меньше ширины затылка. Альвеолы бивней в большей степени направлены вниз, чем лицевая плоскость. Параллельные конические предчелюстные кости. Нижняя челюсть с хорошо развитым симфизом и без медиальных подбородочных отверстий (Maglio, 1973).

Моляры МЗ/мЗ *Elephas hysudricus* показали более заметный диапазон измерений. Зубы последний смены МЗ/мЗ относительно крупные с числом пластин в диапазоне 11–17 (около 13 без талоны). Последние моляры относительно высокие и имеют индекс гипсодонтии в среднем около 1,4. Частота пластин на 10 см находится в диапазоне от 5,0 до 6,5. Отмечено, что нижних мЗ *E. hysudricus* имелась более толстая эмаль по сравнению с таковой на верхних МЗ. Такие тенденции характерны для Elephantidae, так как нижний зуб имеет больший угол изгиба по сравнению с верхними коренными зубами.

Размеры – Приложение 2. Табл. 7.

Сравнение – По сравнению с более древним *E. planifrons*, толщина эмали *E. hysudricus* уменьшена и составляет от 2,4 мм до 3,1 мм. Частота пластин *E. hysudricus* больше в диапазоне 5,0–6,5. В целом, *E. hysudricus* имеет больше количество пластин чем *E. planifrons*. *E. hysudricus* имеет близкий геологический возраст со слоном Громова *A. m. gromovi* из местонахождений Ливенцовка и Сабля. Но по морфометрии *E. hysudricus* имеет, в среднем, более высокое значение общего числа пластин, частоты пластин и толщины эмали МЗ/мЗ для, чем *A. m. gromovi*.

Замечание – *E. hysudricus* является типичным представителем раннеплейстоценовой формации Пинджор Верхнего Сивалика (Nanda, 1997, 2002, 2008; Patnaik, Nanda, 2010). Географически он перекрывался с *E. planifrons* на Индийском субконтиненте (Nanda, 2002, 2008). Верхняя граница существования *E. hysudricus* не известна. По мнению Нанды (Nanda, 2008), следует соблюдать осторожность при обращении к пост-сиваликским спискам фаун Индо-Гангской равнины и Центральной Индии, поскольку перечисленные виды часто подвергаются неправильной идентификации, часто отсутствует их описание и имеются неправильные датировки. По данным, имеющимся в работах Нанды (Nanda, 2002, 2008), фаунистические находки в Сиваликах >0,6 млн лет отсутствуют, но он относит *E. hysudricus* вместе с *Palaeoloxodon namadicus* к среднему плейстоцену полуостровной Индии. Однако другие работы предполагают, что последнее появление *E. hysudricus* было в Верхнем Сивалике, совпадающем с верхней границей формации Пинджор (Maglio, 1973; Badam, 1979).

Основываясь на некоторых различиях в характеристиках черепов между *E. hysudricus* и *E. maximus*, Осборн (Osborn, 1942) поместил *hysudricus* в отдельный род *Hypselephas*. Однако черепной материал *E. hysudricus* типичен для группы *Elephas*, поэтому его следует сохранить в составе рода *Elephas* (Aguirre, 1969; Maglio, 1973). Мальо (Maglio, 1973) предположил, что форма черепа *E. maximus* была результатом онтогенетического пedomорфизма у *hysudricus*-подобного предка, но эта точка зрения требует статистической проверки.

Распространение – Ранний плейстоцен. Верхний Сивалик: Патиали Рао, Харипур Хол, Надах (Чандигарх), Нагрота ‘С’ (Джамму), Ромуши, Сомбур, Бурзахом (Кашмир); Пост-сивалик: долина Нармада (полуостров Индии), Индо-Гангская равнина.

Изученный материал – 10 зубов, из них нижние зубы – 2 и верхние зубы – 8. 1 нижняя челюсть; местонахождение Верхние Сивалики.

Elephas platycephalus Osborn, 1929

Табл. XIII Фиг. 1

Синонимика:

Elephas platycephalus: Osborn, 1929, p. 22, fig. 21; Maglio, 1973, p. 47.

Platelephas platycephalus: Osborn, 1942, p. 1358, fig. 1219.

Голотип – AMNH 19818, череп с поврежденным правым МЗ. Голотип хранится в Американском музее естественной истории, Нью-Йорк, США. Место находки – Амили

Крик (Amilee Creek) близ Сисвана (Siswan) с Северной Индии; средний плейстоцен, формация Пинджор Верхний Сивалик.

Описание – Череп низкий, уплощенный и имеет сходство с очень примитивными слоновыми. Глазницы далеко отстоят от затылка. Рострум предчелюстных костей несколько расширен и напоминает таковой у типичных *Elephas*. Носовое отверстие с заостренными, затылочные мыщелки расположены относительно низко. Относительно длинный и узкий череп (Osborn, 1929; Maglio, 1973).

Образец В/72 был черепом с МЗ. Образец был выставлен в геологическом музее Пенджабского университета на выставке, поэтому череп не был доступен для измерения. Зуб последней смены длинный с 14 пластинами (включая талоны). Единственный образец, доступный для исследования, имел высокую частоту пластин – от 5,75 до 6,0.

Размеры – Приложение 2. Табл. 8.

Сравнение – Череп (голотип) сильно отличается от высоких черепов у *Elephas hysudricus* и значительно более высоких у *Elephas maximus* (Osborn, 1929; Maglio, 1973). *E. platycephalus* сравнительно близко расположенные пластины со средней частотой пластин 5,8. По сравнению с экземплярами с юга Восточной Европы, по морфометрии зубов он является аналогом *A. m. meridionalis* и *A. m. tamanensis*.

Замечание – Точный возраст как лектотипа, так и другого исследованного материала неизвестен. Согласно Осборну (Osborn, 1942), лектотип взят из разреза косослоистых слоев глины и конгломератов в Амили Крик (Amilee Creek) близ Сисвана (Siswan) с Северной Индии. Исследуемый материал также не был обнаружен *in situ* и был извлечен из местонахождения конца позднего плиоцена к югу от Куаранвала, Индия (Patnaik et al., 2019). Хотя морфология зубов имеет относительно прогрессивные признаки, и образец, возможно, был снесен речной системой Северной Индии из местонахождения ранне-среднего плейстоцена. Граница между формациями Пинджора и Валун-конгломерата в Верхнем Сивалике является трансгрессивной по времени (1,73–0,63 млн лет назад) (Nanda, 2002; Patnaik, Nanda, 2010), и можно говорить о том, что материал (лектотип и изученный) мог быть одновозрастным с фауной Пинджора.

Основываясь на некоторых черепных различиях между *E. platycephalus* и *E. maximus*, Осборн (Osborn, 1936, 1942) предложил новое родовое название *Platelephas* для этого вида. Maglio (Maglio, 1973) утверждал, что форма мыщелков и сжатые с боков и суженные по центру слуховые буллы типичны для рода *Elephas* и, следовательно, вид следует сохранить в составе рода *Elephas*.

Распространение – Ранний плейстоцен–средний плейстоцен? Верхние Сивалики.

Материал – 1 верхний зуб; местонахождение Верхние Сивалики.

Elephas maximus Linnaeus, 1758

Табл. XIII Фиг. 2

Синонимика:

Elephas maximus Linnaeus, 1758.

Elephas asiaticus: Blumenbach, 1799, p. 124, no. 19, fig. C.

Elephas indicus: Cuvier, 1801.

Elephas sumatranus: Temminck, 1847.

Elephas (Euelephas) indicus: Falconer, 1857.

Polydiskodon indicus: Pohlig, 1888.

Elephas indicus buski: Matsumoto, 1927.

Голотип – MZUF-734. Полный скелет молодой самки, отсутствуют только фаланги. Голотип хранится в Музее естественной истории Университета Флоренции, Италия. Скелет, возможно, принадлежит цирковому слону, погибшему во Флоренции 9 ноября 1655 года (Cappellini, 2014).

Описание – Череп имеет расширенную теменную область, теменные кости закруглены сверху и не уплощены. Относительно длинный лоб слабо вогнут во все стороны. Височные ямки дорсально ограничены острыми теменными гребнями. Лобно-теменные валики направлены больше вниз, чем наружу. Ширина черепа на уровне орбит меньше ширины затылка. Мыщелки нижней челюсти наклонены к центру (Osborn, 1942; Maglio, 1973). Моляры M3/m3 сильно гипсодонтные с большим количеством пластин. Ширина m3 составляет 65% его высоты. Пластины тонкие и близко расположенные, с высоким диапазоном частоты пластин 5,7–6,7. Эмаль средней толщины – 3,04 мм.

Размеры – Приложение 2. Табл. 9.

Сравнение – Носовое отверстие более узкое, чем у *E. hysudricus* (Maglio, 1973). Морфология зубов азиатского слона является наиболее развитой из всех видов *Elephas*. *E. maximus* в среднем имеет индекс гипсодонтии 1,5. Среднее число пластин намного выше по сравнению с любыми видами *Elephas* из Азии или Африки. Эмаль самая тонкая из всех видов.

Замечание – Карл Линней (Linnaeus, 1758) дал название *Elephas maximus* азиатскому слону, но синтип, определенный в его работе, оказался зародышем африканского слона (Cappellini et al., 2014). Таким образом, Каппеллини и др. (Cappellini et al., 2014) провели обширное исследование опубликованных работ Линнея для обеспечения таксономической стабильности. Они нашли в его работе описание почти полного скелета азиатского слона

(подтвержденное морфологическими исследованиями и исследованиями ДНК) и обозначили его как лектотип азиатского слона (Cappellini et al., 2014; Gentry et al., 2014).

Первое появление *E. maximus* неизвестно (Lister et al., 2013). По словам Чаухана (Chauhan, 2008) и Нанды (Nanda, 2008), этот вид встречается только в позднем плейстоцене Нармады и Индо-Гангского региона. Это затрудняет возможность комментировать вероятность эволюционного перехода от *E. hysudricus* к современному *E. maximus*.

Распространение – поздний плейстоцен–ныне. Пост-сивалик: долина Нармада (полуостров Индии), Индо-Гангская равнина.

Материал – 1 нижний зуб; местонахождение долина Нармада (полуостров Индии).

РОД PALAEOLOXODON MATSUMOTO, 1924

Palaeoloxodon antiquus (Falconer and Cautley, 1845)

Табл. XI Фиг. 1.

Синонимика:

Elephas meridionalis: Nesti, 1825.

Elephas antiquus: Falconer & Cautley, 1847, pl. 12D, figs. 4, 5, pl. 14A, figs. 1-13; Osborn, 1942, p. 1218; Markov, 2007, p. 161; Mol, Vos, Plicht, 2007, p. 149.

Elephas platyrhynchus: Graells, 1897.

Loxodonta (Palaeoloxodon) antiquus: Matsumoto, 1924

Hesperoloxodon antiquus: Osborn, 1942.

Palaeoloxodon meridionaloides: Dubrovo, 1960.

Palaeoloxodon italicus: Dubrovo, 1960.

Elephas namadicus: Maglio, 1973, p. 40.

Лектотип – NHMUK PV M2006. Неполная горизонтальная ветвь нижней челюсти с хорошо сохранившимся m2. Лектотип хранится в Музее естественной истории в Лондоне, Англия. Место находки – не известно; поздний средний плейстоцен.

Описание – Теменно-затылочный гребень сильно развит со складками внутрь у взрослых особей. Его передний край может подходить сравнительно близко к носовому отверстию. Очень широкий лоб, сильно уплощенный в сагиттальной и поперечной плоскостях. Носовое отверстие имеет закругленные боковые края. Надглазничные отростки укорочены. Базикраний сильно редуцирован, расположен почти вертикально выше дистального (абораляного) конца зубного ряда (Larramendi et al., 2017; Larramendi et al., 2020).

Зубы М3/м3 из разных местонахождений Восточной Европы крупные, их длина превышает 300 мм. Количество пластин около 16–17, без талонов. Коронка зуба высокая и узкая.

Срединный синус слабо выражен, эмалевые пластины плотно упакованы и в целом тонкие. Пластины при раннем износе образуют форма стирания антиквоидного типа «● — ●».

Размеры – Приложение 2. Табл. 5.

Сравнение – Теменная область у *P. antiquus* менее расширенная, чем у *P. namadicus* (Larramendi et al., 2020). Зубы МЗ азиатской формы меньше по сравнению с европейским типом. Срединный синус был менее развит у европейского типа. Края пластин имеют изгиб вперед, характерный для *Palaeoloxodon*, встречающийся как у азиатских, так и у европейских типов. Эмаль тоньше, чем у азиатского типа.

Замечание – Точный возраст типового экземпляра неизвестен. Однако его можно сопоставить с поздним средним плейстоценом на основании уровней его сохранности (Palombo, Ferretti, 2005). Вид широко распространен в континентальной Европе, особенно в Италии и Германии. Находки из Восточной Европы редки. Единичные экземпляры зубов известны из местонахождений Болгарии, Молдавии, Украины, юго-востока европейской части России и Закавказья (Markov, 2007; Baygusheva, Titov, 2008).

Первое появление *P. antiquus* в Европе можно отнести к границе раннего к среднему плейстоцену (Slivia Faunal Unit, MIS 21: Palombo, Ferretti, 2005; Palombo, 2017). Для находок палеолоксодонов из Евразии Саэгуза (Saegusa, 2005) и Саэгуза и Гилберт (Saegusa, Gilbert, 2008) выделено два краниальных морфотипа: «Stuttgart-morph (штутгарт-морф)» с умеренно развитым теменно-затылочным гребнем и «namadicus-morph (намадикус-морф)» с сильно развитым этим гребнем. Отмечено, что «Stuttgart-morph» выделена на находках из Штутгарта, Германия, а «namadicus-morph» — на находках индийского типа. Сделано предположение, что событие замещения (то есть замена *P. antiquus* на *P. namadicus*) произошло в Северной Евразии между MIS 11 и MIS 9. Однако Larramendi et al. (Larramendi et al., 2020, p. 16) утверждал, что развитие теменно-затылочного гребня является длительным и связано с онтогенезом и аллометрией как в популяциях *P. antiquus*, так и в популяциях *P. namadicus*.

Распространение – средний плейстоцен–поздний плейстоцен. Евразия.

Изученный материал – 2 зуба, из них верхний – 1, нижний – 1; местонахождение Приазовье (Таганрог).

Palaeoloxodon namadicus (Falconer and Cautley, 1845)

Табл. XI Фиг. 2.

Синонимика:

Elephas namadicus: Falconer and Cautley, 1845, pl. 13, figs. 1-3; Maglio, 1973, p. 40.

Elephas (Euelephas) namadicus: Falconer, 1857.

Polydiskodon namadicus: Pohlig, 1888.

Loxodonta (Palaeoloxodon) namadica: Matsumoto, 1924.

Лектотип – BM M-3092. Череп с частичным левым и правым МЗ. Лектотип хранится в Музее естественной истории в Лондоне, Англия. Место находки – Нармада долина, Центральная Индия; средний плейстоцен.

Описание – Чрезвычайно выраженный теменно-затылочный гребень (передний край которого почти достигает носового отверстия), связанный с сильно утолщенными теменными костями (Larramendi et al., 2020). Затылочная область сильно расширена кзади, уплощена в переднем и заднем направлении. Лоб ниже гребня очень короткий и плоский. теменные впадины очень широкие. Наружные ноздри крупные (Maglio, 1973). Верхние моляры МЗ узкие, с 16 пластинами (без талонов). Высота коронки составляет 88% от ее ширины. МЗ имеет очень тонкую эмаль с близко расположенными пластинами, что дает очень высокую частоту пластин. На МЗ имеются срединные расширения (синус).

Размеры – Приложение 2. Табл. 10.

Сравнение – Свод черепа *P. namadicus* в отличие от *P. antiquus* менее сжат в переднезаднем направлении. Затылочная ямка у *P. antiquus* относительно шире, чем у *P. namadicus*. дорзальная затылочная длина у *P. namadicus* заметно больше, чем у *P. antiquus*. Теменно-затылочный гребень более выражен у *P. namadicus*. Подглазничная впадина, характерная для *P. namadicus*, отсутствует у *P. antiquus* (Larramendi et al., 2020). В среднем зубы МЗ *P. namadicus* меньше, чем у *P. antiquus*. На зубах *P. namadicus* отчетливо выражен срединный синус, что редко наблюдается у европейского типа. Эмаль *P. namadicus* относительно толще.

Замечание – Первое появление *Palaeoloxodon namadicus* в настоящее время можно отнести к формации Дханси (Dhansi) в долине Нармада (Центральная Индия), включая хорошо сохранившийся череп самки (Sonakia, Biswas, 2011). Предполагается, что местонахождение относится к среднему плейстоцену, но точный возраст неизвестен. Находка относится классической пост-сиваликской фауне позднего среднего и позднего плейстоцена полуостровной Индии (Nanda, 2002, 2008; Patnaik, Nanda, 2010), но это требует дальнейшей точной датировки. *Palaeoloxodon namadicus* был самым крупным слоном с прямыми бивнями. Ларраменди и др. (Larramendi et al., 2020) выдвинули гипотезу о том, что теменно-затылочный гребень у *Palaeoloxodon* эволюционировал, чтобы обеспечить дополнительную область для крепления мускулатуры шеи, поддерживающей его огромную голову, которая является самой большой как раз у *P. namadicus* (Shindo, Mori, 1956; Larramendi et al., 2020). В настоящее время нет убедительных доказательств, чтобы определить, развивалась ли

мышца (*extra splenius*) независимо у двух родов *Elephas* и *Palaeoloxodon* или представляет собой синапоморфию, которая поддерживала бы, кладу *Elephas/Palaeoloxodon* (Larramendi et al., 2020). Развитие теменно-затылочного гребня также свидетельствует о половом диморфизме у *Palaeoloxodon* (у самцов он более выраженный, чем у самок: Larramendi et al., 2020). Скорость развития этого гребня пропорциональная возрасту (Larramendi et al., 2020), но из-за нехватки образцов черепов взрослых животных это требует дальнейшего изучения.

Распространение – средний плейстоцен–поздний плейстоцен. Пост-сивалик: долина Нармада (полуостров Индии), Индо-Гангская равнина.

Материал – 1 верхний зуб; местонахождение долина Нармада (полуостров Индии).

Заключения

1. Изученные микроструктурные особенности бивня южного слона (углы Шрегера, длина волны, тип узора Шрегера) позволяют проводить надежную таксономическую идентификацию бивней, в том числе их изолированных фрагментов, до родового уровня.
2. Изучение микроструктуры эмали щечных зубов южного слона впервые показало, что толщина внутренних слоев эмали может использоваться для различения подвидов южного слона. В работе показано использование эмали для филогенетических исследований.
3. Проведено детальное изучение зубов вымерших слонов, принадлежащих к родам *Archidiskodon* с юга Восточной Европы, *Elephas* из области распространения Верхнего Сивалика Индии и *Palaeoloxodon* из обоих регионов, что позволило найти объективные морфологические различия щечных зубов (количество пластин, LF, ET, HI).
4. Было проведено сравнение скорости эволюции зубов между родами *Archidiskodon* и *Elephas*. Морфометрические результаты показали более быструю и равномерную скорость эволюции линии Elephantidae (род *Archidiskodon*) с юга Восточной Европы.
5. Изучены биостратиграфические особенности ряда местонахождений фауны хоботных с юга Восточной Европы и из Верхнего Сивалика Индии. Уточнен таксономический состав фауны хоботных (сем. Elephantidae) и эволюционные параметры их зубной системы.
6. Впервые проведена биостратиграфическая корреляция между плио-плейстоценом юга Восточной Европы и Верхним Сиваликом Индии. В позднем плиоцене происходит первое появление Elephantidae в Евразии. В раннем плейстоцене в обоих регионах наблюдается локальная эволюция различных видов слонов. Огромная географическая экспансия, многочисленные местонахождения и большое количество ископаемого материала по семейству Elephantidae наблюдаются в нижнем плейстоцене, что означает резкое увеличение общего числа особей.
7. Согласно палеомагнитным (по литературным данным) и биостратиграфическим исследованиям, первое появление древнейших ископаемых слонов в Верхнем Сивалике происходит несколько раньше, чем на юге Восточной Европы. Это свидетельствует о диахронном появлении семейства Elephantidae в разных регионах. В настоящее время это говорит в пользу модели возможной миграции этих крупных

травоядных сначала из Африки на Индийский субконтинент, а затем на юг Восточной Европы. Однако это противоречит данным настоящей работы о том, что первые слоны с юга Восточной Европы имели более примитивные зубы по сравнению с самыми ранними слонами из Индии. В связи с этим возникает необходимость в дополнительных магнитостратиграфических данных для точного датирования нижней границы интервал-зоны *E. planifrons*. Что касается миграции этих древних слонов между югом Восточной Европы и Индийским субконтинентом, согласно имеющейся литературе о первых появлениях, существует вероятность миграции с Индийского субконтинента на юг Восточной Европы. Но поскольку текущая работа свидетельствует об обратном, есть вероятность, что миграция происходила с юга Восточной Европы в сторону Индийского субконтинента, но эта модель требует более детального изучения на более крупной выборке.

Список публикаций по теме диссертации

Рецензируемые научные журналы:

1. Simakova, A.N., Tesakov, A., Çelik, H., Frolov, P.D., Shalaeva, E.A., Sokolov, S.A., Trikhunkov, Y.I., Trifonov, V.G., Bachmanov, D.M., Latyshev, A.V., **Ranjan, P.B.**, Gaydalenok, O.V., Syromyatnikova, E.V., Kovaleva, G.V. & Vasilieva, M.A. Caspian-type dinocysts in NE Turkey mark deep inland invasion of the Akchagylian brackish-water basin during the terminal Late Pliocene // Quat. Int. 2021. Vol. 605–606. P. 329–348.
2. **Ranjan P.B.**, Titov V.V., Tesakov A.S., Trikhunkov Y.I., Çelik H. 2022. Identification of proboscidean tusk from the Plio-Pleistocene transition of the Pekecik Section, Eastern Turkey // Russian J. Theriol. Vol. 21. No. 1. P. 94–101. doi: 10.15298/rusjtheriol.21.1.11
3. **Ranjan P.B.**, Titov V.V., Patnaik, R., Tesakov A.S. Progress in comparison of Elephantidae fauna based on dental study between the Plio–Pleistocene of south of Eastern Europe and Upper Siwaliks of India // Stratigraphy and Geological Correlation. 2023. Vol. 31. No. 6. P. 721–736.

Сборники статей, материалы и тезисы конференций:

4. **Ranjan P.**, Titov V., Tesakov A., Patnaik R. A new Stegodon molar from ~2.6 Ma Upper Siwalik (Tatrot Formation) sediments exposed around Khetpurali (District Ambala, Haryana), India. 14th Chandigarh Science Congress. 17-19 December 2020. Panjab University, Chandigarh. p.190-191.
5. В.В. Титов, Р. Патнайк, **П.Б. Ранджан**, А.С. Тесаков. Перспективы корреляции биостратиграфических событий раннего-среднего плейстоцена юга Восточной Европы и Верхнего Сивалика (свита Пинджор) Индии. Палеострат-2021 годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и московского отделения палеонтологического общества при РАН Москва, 25–26 января 2021 г. Тезисы докладов. Москва. ПИН РАН, 2021. с.74-75.
6. **П.Б. Ранджан**, А.С. Тесаков, В.В. Титов. Идентификация остатков раннечетвертичного хоботного в разрезе Пекеджик, восточная Турция, на основании особенностей бивня. Материалы LXVII сессии Палеонтологического общества, ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург: Палеонтологическое общество РАН, 2021. С.132-134.
7. **П.Б. Ранджан**, В.В. Титов. Нарушения функционирования зубов у таманских слонов *Archidiskodon meridionalis tamanensis* (на основе материалов из местонахождения

- синяя балка, таманский п-ов, ранний плейстоцен). Современная палеонтология: классические и новейшие методы. XVII всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов, Москва, ПИН РАН, 18–20, октября 2021 г. с. 30.
8. V.V. Titov, R. Patnaik, **P.B. Ranjan**, A.S. Tesakov. Prospects for comparison of proboscidean fauna based on dental study between the Plio-Pleistocene of southeastern Europe and Upper Siwaliks of India. VIII International Conference on Mammoths and their Relatives. 25-28 October 2021. IISc, Bangalore, India. p. 34-35.
 9. **П.Б. Ранджан**, В.В. Титов, Р. Патнайк, А.С. Тесаков. Перспективы сравнения фауны хоботных (по материалу коренных зубов) плио-плейстоцена юго-Восточной Европы и верхов формации Сивалик Индии. Материалы LXVIII сессии Палеонтологического общества, ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург: Палеонтологическое общество РАН. 2022. С. 236–237.
 10. **П.Б. Ранджан**, В.В. Титов, А.С. Тесаков. Характеристика эмали зубов слонов на юге Восточной Европы в раннем плейстоцене. Эволюция и функциональная морфология позвоночных. Материалы II Всероссийской конференции и школы для молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского. Москва. 6–9 октября 2022. С. 257–261.

Список литературы

1. Александрова, Л.П. Грызуны антропогена европейской части СССР. М.: Наука. 1976. 98 с.
2. Алексеева, Л.И. Стратиграфический обзор хоботных эоплейстоцена юга Европейской части СССР // Четвертичный период и ее история. М.: Наука, 1965. С. 69–90.
3. Алексеева, Л.И. Териофауна раннего антропогена восточной Европы // Тр. Геологич. ин-та АН СССР. 1977. Вып. 300. 214 с.
4. Алексеева, Л. И. Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы // Тр. Геологич. ин-та АН СССР. Вып. 455. М.: Наука, 1990. 109 с.
5. Бадам, Г.Л. Ископаемые млекопитающие Верхнего Сивалика и проблема границы между неогеном и четвертичной системой в Индии // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. 1977. N 47. С. 37–44.
6. Байгушева В.С. Ископаемая Териофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье) // Мат. по фаунам антропогена СССР. Тр. ЗИН АН СССР. 1971. Т. 69. Вып. 49. С. 5–28.
7. Байгушева В.С. Ископаемые остатки крупных животных Ливенцовского карьера // Разрез новейших отложений северо восточного Приазовья. М.: Изд-во МГУ, 1976. С. 25–27, 96–102.
8. Байгушева, В.С., Титов, В.В. Обзор находок ископаемых слонов Приазовья // Мамонт и его окружение. М.: ГЕОС, 2001. С. 71–81.
9. Байгушева, В.С., Титов В.В. Таманский фаунистический комплекс крупных позвоночных животных Азовского Приазовья и Нижнего Дона // Ранний палеолит Евразии: новые открытия. Краснодар - Темрюк: Южный научный центр, РАН, 2008. С. 123–124.
10. Байгушева, В.С., Титов, В.В., Тесаков, А.С. Новые данные о тафономии и палеонтологии стратотипического местонахождения млекопитающих эоплейстоцена (Синяя Балка, Таманский п-ов) // Геобиосферные события и история органического мира. Мат. LIV сессии палеонтологического общества. Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ, 2008. С. 11–13.
11. Байгушева, В.С., Вангенгейм, Э.А., Тесаков, А.С. и др. Замечания к статье Е.Н. Машенко «эволюция мамонтоидных слонов на северном Кавказе (Россия) в плиоцене и плейстоцене // Труд. Зоо. ин-та РАН, 2011. Т. 315, № 4, С. 483–493.

12. Байгушева, В.С., Титов, В.В. Проблемы валидности таксона *Archidiskodon meridionalis gromovi* Garutt et Alexejeva, 1964: уточнение диагноза, стратиграфическое распространение, палеоэкология // Труд. Зоо. ин-та РАН, 2018. Т. 322, № 3. С. 222–240.
13. Беляева, Е.И. *Elephas trogontherii trogontherii* Pohl. с Таманского полуострова // Труд. Геол. музея АН СССР, 1925. Т. 5, вып. 1. С. 1–16.
14. Беляева, Е.И. Некоторые данные об ископаемых слонах таманского полуострова // Известия академии наук СССР. Отд. мат.-ест. наук, 1933. С. 1209–1211.
15. Беляева, Е.И. О находке *Elephas* в Таджикистане // Труды Палеозоол. ин-та АН СССР, 1936. Т. 5. С. 103–107.
16. Богачев, В.В. Новые материалы к истории третичных слонов в юго-восточной России // Изв. Азерб. ун. 1923. № 3. С. 108.
17. Богачев, В.В. Кладбище четвертичной фауны на Апшеронском полуострове, Баку // Изв. Азерб. Фил. Акад. Наук, 1939. № 3, С. 1–11.
18. Бурчак-Абрамович, Н.И. *Protoelephas planifrons* Falc. и родственные формы в Закавказье // Изв. акад. наук Азерб. ССР, 1951. Т. 2. С. 75–81.
19. Вангенгейм, Э.А., Зажигин В.С. Обзор фаунистических комплексов и фаун территории СССР // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. Полутом 1. М: Недра, 1982. С. 267–279.
20. Вангенгейм, Э.А., Векуа, М.Л., Жегалло, В.И., Певзнер, М. А., Тактакишвили, И.Г., Тесаков, А.С. Положение таманского фаунистического комплекса в стратиграфической и магнитохронологической шкалах // Бюллетень ком. по изу. чет. периода. 1991. N 60. С. 41–52.
21. Верещагин, Н.К. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова // Тр. ЗИН АН СССР. 1957. Т. 22. 111 с.
22. Верещагин, Н.К. Млекопитающие Кавказа // М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1959. 703 с.
23. Габуния, Л.К., Дуброво, И.А. Систематика и значение для стратиграфии рода *Archidiskodon* (Mammalia, Proboscidea) // Бюл. моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол., 1990. Т. 65, вып. 3. С. 75–81.
24. Гарутт, В.Е. Южный слон *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) из плиоцена северного побережья Азовского моря // Тр. ком. по изуч. четверт. периода. 1954. Т. 10. Вып. 2. С. 1–76.
25. Гарутт, В.Е. О новом ископаемом слоне *Phanagoroloxodon mammontoides* gen. et sp. nov с Кавказа // Докл. АН СССР. 1957. Т. 112 (2). С. 333–335.

26. Гарутт, В. Е., Алексеева, Л.И. Новые данные об эволюции слонов рода *Archidiskodon* // Тезисы всесоюзного совещ. по изуч. четв. периода. Новосибирск, 1964. С. 7–8.
27. Гарутт, В.Е., Форонова, И.В. Исследование зубов вымерших слонов - методические рекомендации. Новосибирск: Институт геологии и геофизики. Сибирские отделение АН СССР, 1976. С. 3–36.
28. Гарутт, В.Е. Зубная система слонов в онтогенезе и филогенезе // Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. (Труды зоологического ин-та АН СССР), 1977. Т. 73. С. 3–36.
29. Гарутт, В.Е. Происхождение слонов *Elephantidae* и пути их филогении // Труды зоологического ин-та АН СССР, 1986. Т. 149. С. 15–32.
30. Гарутт, В.Е. Фанагорийский слон *Phanagoroloxodon mammontoides* Garutt, 1957 и вопрос о путях эволюции подсемейства *Elephantidae* // Труды зоологического ин-та АН СССР, 1992. Т. 246. С. 29–40.
31. Гарутт, В.Е., Тихонов, А.Н. Происхождение и систематика семейства слоновых *Elephantidae* Gray, 1821 со специальным обзором состава трибы *Mammuthini* Brookes, 1828 // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС. 2001. С. 47–70.
32. Громов, В.И. Краткий систематический и стратиграфический обзор четвертичных млекопитающих СССР // Академику В.А. Обручеву к пятидесятилетию научной и педагогической деятельности. М.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. II. С. 163–223.
33. Громов, В.И. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР // Труд. Ин-та геол. наук АН СССР. Сер. геол., 1948. Вып. 64, № 17. 521 с.
34. Громов, В.И. Череп слона из Хапров // Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена. М.: Геологический институт АН СССР, 1977. С. 83–94.
35. Громова, В.И. Новое из истории четвертичной фауны млекопитающих СССР // Природа, 1932. № 8. С. 739–750.
36. Губкин, И.М. Заметка о возрасте слоев с *Elasmotherium* и *Elephas* на Таманском полуострове // Изв. АН СССР, 1914. Т. 8, № 9. С. 587–590.
37. Дуброво, И.А. Древние слоны СССР // Труд. Палео. ин-та, 1960. Вып. 1, Т. 85. 78 с.
38. Дуброво, И.А. Новые данные о таманском фаунистическом комплексе // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, 1963. № 6. С. 94–99.
39. Дуброво, И.А. Слоны рода *Archidiskodon* на территории СССР // Палео. Жур. 1964. № 3. С. 82–93.

40. Дуброво, И.А., Байгушева, В.С. Слоны хапровского фаунистического комплекса (по материалам Ливенцовского карьера) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1964. Т. 39. Вып. 5. С. 133–136.
41. Лебедева, Н.А. Континентальные Антропогеновые Отложения Азово-Кубанского Прогиба и соотношение их с морскими толщами (ред. А.В. Пейве) - Москва: Академии Наук СССР, 1963. 106 с.
42. Лебедева, Н.А. Антропоген Приазовья. (ред. А.В. Пейве) М.: Наука, 1972. 106 с.
43. Машенко, Е.Н. Эволюция мамонтоидных слонов на Северном Кавказе (Россия) в плиоцене и плейстоцене // Труд. Зоо. Ин-та РАН. 2010. Т. 314 (2). С. 197–210.
44. Обада, Т., Давид, А. Род *Archidiskodon* Pohlig, 1885, на территории Молдавской республики. В: Лобков, В.А. (ред.), Том, посвященный памяти проф. А.А. Браунер. 1997. Одесса: Астропринт. С. 172-175.
45. Павлова, М.В. Находки *Elasmotherium Sibiricum* в Ставропольской губернии и в других местах // Зап. Геол. отд. любит. ест. антроп. и этногр., 1916. Вып. 5. С. 67–80.
46. Павлова, М.В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи // Современные проблемы естествознания. Москва - Петроград: Госиздат, 1924, с. 18–36.
47. Павлова, М.В. Ископаемые млекопитающие из тираспольского гравия Херсонской губернии // Мемуары Геологического отделения Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии, 1925. Вып. 3. 76 с.
48. Ранджан, П.Б., Титов, В.В. Идентификация остатков раннечетвертичного хоботного в разрезе Пекеджик, Восточная Турция, на основании особенностей бивня // Мат. LXVII сессии палеонтологического общества. Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ, 2021. С. 132–134.
49. Ранджан, П.Б., Титов, В.В. Характеристика эмали зубов слонов на Юге Восточной Европы в раннем плейстоцене // Мат. II Всерос. конф. и школы для молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского. 2022. С. 257–261.
50. Тесаков, А.С. Биостратиграфия среднего плиоцена - эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). Москва: Наука, 2004. 247 с.
51. Тесаков, А.С., Гайдаленок, О.В., Соколов, С.А., Фролов, П.Д., Трифонов, В.Г., Симакова, А.Н., Латышев, А.В., Титов, В.В., Щелинский, В.Е. Тектоника плейстоценовых отложений северо восточной части Таманского полуострова, Южное Приазовье // Геотектоника. 2019. № 5. С. 12–35.

52. Тесаков, А.С. Эволюция фаун мелких млекопитающих и континентальная биостратиграфия позднего кайнозоя юга Восточной Европы и Западной Азии // докторская диссертация. 2021. 167 с.
53. Титов, В.В. Крупные млекопитающие позднего плиоцена северо-восточного Приазовья. Ростов-на-Дону: Институт аридных зон ЮНЦ РАН, 2008. 262 с.
54. Титов, В.В., Тесаков, А.С., Байгушева, В.С. К вопросу об объеме псекупского и таманского фаунистических комплексов (ранний плейстоцен, Юг Восточной Европы) // Мат. LVIII сессии палеонтологического общества. Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ, 2012. С. 142–144.
55. Титов, В.В., Байгушева, В.С., Тимонина, Г.И., А.С. Тесаков. Тафономические особенности эоплейстоценового местонахождения Богатыри // Синяя Балка (Таманский п-ов, Россия) / Палеолитическая стоянка Азых в Азербайджане и миграционные процессы. Баку: Институт Археологии и Этнографии, 2018. С. 173–178.
56. Титов, В.В., Сыромятникова, Е.В., Тесаков, А.С., Сотникова, М.В., Зеленков, Н.В., Чушкин, А.Э., Крицкая, О.Ю. Новое уникальное местонахождение позвоночных позднего плиоцена Белореченск (Краснодарский край) // Мат. LXIX сессии палеонтологического общества. Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ, 2023. С. 246–247.
57. Форонова, И.В. Четвертичные млекопитающие юго-востока Западной Сибири (Кузнецкая котловина) филогения, биостратиграфия, палеоэкология // Научн. ред. чл.-кор. РАН А.В. Каныгин. Новосибирск: Изд-во СО РАН «Гео», 2001. 243 с.
58. Шер, А.В., Гарутт, В.Е. Новые данные по морфологии коренных зубов слонов // Док. АН СССР, 1985. Т. 285, № 1. С. 221–225.
59. Шпанский, А.В. Вариации морфологии зубов шерстистого мамонта *Mammuthus Primigenius* (Blumenbach, 1799) (Mammalia: Elephantidae) // Труд. Зоо. ин-та РАН. 2014. Т. 318, № 1. С. 24–33.
60. Щелинский, В.Е. Эоплейстоценовая раннепалеолитическая стоянка Родники 1 в западном Предкавказье. С-Пб.: Институт истории материальной культуры РАН. 2014. С. 18–38.
61. Ábelová, M. Schreger pattern analysis of *Mammuthus primigenius* tusk: Analytical approach and utility // Bull. Geosci. 2008. Vol. 83. P. 225–232.
62. Agarwal, R.P., Nanda, A.C., Prasad, D.N., Dey, B.K. Geology and biostratigraphy of the Upper Siwalik of Samba area, Jammu foothills // J. Himal. Geo. 1993. V. 4. P. 227–236.
63. Agiadi, K., Theodorou, G. Tusk Paleohistology as a tool in the discrimination of fossil tusks from Greece // Alcover J.A. & Bover P. (eds.). Proc. Int. Sym. “Insular Vertebrate

- Evolution: The Palaeontological Approach". Mallorca, Spain: Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears. 2005. Vol.12. P. 1–8.
64. Agostini, S., Palombo, M.R., Di Canzio, E., Tallini, M. *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825) from Campo di Pile (L'Aquila, Abruzzo, Central Italy) // *Quat. Int.* 2012. Vol. 276–277. P. 42–52.
 65. Aguirre, E. Evolutionary history of the elephant // *Science*. 1969. V. 64. P. 1366–1376.
 66. Aguirre, E.E., Morales, J. Villafranchian faunal record of Spain // *Quartärpaläontol.* 1990. V. 8. P. 7–11.
 67. Athanasiu, S.C. Resturile de Mamifere Pliocene superioara e dela Tulucesti in districtul Covurlui // *Anuar. Inst. Geol. Romaneie*. 1915. V. 6. P. 408–415.
 68. Azzaroli, A. Villafranchian correlations based on large mammals // *Gior. Di. Geol.* 1970. V. 35. P. 111–131.
 69. Azzaroli, A. Evolutionary patterns of Villafranchian Elephants in central Italy // *Atti della Accademia nazionale dei Lincei Anno 374. Roma: Classe de Scienze fisiche, matematiche e naturali.* 1977. P. 149–168.
 70. Azzaroli, A. Quaternary mammals and the “end-Villafranchian” dispersal event. A turning point in the history of Eurasia // *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeocol.* 1983. V. 44. P. 117–139.
 71. Azzaroli, A., Napoleone, G. Magnetostratigraphic investigation of the Upper Sivaliks near Pinjor, India // *Italiana di Paleontologia*. 1982. V. 87. P. 739–762.
 72. Azzaroli, A., De Giuli, C., Ficarelli, G., Torre, D. Late Pliocene to early mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events // *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeocol.* 1983. V. 66. P. 77–100.
 73. Badam, G.L. Pleistocene Fauna of India, with Special Reference to the Siwaliks // *Deccan College Postgraduate and Research Institute. Pune.* 1979.
 74. Badam, G.L. Pleistocene faunal succession of India // *The evolution of the East Asian Environment, Centre of Asian Studies. Ed. Whyte R.O. Univ. Hong Kong.* 1984. V. 2. P. 746–775.
 75. Baigusheva, V., Titov, V. The evolution of Eastern European meridionaloid elephants // *Quaternaire.* 2010. V. 3 P. 13–16.
 76. Baigusheva, V.S., Titov, V.V., Foronova, I.V. Teeth of early generations of Early Pleistocene elephants (Mammalia, Elephantidae) from Sinyaya Balka/Bogatyri site (Sea of Azov region, Russia) // *Quat. Int.* 2016. V. 420. P. 306–318.
 77. Baker, W.E., Durand, H.M. Table of Sub-Himalayan fossil genera in the Dadupur collection // *J. Asiat. Soc. Bengal.* 1836. V. 5. (291-293). P. 661–669.

78. Barry, J.C., Lindsay, E.H., Jacobs, L.L. A biostratigraphic zonation of the Middle and Upper Siwaliks of the Potwar Plateau of northern Pakistan // *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoecol.* 1982. V. 37. P. 95–130.
79. Baygusheva, V., Titov, V. The evolution of Eastern European meridionaloid elephants' dental characteristic // *Quat. Int.* 2012. V. 255. P. 206–216.
80. Beden, M. Family Elephantidae // In: Harris, J.M. (Ed.) *Koobi Fora Research Project.* Oxford: Clarendon Press. 1983. V. 2. P. 40–129.
81. Białas, N., Prymak, O., Singh, N.P., Paul, D., Patnaik, R., Epple, M. Teeth of past and present elephants: Microstructure and composition of enamel in fossilized proboscidean molars and implications for diagenesis // *Geochem., Geophys., Geosys.* 2021. V. 22. P. 1–16.
82. Blumenbach, J.F. *Handbuch der Naturgeschichte.* Dieterich, Gottingen, 6th Eds. 708 pp.
83. Boyde A. 1965. The structure of developing mammal enamel // *Tooth enamel*, eds. Stack, M.V., Fearnhead R.W. Bristol. P. 163–194.
84. Cande, S.C., Kent, D.V. Revised calibration of the geomagnetic polarity timescale for the Late Cretaceous and Cenozoic // *J. Geophys. Res.* 1995. V. 100 (B4). P. 6093–6095.
85. Capozza, M. Microwear analysis of *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825) molar from Campo del Conte Frosinone, Italy) // Abstract International Congress "The World of Elephants" Rome, 2001. P. 529–533.
86. Cappellini, E., Gentry, A., Palkopoulou, E., Ishida, Y., Cram, D., Roos, A.M., Watson, M., Johansson, U.S., Fernholm, B., Agnelli, P., Barbagli, F., Littlewood, D.T.J., Kelstrup, C.D., Olsen, J.V., Lister, A.M., Roca, A.L., Dalén, L., Gilbert, M.T.P. Resolution of the type material of the Asian elephant, *Elephas maximus* Linnaeus, 1758 (Proboscidea, Elephantidae) // *Zool. J. Linnean Soc.* 2014. V. 170. P. 222–232.
87. Chauhan, P.R. Large mammal fossil occurrences and associated archaeological evidence in Pleistocene contexts of peninsular India and Sri Lanka // *Quat. Int.* 2008. V. 192. P. 20–42.
88. Chopra, S.R.K. Taphonomy, fauna, environment and ecology of Upper Siwaliks (Plio-Pleistocene) near Chandigarh, India // *Nature.* 1984. V. 308. P. 353–355.
89. Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.-X. The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36: 199–204. (2013; updated). URL: <http://www.stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2023-04.pdf> и русский URL: <http://www.stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2017-02Russian.pdf>
90. Colbert, E.H. Siwalik mammals in American Museum of Natural History // *Trans. Am. Phil. Soc.* 1935. V. 26. P. 1–401.

91. Colbert, E.H. The geological succession of the Proboscidea in India // In: Osborn H.F., Proboscidea, 1942.
92. Dennell, R.W. Early Hominin landscape in the Northern Pakistan. Investigations in the Pabbi Hills // BAR Int. Series, 1265. 2004. 454 p.
93. Dennell, R.W., Coard, R., Turner, A. The biostratigraphy and magnetic polarity zonation of the Pabbi Hills, northern Pakistan: An Upper Siwalik (Pinjor Stage) Upper Pliocene–Lower Pleistocene fluvial sequence // Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoecol. 2006. V. 234. P. 168–185.
94. Deperet, C., Mayet, L., Roman, F. Les elefants pliocenes // Annales Université Lyon, 1923. V. 2. P. 89–213.
95. Deraniyagala, P.E.P. Some Extinct Elephants, Their Relatives and Two Living Species // Ceylon (Columbo): Nat. Mus. Pub.
96. Dubrovo, I.A. A history of elephants of the Archidiskodon-Mammuthus phylogenetic line on the territory of the USSR // J. Paleo. Soc. Ind. 1977. V. 20. P. 33–41.
97. Dubrovo, I.A. Problems of the systematics of fossil elephants // Act. zool. Fennica. 1985. V. 170. P. 241–245.
98. Dutta, A.K., Grigorescu, D.A. Towards a correlation of Mammalian fauna of the Siwaliks with their equivalents in the South Eastern Europe, including Crimea and Caucasus // Recent Researches in Geology. Hind. Publ. Corp. Delhi. 1973. P. 265–274.
99. Espinoza, E.O., Mann, M.J. Identification Guide for Ivory and Ivory Substitutes. Second edition. Baltimore: World Wildlife Fund and Conservation Foundation. 1991. 38 p.
100. Espinoza, E.O., Mann, M.J. The history and significance of the Schreger pattern in proboscidean ivory characterization // J. Am. Ins. Cons. 1993. Vol.32. P. 241–248.
101. Essen, H. A supernumerary tooth and an odontoma attributable to *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) (Mammalia, Proboscidea) from The Netherlands, and various related finds // Act. zool. Cracoviensia. 2004. V. 47 (1-2). P. 81–121.
102. Essen, H. Tooth morphology of *Mammuthus meridionalis* from the southern bight of the North Sea and from several localities in the Netherlands // Deinsea. 2003. V. 9, P. 55–104.
103. Falconer, H., Cautley, P.T. Fauna Antiqua Sivalensis. 1846–1849. London: Smith, Elder and Co. Part I, 1846; Part II, 1847; Part III–VII, 1849
104. Falconer, H. On the species of mastodon and elephant occurring in the fossil state in England, Part II *Elephas* // Quat. J. Geol. Soc. London. 1857. V. 14. P. 81–84.
105. Ferretti, M.P. *Mammuthus meridionalis* (Mammalia, Proboscidea, Elephantidae) from the "Sabbie Gialle" of Oriolo (Cava La Salita, Faenza, Northern Italy) and other

- European late populations of southern mammoths // *Ecol. Geol. Helv.* 1999. V. 92. P. 503–515.
106. Ferretti, M.P. Enamel structure and proboscideans systematics: an overview // Abstract. 6th European Workshop on Vertebrate Palaeontology. Florence and Montevarchi: Università degli studi di Firenze, 2001. P. 29.
 107. Ferretti, M.P. Structure and evolution of mammoth molar enamel // *Acta Paleo. Polo.* 2003. V. 48, N 3. P. 383–396.
 108. Ferretti, M.P. Enamel Structure of *Cuvieronius hyodon* (Proboscidea, Gomphotheriidae) with a Discussion on Enamel Evolution in Elephantoids // *Mamm. Evol.* 2007. V. 15, P. 37–58.
 109. Fisher, D.C., Trapani, J., Shoshani, J., Woodward, M. The Schreger pattern in mastodon and mammoth tusk dentin // *Curr. Res. Pleistocene.* 1998. V.15. P. 105–107.
 110. Foronova, I.V., Zudin, A.N. Evolution of the mammoth lineage in Eurasia // *Sbornik geologicheskikh ved - Antropozoikum*, 1999. V. 23. P. 99–109.
 111. Foronova, I.V. Early Quaternary history of the genus *Archidiskodon* (Proboscidea, Elephantidae) in Western Siberia: to the question of Intermediate links in mammoth lineage // *Proc. Zool. Inst.* 2018. V. 322 (3). P. 241–258.
 112. Garutt, V.E., Alexeeva, L.I., Baigusheva, V.S. On the oldest *Archidiskodon* elephant from the Anthropogene of the USSR // *J. Paleo. Soc. Ind.* 1977. V. 20. P. 4–9.
 113. Garutt, V.E., Baigusheva, V.S. *Archidiskodon gromovi* Garutt et Alexeeva— der älteste Elefant der Mammutlinie in Eurasien // *Quartärpaläontol.* 1981. V 4. P. 7–18.
 114. Garutt, W.E. Is there a genus *Archidiskodon* Pohlig, 1885, of the family Elephantidae Gray, 1821? // *Cranium*, 1998. V. 15, N 1. P. 15–20.
 115. Gentry, A., Lister, A.M., Roos, A-M., Gilbert, M.T.P., Cappellini, E. The lectotype for the Asian elephant, *Elephas maximus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Proboscidea) and comments on 'primary, secondary and tertiary syntypes' and 'virtual lectotype designation' // *Bull. Zool. Nomen.* 2014. V. 71 (3). P. 1–6.
 116. Ghosh, R., Sehgal, R.K., Srivastava, P., Shukla U.K., Nanda, A.C., Singh, D.S. Discovery of *Elephas* cf. *namadicus* from the Late Pleistocene Strata of Marginal Ganga Plain // *J. Geo. Soc. Ind.* 2016. V. 88. P. 559–568.
 117. Graells, M. *Fauna Mastologica Iberica* // *Memorias de la Real Academia de Ciencias*, Madrid. 1897. V. 17. 806 p.
 118. Hooijer, D.A. An early Pleistocene mammalian fauna from Bethlehem // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. London.* 1958. V. 3. P. 265–292.

119. Hussain, S.T., van den Bergh, G.D., Steensma, K.J., de Visser, J.A., de Vos, J., Arif, M., van Dam, J., Sondaar, P.Y., Malik, S.B. Biostratigraphy of the Plio–Pleistocene continental sediments (Upper Siwaliks) of the Mangla–Samwal Anticline, Azad Kashmir, Pakistan // *Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch.* 1992. V. 95 (1). P. 65–80.
120. Irrlitz, W. Lithostratigraphic und tektonische Entwicklung des Neogens in Nordostanatolien (Kanaozoikum und Braunkohlen der Turkei) // *Beih. zum Geol. Jahr.* 1972. V. 120. P. 3–111.
121. Johnson, N.M., Stix, J., Tauxe, L., Cervený, P.F., Tahirkheli, R.A.K. Paleomagnetic chronology, fluvial processes, and tectonic implications of the Siwalik deposits near Chinji village, Pakistan // *J. Geo.* 1985. V. 93. P. 27–40.
122. Kahlke, R., Garcia, N., Kostopoulos D. et al. Western Palaeoartctic paleoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe // *Quat. Sci. Rev.* 2011. V. 30. P. 1368–1395.
123. Kevrekidis, C., Mol, D. A new partial skeleton of *Elephas* (*Palaeoloxodon*) antiquus Falconer and Cautley, 1847 (Proboscidea, Elephantidae) from Amyntaio, Macedonia, Greece // *Quat. Int.* 2016. V. 406. P. 35–56.
124. Kirillova, I.V. Unusual tooth pathology in mammoth (*Mammuthus primigenius*) from Yakutia // *Russ. J. Ther.* 2009. V. 8 (1). P. 29–36.
125. Koenigswald, W.v. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia) // *Abha. der Senc. Natur. Gese.* 1980. V. 359. P. 1–129.
126. Koenigswald, W.v., Pfretzschner, H.U. Hunter-Schreger-Bänder im Zahnschmelz von Säugetieren: Anordnung und Prismenverlauf // *Zoomorph.* 1987. V. 106. P. 329–338.
127. Koenigswald, W.v., Clemens, W.A. Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics // *Scan. Micro.* 1992. V. 6. P. 195–218.
128. Koenigswald, W.v., Sander, P.M. Glossary of terms used for enamel microstructures // Koenigswald W.v. & Sander P.M. (eds.). *Tooth Enamel Microstructure.* 1997. Rotterdam: Press Balkema. P. 267–280.
129. Konidaris, G.E., Kostopoulos, D.S., Koufos, G.D. *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825) from Apollonia-1 (Mygdonia Basin, Northern Greece) and its importance within the Early Pleistocene mammoth evolution in Europe // *Geodiversitas.* 2020. V. 42. P. 69–91.

130. Kotlia, B.S. Large mammal from the Plio-Pleistocene of Kashmir Intermontane Basin, India, with reference to their status in Magnetic Polarity Time Scale // *Eisz. u. Gege.* 1990. V. 40. P. 38–52.
131. Kretzoi, M. *Stegoloxodon* nov. gen., a loxodonta elefantok estleges azsiai ose. // *Foldtani Kozlony.* 1950. V. 80. P. 405–408.
132. Kundal, S.N., Bhadhur, G., Kumar, S. *Elephas* cf. *E. planifrons* (Elephantidae, Mammalia) from the Upper Siwalik Subgroup of Samba District, Jammu and Kashmir, India // *Vert. PalAsiat.* 2017. V. 55 (1). P. 55–70.
133. Kundal, S.N., Kumar, S., Bhadhur, G., Rigzin, Parmar, V. *Elephas* cf. *planifrons* (Elephantidae, Mammalia) from Parmandal Sandstone (=Tatrot/Saketi Formation) Northwest Siwalik, District Samba, J.&K., India // *J. Palaeo. Soc. Ind.* 2019. V. 64 (2). P. 256–264.
134. Larramendi, A. Shoulder height, body mass, and shape of proboscideans // *Acta Palaeo. Polo.* 2016. V. 61 (3). P. 537–574.
135. Larramendi, A., Palombo, M.R., Marano, F. Reconstructing the life appearance of a Pleistocene giant: size, shape, sexual dimorphism and ontogeny of *Palaeoloxodon antiquus* (Proboscidea: Elephantidae) from Neumark-Nord 1 (Germany) // *Boll. della Soc. Palaeon. Itali.* 2017. V. 56 (3). P. 299–317.
136. Larramendi, A., Hanwen Z., Palombo, M.R., Ferretti, M.P. The evolution of *Palaeoloxodon* skull structure: Disentangling phylogenetic, sexually dimorphic, ontogenic, and allometric morphological signals // *Quat. Sci. Revs.* 2020. V. 229 (106090). P. 1–22.
137. Linnaeus, C. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis.* Tomus I. Editio decima, reformata. Laurentii Salvii, Stockholm. 1758.
138. Lister, A.M., Joysey, K.A. Scaling effects in elephants dental evolution - The examples of Eurasian *Mammuthus* // P. Smith, & E. Tchernov *Structure, function and evolution of teeth.* Jerusalem: Freund, 1992. P. 185–213.
139. Lister, A.M. “Gradualistic” evolution: its interpretation in Quaternary large mammal species // *Quat. Int.* 1993. V. 19. P. 77–84.
140. Lister, A.M. Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths. *The Proboscidea // Evolution and Palaeontology of Elephants and Their Relatives*, Oxford, New York, Tokyo. 1996. P. 204–213.
141. Lister, A.M., Sher, A.V. The origin and evolution of the woolly mammoth // *Science*, 2001. V. 294. P. 1094–1097.

142. Lister, A.M., van Essen, H. *Mammuthus rumanus* (Stefanescu), the earliest mammoth in Europe. In: Petculescu, A., Stiuca, E. (Eds.), *Advances in Vertebrate Paleontology 'Hen to Panta'* // Romanian Academy Institute of Speleology 'Emil Racovita', Bucharest. 2003. P. 47–52.
143. Lister, A.M., Sher, A.V., Van Essen, H., Wei, G. The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia // *Quaternary International*. 2005. V. 126-128. P. 49–64.
144. Lister, A.M., Dirks, W., Assaf, A., Chazan, M., Goldberg, P., Applbaum, Y.H., Greenbaum, N., Horwitz, L.K. New fossil remains of *Elephas* from the southern Levant: Implications for the evolutionary history of the Asian Elephant // *Palaeogeog, Palaeoclim, Palaeoecol*. 2013. V. 386. P. 119–130.
145. Lister, A.M., Sher, A.V. Evolution and dispersal of mammoths across the Northern Hemisphere // *Science*, 2015. V. 350 (6262). P. 805–809.
146. Lydekker, R. Synopsis of the fossil vertebrates of India // *Geog. Surv. India*. 1883. V. 16 (2). P. 61–93.
147. Lydekker, R. Catalogue of the remains of the Pleistocene and Pre-historic vertebrates in the Geological Department of Indian Museum of Calcutta. 1886a.
148. Lydekker, R. Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum Natural History. 1886b.
149. Lynch, C.D., McGillicuddy, C.T., O'Sullivan, V.R., Sloan, A.J. Gabriel-Philippe de la Hire and the discovery of Hunter-Schreger bands // *British Dental Journal*. 2010. P. 461–465.
150. Maglio, V.J. Early Elephantidae of Africa and a Tentative Correlation of the African Plio-Pleistocene Deposits // *Nature*. 1970. V. 225. P. 328–332.
151. Maglio, V.J. Evolution of mastication in the Elephantidae // *Evolution*. 1972. V. 26 (4). P. 638–58.
152. Maglio, V.J. *Origin and Evolution of the Elephantidae*. Philadelphia: The American Philosophical Society, 1973. P. 76–101.
153. Markov, G.N., Spassov, N. Primitive mammoths from Northeast Bulgaria in the context of the earliest mammoth migrations in Europe // *Advanc. in Vertebr. Paleont. «Hen to Panta»*. Bucharest, 2003. P. 53–58.
154. Markov, G.N. *Elephas antiquus* (Mammalia: Proboscidea) in Bulgaria // *Hist. natur. bulgar.* 2007. V. 18. P. 161–166.
155. Markov, G.N. *Mammuthus rumanus*, early mammoths, and migration out of Africa: some interrelated problems // *Quat. Int.* 2012. V. 276–277. P. 23–26.

156. Martin, K. Fossile Säugethierreste von Java und Japan. Jaarboek van het Mijnwesen voor Nederlandsch Oost Indie, wetenschappelijk gedeelte, XVI // Paleontologie van Nederlandsch-Indie. 1887. V. 21. P. 1–45.
157. Matsumoto, H. Preliminary note on fossil elephants in Japan // J. Geol. Soc. Tokyo. 1924. V. 31. P. 255–272 [in Japanese].
158. Matsumoto, H. On *Leith-Adamsia siwalikiensis*, a new generic and specific name of archetypal elephants // Japanese J. Geol. and Geog. 1927. V. 5. P. 213.
159. Matthew, W.D. Critical observations Upon Siwalik Mammals // Bull. Am. Mus. Nat. His. 1929. V. 56. P. 437–560.
160. Medlicott, H.B. Manual of the Geology of India // Geol. Surv. India. 1879. V. 2 (524).
161. Mashchenko, E.N., Schvyreva, A.K., Kalmykov, N.P. The second complete skeleton of *Archidiskodon meridionalis* (Elephantidae, Proboscidea) from the Stavropol Region, Russia // Quaternary Science Reviews, 2011. V. 30. P. 2273–2288.
162. Middlemiss, C.S. Geology of the sub-Himalayas // Mem. Geol. Surv. India. 1890. V. 24 (2). 129 p.
163. Miles, A.E., White, J.W. Ivory // Proc. Royal Soc. Med. 1960. P. 775–780.
164. Mol. D., de Vos, J., van der Plicht, J. The presence and extinction of *Elephas antiquus* Falconer and Cautley, 1847, in Europe // Quat. Int. 2007. V. 169–170. P. 149–153.
165. Nanda, A.C. Some biostratigraphic observations based on the Upper Siwalik faunas of the Siwalik Group of India and Nepal // Geo. S. Asia – II. Eds. Wijayananda P.G., Cooray P.G., Mosley P. Dehiwala, Sri Lanka: Geological Survey and Mines Bureau. 1997a. P. 171–189.
166. Nanda, A.C. Comments on Neogene/Quaternary Boundary and associated faunas in the Upper Siwalik of Chandigarh and Jammu // Proc. First Regional GEOSAS Workshop on Quat. Geo. S. Asia. Madras, India: Anna Uni. 1997b. P. 120–136.
167. Nanda, A.C., Corvinus, G. Skull characteristics of two proboscideans from Upper Siwalik Subgroup of Nepal // N. Jb. Geol. Palaont. Abh. 2000. V. 217 (1). P. 89–110.
168. Nanda, A.C. Upper Siwalik mammalian faunas of India and associated events // J. Asian Earth Sci. 2002. V. 21. P. 47–58.
169. Nanda, A.C. Comments on the Pinjor Mammalian Fauna of the Siwalik Group in relation to the post-Siwalik faunas of Peninsular India and Indo-Gangetic Plain // Quat. Int. 2008. V. 192. P. 6–13.

170. Nanda, A.C. Upper Siwalik mammalian faunas of the Himalayan foothills // *J. Palaeo. Soc. Ind.* 2013. V. 58 (1). P. 75–86.
171. Nesti, F. Sulla nuova specie di elefante fossile del Valdarno // *Nuovo Giorn. Dei Letterati*, 1825. V. 2, N 24. P. 195–216.
172. Obada, T.F., 2010. The remarks on the systematic attribution of the most ancient Elephantinae Gray, 1821 (Mammalia, Proboscidea) of Europe // In: Lasarev, P.A., Boeskorov, G.G., Maschenko, E.N. (Eds.), *Proceedings of the IV international Mammoth conference. Yakutsk*. P. 80–106.
173. Opdyke, N.D., Lindsay, E., Johnson, G.D., Johnson, N., Tahirkheli, R.A.K., Mirza, M.A. Magnetic polarity stratigraphy and vertebrate paleontology of the Upper Siwalik Subgroup of northern Pakistan // *Palaeogeog, Palaeoclim, Palaeoecol.* 1979. V. 27. P. 1–34.
174. Osborn, H.F. Mammoths and Man in the Transvaal // *Nature*. 1928. V. 71 (3052). P. 672–673.
175. Osborn, H.F. New Eurasiatic and American proboscideans // *Am. Mus. Nov.* 1929. V. 393. P. 1–23.
176. Osborn, H.F. Proboscidea. New York: Am. Mus. Press. 1942. V. 2. P. 805–1676.
177. Palombo, M.R., Villa, P. Schreger lines as support in the Elephantinae identification // Cavarretta G., Giolia F., Mussi M. & Palombo M.R. (eds.). *La Terra degli Elefanti/ The World of Elephants. Attidel 1 Congresso Internazionale / Proceedings of the 1st International Congress*. 2001. Rome: Consiglio Nazionale delle Ricerche. P. 656–660.
178. Palombo, M.R., Curiel, V. Tooth microwear analysis of *Mammuthus (Archidiskodon) meridionalis gromovi* (Alexeeva & Garutt, 1965) from Montopoli (Lower Valdarno, Tuscany, Italy): a methodological approach // *Bollettino della Societa Paleontologica Italiana*, 2003. V. 42, N 1-2. P. 151–155.
179. Palombo, M.R., Ferretti, M.P. Elephant fossil record from Italy: knowledge, problems, and perspectives // *Quaternary International*. 2005. V. 126-128. P. 107-136.
180. Palombo, M.R., Ferretti, M.P., Larramendi, A., Zhang H. How many *Palaeoloxodon* species in Eurasia? Disentangling phylogenetic, dimorphic, ontogenetic, allometric and environmentally-driven characters // *VII International Conference of Mammoths and Their Relatives*. 2017. Taichung, Taiwan: ICMR. P. 2–5.
181. Patnaik, R., Nanda, A.C. Early Pleistocene Mammalian Faunas of India and Evidence of Connections with other Parts of the World // *Out of Africa I: The First Hominin Colonization of Eurasia, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Eds.

- Fleagle J.G., Shea J.J., Grine F.E., Baden A.L., Leakey R.E. Stony Brook Univ. New York. Springer. 2010. Ch. 9. P. 129–143.
182. Patnaik, R. Indian Neogene Siwalik Mammalian Biostratigraphy: An Overview // Fossil Mammals of Asia, Eds. Wang, X., Flynn, L.J., Fortelius, M. 2013. Chap. 17. New York: Columbia Univ. Press. P. 423–444.
 183. Patnaik, R. Neogene–Quaternary Mammalian Paleobiogeography of the Indian Subcontinent: An appraisal // C. R. Palevol. 2016. V. 15 (7). P. 889–902.
 184. Patnaik, R., Prasad, V. Neogene Climate, Terrestrial Mammals and Flora of the Indian Subcontinent // Proc. Ind. Natn. Sci. Acad. 2016. V. 82 (3). P. 605–615.
 185. Patnaik, R. Singh, N.P., Paul, D., Sukumar, R. Dietary and habitat shifts in relation to climate of Neogene–Quaternary proboscideans and associated mammals of the Indian subcontinent // Quat. Sci. Rev. 2019. V. 224 (105968). P. 1–19.
 186. Pavlowa, M. Les elephants fossiles de la Russie // Nouv. Mem. Spec. Imp. Nat. Moscou. 1910. N 17. P. 1–56.
 187. Pavlowa, M. Les elephants fossiles du sud de l'URSS // Збірник пам'яті акад. П. А. Тутковського. Київ: Вид-во ВУАН. 1931. Т. 2. 67 p.
 188. Pfretzschener, H.U. Enamel microstructure and hypsodonty in large mammals // P. Smith, & E. Tchernov, Structure, Function and Evolution of Teeth. London: Freund Publishing House. 1992. P. 147–162.
 189. Pilgrim, G.E. The correlation of the Siwaliks with mammal horizons of Europe // Rec. Geo. Surv. Ind. 1913. V. 43. P. 264–326.
 190. Pilgrim, G.E. Correlation of ossiferous sections in the Upper Cenozoic of India // Amer. Mus. Novitates. 1934. P. 704.
 191. Pohlig, H. Über eine Hipparionen-Fauna von Maragha in Nord-Persien, über fossile Elefantenreste Kaukasiens und Persiens und über die Resultate einer Monographie der fossilen Elefanten Deutschlands und Italien // Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft, Berlin, 1885. V. 37 (4). P. 1022–1027.
 192. Pohlig, H. Dentitions und Kraniologie des Elephas antiquus Falc. mit Beiträgen über Elephas primigenius Blum. und Elephas meridionalis Nesti, I // Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum. 1888. V. 53. 279 p.
 193. Rabinovich, R., Lister, A.M. The earliest elephants out of Africa: Taxonomy and taphonomy of proboscidean remains from Bethlehem // Quat. Int. 2016. V. 445. P. 23–42.

194. Radulesco, C., Samson, P. Biochronology and evolution of the Early Pliocene to the Early Pleistocene mammalian faunas of Romania // *Boll. Soc. Paleo. Ital.* 2001. V. 40 (2). P. 28–291.
195. Ranga Rao, A., Agarwal, R.P., Sharma, U.N., Bhalla, M.S., Nanda, A.C. Magnetic polarity stratigraphy and vertebrate palaeontology of the Upper Siwalik Subgroup of Jammu Hills, India // *J. Geo. Soc. India.* 1988. V. 31 (4). P. 361–385.
196. Ranga Rao, A., Nanda, A.C., Sharma, U.N., Bhalla, M.S. Magnetic polarity stratigraphy of the Pinjor Formation (Upper Siwalik) near Pinjore, Haryana // *Curr. Sci.* 1995. V. 68. P. 1231–1236.
197. Ranjan, P.B., Titov, V.V., Tesakov, A.S., Trikhunkov, Y.I., Çelik, H. Identification of proboscidean tusk from the Plio-Pleistocene transition of the Pekecik Section, Eastern Turkey // *Russ. J. Theriol.* 2022. Vol. 21 (1). P. 94–101.
198. Ranjan, P.B., Titov, V.V., Patnaik, R., Tesakov, A.C. Progress in comparison of Elephantidae fauna based on dental study between the Plio-Pleistocene of South of Eastern Europe and Upper Siwaliks of India // *Stratigraphy and Geological Correlation* (in press).
199. Rivals, F., Mol, D., Lacombe F. et al. Resource partitioning and niche separation between mammoths (*Mammuthus rumanus* and *Mammuthus meridionalis*) and gomphotheres (*Anancus arvernensis*) in the Early Pleistocene of Europe // *Quaternary International*, 2014. V. 30. P. 1–7.
200. Rook, L., Cirilli, O., Bernor, R. L. A late occurring "Hipparion" from the middle Villafranchian of Montopoli, Italy (early Pleistocene; MN 16b; ca. 2.5Ma) // *Bollettino della Societa Paleontologica Italiana*, 2017. V. 56, N 3. P. 333–339.
201. Saegusa, H. Current issues on the systematics of Japanese fossil proboscideans (in Japanese with English abstract) // *J. Fossil Res.* 2005. V. 38. P. 78–89.
202. Saegusa, H., Gilbert, W.H. Elephantidae. In: Gilbert, W.H., Asfaw, B. (Eds.), *Homo Erectus in Africa: Pleistocene Evidence from the Middle Awash*. California: University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 2008. P. 193–226.
203. Sanders, W.J. Proboscidea from Kanapoi, Kenya // *J. Human Evol.* 2020. V. 140 (102547). P. 1–22.
204. Schreger, B. Beitrag zur Geschichte der Zähne // *Beiträge für die Zergliederungskunst*. Vol. 1. P. 1–7.
205. Shchelinsky, V., Tesakov, A., Titov, V. V. Early paleolithic sites in the Azov Sea region: Stratigraphic position, stone associations, and new discoveries // Titov V.V., Tesakov A.S. *Quaternary stratigraphy and paleontology of Southern Russia: connections*

- between Europe, Africa and Asia. Rostov-on-Don: Institute of the Russian Academy of Sciences, Southern Scientific Centre RAS. 2010. P. 148–149.
206. Shindo, T., Mori, M. Musculature of the Indian elephant. Part III. Musculature of the trunk, neck, and head // *Okajimas Folia Anat. Jpn.* 1956. V. 29, P. 17–40.
 207. Shoshani, J., Tassy, P., editors. The Proboscidea: evolution and palaeoecology of elephants and their relatives // Oxford: Oxford University Press. 1996. 472 p.
 208. Shvyreva, A.K., Titov, V.V. About cases of pathology of the dental system in *Archidiskodon meridionalis meridionalis* (Nesti, 1825) from Georgievsk sand pit (Stavropol territory, Russia) // *Proceedings of the zoological Institute RAS.* 2018. V. 322, N 3. P. 259–267.
 209. Simakova, A.N., Tesakov, A., Çelik, H., Frolov, P.D., Shalaeva, E.A., Sokolov, S.A., Trikhunkov, Y.I., Trifonov, V.G., Bachmanov, D.M., Latyshev, A.V., Ranjan, P.B., Gaydalenok, O.V., Syromyatnikova, E.V., Kovaleva, G.V. & Vasilieva, M.A. Caspian-type dinocysts in NE Turkey mark deep inland invasion of the Akchagylian brackish-water basin during the terminal Late Pliocene // *Quat. Int.* 2021. Vol. 605–606. P. 329–348.
 210. Solounias, N., Semprebon, G. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids // *Am. Mus. Novit.* 2002. V. 3366. P. 1–49.
 211. Solounias, N., Rivals, F., Semprebon, G.M. Dietary interpretations and paleoecology of herbivores from Pikermi and Samos (late Miocene of Greece) // *Paleobiology.* 2010. V. 36 (1). P. 113–136.
 212. Sonakia, A., Biswas, S. Fossil mammals including early man from the Quaternary deposits of the Narmada and Son basins of Madhya Pradesh, India // *Palaeontol. Indica.* V. 53. 2011. P. 1–84.
 213. Stefanescu, S. Sur la presence de l'*Elephas planifrons* et de trios mutations de l'*Elephas antiquus* dans les couches geologiques de Roumanie, // *Comptes rendus Academy of Sciences, Paris.* 1924. V. 179. P. 1418–1419.
 214. Tandon, S.K., Kumar, R., Komaya, M., Niitsuma, N. Magnetic polarity stratigraphy of the Upper Siwalik Subgroup, East of Chandigarh, Punjab Sub-Himalaya, India // *J. Geog. Soc. Ind.* 1984. V. 25 (1). P. 45–55.
 215. Temminck, C.J. Coup-d'oeil general sur les possessions neerlandaises dans l'Inde archipelagique. Leiden: Arnz and Company. V. 2.
 216. Tesakov, A.S., Frolov, P.D., Titov, V.V., Dickinson, M., Meijer, T., Parfitt, S.A., Preece, R.C., Penkman, K.E.H. Aminostratigraphical test of the East European Mammal

- Zonation for the late Neogene and Quaternary // *Quat. Sci. Rev.* 2020. V. 245. 106434. P. 1–21.
217. Theobald, W. On Tertiary and alluvial deposits of the central portion of the Narbudda valley // *Memo. Geol. Surv. India.* 1860. V. 14 (1). P. 66–125.
 218. Titov, V.V. Most ancient elephants from the south of Russia // Abstract International Congress "The World of Elephants". Rome: Consiglio Nazionale delle Ricerche. 2001. P. 152–156.
 219. Tobien, H. Biostratigraphy of the mammalian faunas at the Pliocene–Pleistocene boundary in the middle and Western Europe // *Palaeogeog., Palaeoclim., Palaeoecol.* 1970. V. 8 (2–3). P. 77–93.
 220. Todd, N.E. Qualitative Comparison of the Cranio–Dental Osteology of the Extant Elephants, *Elephas Maximus* (Asian Elephant) and *Loxodonta africana* (African Elephant) // *Anat. Rec.* 2010. V. 293. P. 62–73.
 221. Trapani, J., Fisher, D.C. Discriminating proboscidean taxa using features of the Schreger pattern in tusk dentin // *J. Arch Sci.* 2003. Vol. 30. P. 429–438.
 222. Ünay, E., Bruijn, H. Plio-Pleistocene rodents and lagomorphs from Anatolia // *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowatenschappen.* 1998. No. 60. P. 431–466.
 223. van Essen, J.A. Tracing Transitions. An overview of the evolution and migrations of the genus *Mammuthus* Brookes, 1828 (Mammalia, Proboscidea) // PhD Thesis (Part V): Universiteit Leiden. 2011.
 224. Verma, B.C. Search for microvertebrates in the Upper Siwaliks of Markanda Valley, Sirmur District, Himachal Pradesh and development of Upper Siwalik biostratigraphy // *Rec. Geol. Surv. India.* 1988. V. 122. P. 309–312.
 225. Verma, B.C., Mishra, V.P., Mishra, A., Kumar, U. Discovery of Early Quaternary vertebrate fossils beneath the Ganga River bed at Bhagalpur, Bihar; their age and biostratigraphic implications // *J. Palaeo. Soc. Ind.* 1998. V. 43. P. 35–40.
 226. Virág, A. Histogenesis of the unique morphology of proboscidean ivory // *J. Morph.* 2012. P. 1406–1423.
 227. Virág, A., Kellner, L.M., Vasile, S. Taxonomic identification of mammoth molars based on enamel microstructure // Poster. VI International Conference on Mammoths and their Relatives. Grevena & Siatista. 2014.
 228. von Koenigswald, G.H.R. Ein Elephant der planifrons-Gruppe aus dem Pliocaen West Javas // *Ecologiae Geol. Helvetiae.* 1951. V. 43. P. 268–274.
 229. Wadia, D.N. *Geology of India.* London: Macmillan and Co. 1944. P. 263–276.

Приложение I

Объяснения к фототаблицам

Таблица I

Фиг. 1. *Archidiskodon meridionalis tamanensis* Dubrovo, 1964, экз. АМЗ N1168, нижняя челюсть, видимые зубы - m3 sin и m3 dex, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Синяя балка, Таманский полуостров, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Таблица II

Фиг. 1. *Archidiskodon meridionalis tamanensis* Dubrovo, 1964, экз. АМЗ N1262, нижняя челюсть, видимые зубы – m2 sin и m2 dex, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Синяя балка, Таманский полуостров, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Таблица III

Фиг. 1. *Elephas hysudricus* Falconer and Cautley, 1845, экз. В/77, нижняя челюсть, видимые зубы - m3 sin и m3 dex, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Верхний Сивалик, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Таблица IV

Фиг. 1. *Elephas cf. hysudricus*, Linnaeus, 1758, экз. А/203, нижняя челюсть, видимые зубы - m3 sin и m3 dex, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Верхний Сивалик, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Таблица V

Фиг. 1. *Archidiskodon meridionalis rumanus* Stefanescu, 1924, экз. ГИН 1183, m3 зуб, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Белореченск, поздний плиоцен, неогеновая система.

Фиг. 2. *Archidiskodon meridionalis gromovi* Garutt et Alexejeva, 1964, экз. ГИН 4358/11–306/70, m3 зуб, **2a** - сверху; **2б** – сбоку. Сабля, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Таблица VI

Фиг. 1. *Archidiskodon meridionalis meridionalis* Nesti, 1825, экз. ГИН 312, m3 зуб, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Псекупс, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Фиг. 2. *Archidiskodon meridionalis tamanensis* Dubrovo, 1964, экз. ГГМ ПВ 00918, m3 зуб, **2a** - сверху; **2б** – сбоку. Синяя балка, Таманский полуостров, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Таблица VII

Фиг. 1. *Elephas planifrons* Falconer and Cautley, 1845 (1846), экз. В/92, m3 зуб, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Верхний Сивалик, формация Татрот, поздний плиоцен, неогеновая система.

Фиг. 2. *Elephas hysudricus* Falconer and Cautley, 1845, экз. G/395, M3 зуб, **2a** - сверху; **2б** – сбоку. Верхний Сивалик, формация Пинджор, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Таблица VIII

Фиг. 1. *Elephas platycephalus* Osborn, 1929, экз. В/72, M3 зуб, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Верхний Сивалик, формация Пинджор, средний плейстоцен, четвертичная система.

Фиг. 2. *Elephas maximus* Linnaeus, 1758, экз. VPL, M3 зуб, **2a** - сверху; **2б** – сбоку. Пост-сивалик, поздний плейстоцен, четвертичная система.

Таблица IX

Фиг. 1. *Archidiskodon meridionalis gromovi* Garutt et Alexejeva, 1964, экз. ГИН 4358/15, M2 зуб, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Сабля, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Фиг. 2–3. *Archidiskodon meridionalis tamanensis* Dubrovo, 1964: 2 - экз. ГГМ ПВ 00929, m2 зуб, вид сверху; 3 - экз. ГГМ ПВ 00933, m2 зуб, вид сбоку. Синяя балка, Таманский полуостров, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Таблица X

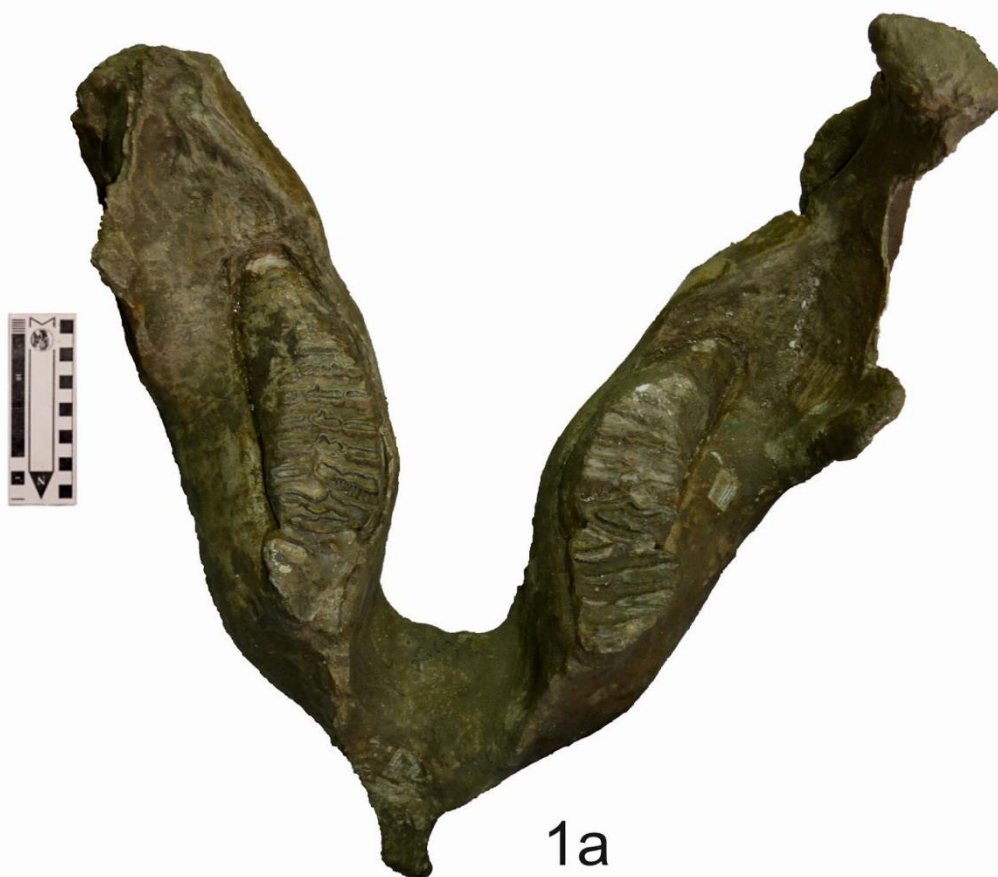
Фиг. 1. *Elephas planifrons* Falconer and Cautley, 1845 (1846), экз. В/194, M2 зуб, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Верхний Сивалик, формация Татрот, поздний плиоцен, неогеновая система.

Фиг. 2. *Elephas hysudricus* Falconer and Cautley, 1845, экз. В/93, M2 зуб, **2a** - сверху; **2б** – сбоку. Верхний Сивалик, формация Пинджор, ранний плейстоцен, четвертичная система.

Таблица XI

Фиг. 1. *Palaeoloxodon antiquus* (Falconer and Cautley, 1845), экз. TMZ EI-9, m3 зуб, **1a** - сверху; **1б** – сбоку. Приазовье (Таганрог), средний плейстоцен, четвертичная система.

Фиг. 2. *Palaeoloxodon namadicus*, экз. G/367, M3 зуб, **2a** - сверху; **2б** – сбоку. Долина Нармада, Центральная Индия, Пост-сивалик, средний плейстоцен, четвертичная система.





1a



16



1a



16



1a



16



1a



16



2a



26



1a



16



2a



26



1a



16



2a



26



1a



16



2a



26





1a



16



2



3



1a



16



2a



26



a



16



2a



26

Приложение II

Таблица 1

№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)
<i>Archidiskodon meridionalis rumanus</i>									
m3									
1.	1183	-6t	>183,56	94,75	90,46	4,0	24,10	4,05	0,95
2.	Без номера	7t	213,0	96,10	-	4,06	25,20	4,0	-

Таблица 2

№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)
<i>Archidiskodon meridionalis gromovi</i>									
dP3									
1.	4358/3-313/70	-	-	-	-	-	-	3,8	-
dP4									
1.	4358/4-312/70	-	-	-	-	-	-	3,19	-
m1									
1.	4358/150-7/77	8t	>165	74,20	87,67	5,75	18,24	2,08	1,18
M2									
1.	4358/15-?	-9	>219	79,74	129,15	4,8	20,67	-	1,61
2.	4358/5-311/70	-	-	-	-	-	-	3,5	-
m3									
1.	4358/7-310/70	-5t	161,1	90,68	95,02	4,3	24,07	3,5	1,04
2.	4358/10-308/70d	t11t	293,62	93,52	84,25	3,9	24,44	3,38	0,90
M3									
1.	4358/9-308/70a	-5t	152,29	90,55	110,39	4,4	21,87	3,6	1,21
2.	4358/8-309/70	-½8t	>212,0	98,1	84,80	4,4	23,45	3,5	0,86
3.	4358/50-27/64	-11t	224,74	115,8	>121,0	4,3	24,0	3,47	>1,04

4.	4358/11-306/70	t12t	317,35	113,59	120,25	4,4	22,90	3,7	1,05
----	----------------	------	--------	--------	--------	-----	-------	-----	------

Таблица 3

<i>Archidiskodon meridionalis meridionalis</i>									
№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)
m3									
1.	ОФ 14120	t14	288,87	97,48	120,71	5,0	19,77	3,25	1,23
2.	ОФ 4622	14	309,22	104,19	140,15	5,75	20,38	3,40	1,34
M3									
1.	ГИН 312	t13	282,02	104,07	140,05	4,61	20,19	3,11	1,34
2.	?	14	286,06	120,0	149,49	4,81	21,11	3,10	1,29

Таблица 4

<i>Archidiskodon meridionalis tamanensis</i>									
№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)
dP3									
1.	ПВ 00557	-10t	151,23	60,27	88,37	6,89	13,10	2,19	1,46
2.	ПВ 00594	-	70,09	55,44	78,72	-	-	-	1,41
3.	ПВ 00921	-5t	129,97	60,30	121,84	-	-	-	2,02
4.	ПВ 00922	-5t	>101,6 6	62,95	116,30	-	14,24	-	1,84
5.	ПВ 00923	t6t	120,61	66,90	58,98	-	16,15	2,85	0,88
6.	ПВ 00924	t11t	151,79	69,82	132,60	7,83	13,91	2,10	1,89
7.	N 1185	t6t	125,10	66,12	-	6,66	12,70	2,29	-
8.	N 1186	- ^{1/2} 5t	90,37	63,47	-	7,21	12,03	2,01	-
9.	N1282	t ^{1/2} 7t	123,72	70,57	-	6,38	14,31	1,73	-
dP4									
1.	ПВ 00556	-10t	156,31	60,82	96,43	7,41	14,24	2,33	1,09
2.	ПВ 00930	t10t	152,6	71,30	-	7,41	13,06	2,49	-
3.	30426/32	t6t	121,40	61,33	-	7,08	14,26	1,49	-
4.	30872/12	t7t	157,44	81,55	-	5,41	19,32	3,12	-
5.	31103/7	t7t	177,71	87,81	-	5,33	19,19	3,03	-
m1									
1.	ПВ 00934	-	150,67	85,43	100,72	-	-	-	1,17
M1									

1.	ΠΒ 00931	-	>122,8	70,47	128,53	-	-	-	1,82
2.	N1286	^{t1} 9t	181,59	76,01	93,16	5,65	18,69	2,59	1,22
m2									
1.	ΠΒ 01977	^{2t} 7t	169,78	75,64	-	5,5	17,34	2,65	-
2.	N1262(a)	^{t1} 8t	>200,5	92,56	-	4,55	22,06	2,7	-
3.	N1262(b)	t8t	206,36	85,14	-	4,75	21,38	2,84	-
M2									
1.	ΠΒ 00927	-10t	203,45	101,21	121,41	6,0	17,75	3,58	1,19
2.	ΠΒ 00928	-10t	207,88	100,81	115,04	6,08	18,04	3,71	1,14
3.	ΠΒ 00929	^{t1} 10t	216,30	95,90	127,70	5,30	19,05	2,62	1,33
4.	ΠΒ 00936	-6t	122,28	89,06	143,72	5,70	17,19	-	1,61
5.	ΠΒ 01816	t13t	277,97	85,43	171,62	5,83	17,94	2,38	2,0
6.	N1190	-8t	165,54	97,77	127,38	5,55	19,10	2,78	1,30
7.	N1263	^{1/2} 8t	208,71	94,83	98,93	5,15	19,51	3,10	1,04
8.	N1264	^{1/2} 8t	196,59	92,69	142,11	5,55	19,02	3,13	1,53
m3									
1.	ΠΒ 00558	-10t	242,73	86,94	140,63	4,72	18,39	3,13	1,61
2.	ΠΒ 00918	^{t1} 13t	235,16	91,67	-	5,80	17,62	2,01	-
3.	ΠΒ 00919	t15	>295,0	95,20	-	5,50	18,34	2,49	-
4.	ΠΒ 00920	-	187,16	99,13	-	-	-	-	-
5.	ΠΒ 01817	t ^{1/2} 9t	170,71	70,36	110,28	5,89	16,74	2,58	1,56
6.	ΠΒ 01918	^{t1} 12t	286,98	110,01	116,20	5,2	20,64	2,97	1,05
7.	N1168 (dex)	t15t	289,60	87,40	-	5,76	19,00	2,85	-
8.	N1168 (sin)	t15t	289,10	89,1	-	5,76	20,17	2,87	-
9.	N1300	t10t	232,81	86,73	142,18	5,55	19,12	2,55	1,63
10.	N1303	t12	167,88	81,74	-	7,6	13,07	2,03	-
11.	N1326	t12	188,69	77,44	-	7,5	13,98	1,94	-
12.	30814/28	t10t	>195,6	95,97	125,04	6,95	23,40	3,61	1,30
13.	31103/17	t10t	278,10	84,63	-	5,85	17,89	3,08	-
M3									
1.	N33	-5t	>165,3	102,30	96,91	5,16	18,89	3,85	0,94
2.	N1251	^{1/2} 11t	190,62	90,66	-	5,25	19,02	3,29	-
3.	N1253	t10t	267,12	128,92	139,06	6,85	21,91	3,47	1,07
4.	N1255	^{t1/2} 9t	266,67	127,76	159,88	6,85	20,48	3,41	1,25
5.	29899/8	^{1/2} 8t	>207,1	107,97	151,59	6,25	20,68	2,91	1,40
6.	30814/29	-12t	214,0	110,5	-	5,25	18,80	3,40	-

7.	31103/2	t10 ^{1/2} 1t	229,52	110,96	-	5,60	18,26	3,17	-
8.	31103/3	t ^{1/2} 12t	271,85	102,69	-	5,80	18,82	3,03	-

Таблица 5

<i>Palaeoloxodon antiquus</i>									
№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)
m3									
1.	TMZ EI-9	t16t	345	97	>160	3,8	-	3,1	1,64
M3									
1.	TMZ EI-10	t17t	350	104	305	5,25	-	2,37	2,93

Таблица 6

№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)
<i>Elephas planifrons</i>									
m1									
1.	A/167	7	108,44	65,27	-	5,34	19,03	3,54	-
M2									
1.	B/194	10	193,22	74,93	90,82	5,35	19,61	2,54	1,21
m3									
1.	B/92	~10t	253,24	74,65	-	4,15	24,35	3,61	-
2.	B/166 (dex)	~9	>178,57	73,55	93,81	5,95	16,53	2,42	1,27
3.	B/166 (sin)	~10	>177,10	72,76	91,64	5,75	16,20	2,66	1,26
M3									
1.	A/216 (sin)	~1/210	219,36	79,47	68,80	5,0	19,50	3,17	0,86
2.	A/216 (dex)	~1/211	220,60	96,72	78,43	4,83	21,31	3,72	0,81

Таблица 7

<i>Elephas hysudricus</i>									
№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)
m1									

1.	B/239	10	115,63	39,81	-	8,80	18,92	1,65	-
m2									
1.	H/302	~½9	190,48	80,61	-	4,95	19,77	2,67	-
M2									
1.	G/395	~7t	186,75	81,18	-	5,25	19,72	3,58	-
2.	B/93(sin)	~½6	127,94	-	-	5,6	17,0	2,87	-
3.	B/93(dex)	~½6	125,28	-	-	6,2	16,75	2,54	-
m3									
1.	B/77 (sin)	~11	246,69	89,42	-	5,45	17,71	3,18	-
2.	B/77 (dex)	14	278,65	77,93	-	5,5	17,52	2,42	-
M3									
1.	G/395 (2)	13t	277,12	86,75	127,57	5,0	20,18	-	1,47
2.	B/93 (sin)	17t	>251,26	72,41	125,33	7,18	14,01	-	1,73
3.	B/93 (dex)	11~	>182,99	71,94	136,0	6,58	13,73	-	1,89

Таблица 8

<i>Elephas platycephalus</i>									
№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)
M3									
1.	B/72	t13	272,44	-	81,41	6,08	16,10	-	-

Таблица 9

<i>Elephas maximus</i>									
№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)
m3									
1.	VPL	~19t	258,12	63,30	97,65	6,7	15,22	3,04	1,54

Таблица 10

<i>Palaeoloxodon namadicus</i>									
№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)

МЗ									
1.	G/367	~16	>216,13	71,71	64,25	6,8	14,58	1,96	0,89

Таблица 11

<i>Elephas</i> sp.									
№.	№ Колл.	Формула	Л (мм)	Ш (мм)	В (мм)	LF	LSP	ЕТ (мм)	НІ (В/Ш)
m1									
1.	F/M1	~ $\frac{1}{2}9t$	183,77	68,52	-	5,45	18,36	2,76	-
m3									
1.	A/164	10-	213,60	75,26	-	4,65	20,79	3,47	-
2.	A/145	t14	263,53	50,94	89,83	5,65	17,61	3,08	1,76
3.	A/203 (sin)	11	192,0	65,80	-	5,25	19,06	2,97	-
4.	A/203 (dex)	~13	203,80	63,80	-	5,85	17,13	3,22	-

Таблица 12

Промеры	№ Коллекция				
	N1168	N1262	B/92	B/77	A/203
1.	604	571,0	-	460,0	393,0
2.	637	613,0	-	648,0	-
3.	730	584,0	561,0	531,0	443,0
4.	133,8	155,0	-	160,0	85,0
5.	119,3	112,6	-	85,0	70,0
6.	199,2	199,1	-	205,0	116,0
7.	78,5	93,3	-	-	-
8.	283,1	250	-	213,0	95,17
9.	36,4	-	-	-	-
10.	85,9	-	-	-	-
11.	31,0	-	-	55,0	-
12.	170,0	149,0	191,0	160,0	116,29
13.	482,0	368,0	369,24	473,69	311,63
14.	298,0	218,5	213,0	319,0	135,0
15.	289,7	201,0	215,0	190,0	184,0
16.	104,58	104,62	-	-	-

